



HAL
open science

Déterminants de la structure et de la dynamique des forêts tropicales à l'échelle du paysage

Blaise Tymen

► **To cite this version:**

Blaise Tymen. Déterminants de la structure et de la dynamique des forêts tropicales à l'échelle du paysage. Systématique, phylogénie et taxonomie. Université de Toulouse (Paul Sabatier), 2015. Français. NNT: . tel-02487171

HAL Id: tel-02487171

<https://theses.hal.science/tel-02487171>

Submitted on 21 Feb 2020

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

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



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Cotutelle internationale avec :

Présentée et soutenue par :

Blaise TYMEN

Le 07 DÉCEMBRE 2015

Titre :

Déterminants de la structure et de la dynamique des forêts tropicales à l'échelle
du paysage

ED SEVAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de recherche :

EDB (UMR5174)

Directeur(s) de Thèse :

Jérôme Chave et Grégoire Vincent

Rapporteurs :

Dr. Valéry Gond Dr. Georges Kunstler

Autre(s) membre(s) du jury :

Dr. Bruno Héroult Pr. Sébastien Brosse

«There is, however, one natural feature of this country, the interest and grandeur of which may be fully appreciated in a single walk: it is the 'virgin forest'. Here no one who has any feeling of the magnificent and the sublime can be disappointed; the sombre shade, scarce illumined by a single direct ray even of the tropical sun, the enormous size and height of the trees, most of which rise like huge columns a hundred feet or more without throwing out a single branch, the strange buttresses around the base of some, the spiny or furrowed stems of others, the curious and even extraordinary creepers and climbers which wind around them, hanging in long festoons from branch to branch, sometimes curling and twisting on the ground like great serpents, then mounting to the very tops of the trees, thence throwing down roots and fibres which hang waving in the air, or twisting round each other form ropes and cables of every variety of size and often of the most perfect regularity. These, and many other novel features – the parasitic plants growing on the trunks and branches, the wonderful variety of the foliage, the strange fruits and seeds that lie rotting on the ground – taken altogether surpass description, and produce feelings in the beholder of admiration and awe.»

Alfred Russel Wallace,
My life: a record of events and opinions

PRÉAMBULE

Le terme de structure est polysémique en biologie, il peut se référer aux réseaux trophiques, à la génétique des populations ou à la composition des communautés en espèces par exemple. En foresterie, la structure forestière désigne la répartition des éléments d'un peuplement du point de vue du mode de régénération (futaie ou taillis), de la répartition des âges, des dimensions et de l'étagement des cimes. Dans cette étude, nous entendons par structure de la forêt son organisation tridimensionnelle. C'est-à-dire l'ensemble des éléments constituant la forêt, la manière dont ils sont organisés et les propriétés émergentes de leurs interactions (Spies 1998).

Les interactions entre les organismes vivants et leur milieu sont spatialisées. La structure physique des écosystèmes est à la fois une conséquence du caractère spatial des processus écologiques et un déterminant des interactions qui ont lieu entre organismes. Les écosystèmes tropicaux, particulièrement la forêt tropicale humide, se caractérisent par leur richesse et leur complexité structurelle. La compréhension du fonctionnement de la forêt tropicale humide passe par l'étude de sa structure et de sa dynamique, en termes de flux de matière et d'énergie ainsi que de dynamique des populations d'arbres. C'est le sujet de ce travail de thèse mené sur le territoire de la réserve des Nouragues en Guyane Française.

Une introduction générale donne le contexte de l'étude. Elle sera suivie par un chapitre abordant la quantification de la biomasse et de sa dynamique à l'échelle du paysage. Le chapitre suivant nous montrera l'interrelation entre fonctionnement et structure à travers l'étude d'une forêt infestée de lianes. Le dernier chapitre portera sur la conséquence de la structure forestière sur le microenvironnement climatique. Enfin une discussion générale conclura sur les principaux résultats obtenus dans le cadre de ma thèse.

REMERCIEMENTS

Je remercie Jérôme Chave et Grégoire Vincent pour leur encadrement durant cette thèse, pour m'avoir formé et fait découvrir plein de nouvelles choses dont la forêt amazonienne n'est pas des moindres. Je tiens ensuite à remercier les membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail de doctorat : Valéry Gond, Georges Kunstler, Bruno Hérault et Sébastien Brosse. Je tiens aussi à remercier Maxime Réjou-Méchain qui m'a énormément apporté professionnellement et humainement. Merci à Charlène Bogani pour la relecture, les tentatives pour embellir ce document et tout le reste. Merci à mes autres relecteurs, Christian, Jean-Luc et Sylvie qui ont aussi fait un travail préparatoire de plusieurs années pour me permettre de faire une thèse.

Merci à tous les copains pour ce qui existe en dehors du travail. D'abord Florent bien sur avec qui je partage les affres de la rédactions, même à distance. A tous les lyonnais, Chloé, Mathieu, Pierre, Pierre, Yann et consorts. Merci à Gaston (pour l'aide à domicile). Merci à tous mes camarades de laboratoire aussi et leur soutien et/ou conseils avisées Arthur, Aurèle, Boris, Camille, Céline, Guilhem, Isabelle, Léa, Luc, Lucie, Mathieu, Nico, Paul, Raoul, Miko Bourpif.

CONTRIBUTION

This document is made of an introduction followed by three chapters and a general discussion. I wrote all the parts written in French based on my work or on cited authors work. The main part of the first chapter is an article in which I am the second authors. It was written by Maxime Réjou-Méchain during in post-doctoral period in the EDB laboratory. We worked together on the analyses, that is why I chose to include it in my PhD thesis.

Ce document est composé d'une introduction suivie de trois chapitres et d'une discussion générale. Toutes les parties rédigées en français l'ont été par moi à partir de travaux effectués par mes soins ou de travaux des auteurs dûment cités. Le coeur du premier chapitre est un article pour lequel je suis second auteur. Il a été rédigé par Maxime Réjou-Méchain mais nous avons travaillé ensemble sur les analyses, c'est pourquoi j'ai choisi de l'inclure dans ma thèse.

SOMMAIRE

Préambule	5
Remerciements	7
Contributions	9
Introduction	13
Contexte général de l'étude	15
Présentation du site d'étude et des données générales	39
Objectifs de la thèse	49
1. Structure et dynamique de la biomasse aérienne à l'échelle du paysage	53
Présentation de l'étude	55
Article: Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest	61
2. Etude d'une forêt infestée de lianes	3
Présentation de l'étude	85
Article: Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest	89
3. MOdélisation du mlicro-environnement du sous-bois d'une forêt tropicale	111
Présentation de l'étude.	113
Article: Micro environmental conditions assessment in a tropical rainforest understory from high resolution airborne LiDAR survey.	121
Discussion générale et perspectives	136
Bibliographie	151
Annexes	179
Suppléments chapitre 1	181
Suppléments chapitre 2	201
Suppléments chapitre 3	215

INTRODUCTION



Charlène Bogani, *Sans titre*, 2012

« La nature est probablement infinie, certainement trop étendue pour que nous la saisissons entièrement. Donc notre explication de n'importe quel phénomène matériel est une simplification. Nous pensons naturellement aux choses comme étant nettement délimitées, et dès lors tendons à exagérer leur stabilité. Cependant, plus nous étudions la nature, plus nous voyons que ce qui est apparemment stable se révèle être le champ de bataille de tendances opposées. »

J.B.S. Haldane

I. Contexte général de l'étude

I.1 Forêts tropicales et enjeux de l'écologie tropicale

Un aperçu de la zone tropicale

La source principale d'énergie à la surface de la terre est le rayonnement solaire et le fonctionnement des enveloppes externes de la terre (atmosphère, hydrosphère, biosphère) est dominé par la redistribution de cette énergie. La zone tropicale est la partie de la planète qui reçoit le plus de radiations solaires par unité de surface, elle a donc un rôle central dans cette dynamique.

Les régions tropicales sont d'abord l'un des moteurs de la dynamique de l'atmosphère réchauffée par l'absorption des radiations solaires à la surface du globe et chargée d'eau par l'évaporation qui en résulte. Le centre de la zone tropicale, et plus généralement les zones de flux atmosphériques ascendants associées à une évaporation intense (zone de convergence intertropicale, ZCI), sont caractérisées par un climat humide (pluviométrie supérieure à 1800 mm.an⁻¹). Au contraire, les limites nord et sud de la zone tropicale, et plus généralement les zones où les mouvements de l'atmosphère sont descendants, correspondent à des zones plus sèches (pluviométrie autour de 700 mm.an⁻¹) (Houghton 1985; Chahine 1992). Les effets de la topographie, de la saisonnalité et des particularités régionales rendent plus complexe ce schéma global (des climats montagnards ou de mousson existent aussi par exemple).

La diversité climatique tropicale se traduit par une diversité en écosystèmes (Ramade 2009). Concernant les écosystèmes terrestres, les principaux facteurs faisant varier les grands types régionaux de végétation sont la disponibilité en eau et l'altitude (et ses conséquences en terme de température). Les écosystèmes varient de désertiques ou semi-désertiques dans les zones arides à de la forêt pluviale dans les zones les plus humides en passant par divers

types de savanes (plus ou moins arborées), et de forêts plus ou moins sèches (décidue, semi-sempervirentes, sempervirentes). Diverses zones marécageuses ou inondées (comme les mangroves à l'interface entre mers et continents) viennent encore augmenter cette diversité.

La diversité de ces écosystèmes est l'une des facettes de la biodiversité rencontrée dans la zone tropicale. Cette partie du globe regroupe aussi la grande majorité des espèces connues (exemples Fig.1). Cette richesse est menacée aujourd'hui par la pression des activités humaines (Fig.2). Les régions tropicales sont en effet relativement peuplées et sont exploitées pour leurs abondantes ressources (bois, matières premières agricoles, richesses minières). Cette exploitation, qui se fait souvent dans des conditions de sous-développement (data.worldbank.org/ ; Chen & Ravallion 2010 ; Fig.2) est au cœur d'enjeux sociaux et environnementaux complexes (Duraiappah 1998; Swinton, Escobar & Reardon 2003).

La déforestation fait notamment peser une lourde menace sur les forêts tropicales (Hansen *et al.* 2013; Achard *et al.* 2014). On estime que 1.2 à 1.5 milliard d'êtres humains dépendent directement des forêts tropicales (IUFRO, 2015). Leur dépendance à la forêt est directement liée à leur pauvreté, comme l'illustre en partie l'utilisation du bois de chauffe pour la cuisine (Fig.3). Une grande partie des services rendus par les forêts matures, est dépendante de leur bon fonctionnement, et de la biodiversité qu'elles abritent (Food Agriculture Organization of the United Nations 2010). Il est donc important de comprendre ce fonctionnement pour maintenir les services rendus par ces forêts.

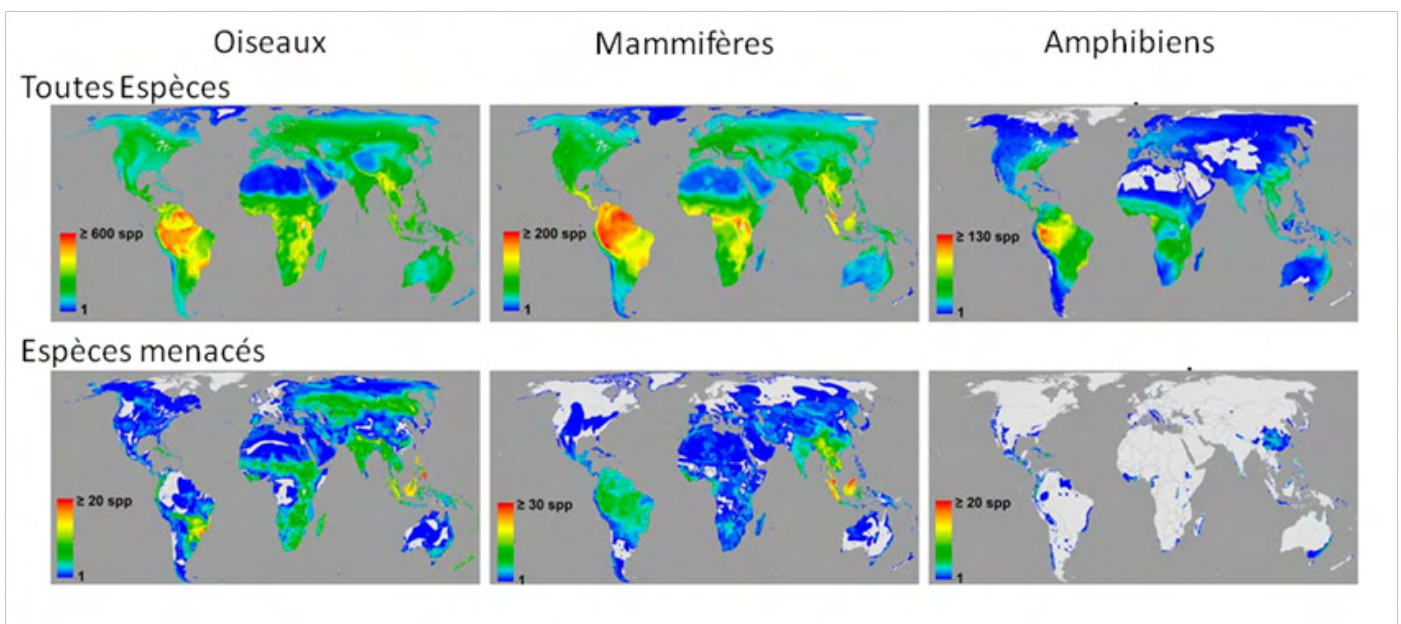


Figure 1 :Nombre d'espèces de trois groupes de vertébrés dans des carrés de 10x10km² (d'après Jenkins, Pimm & Joppa 2013).

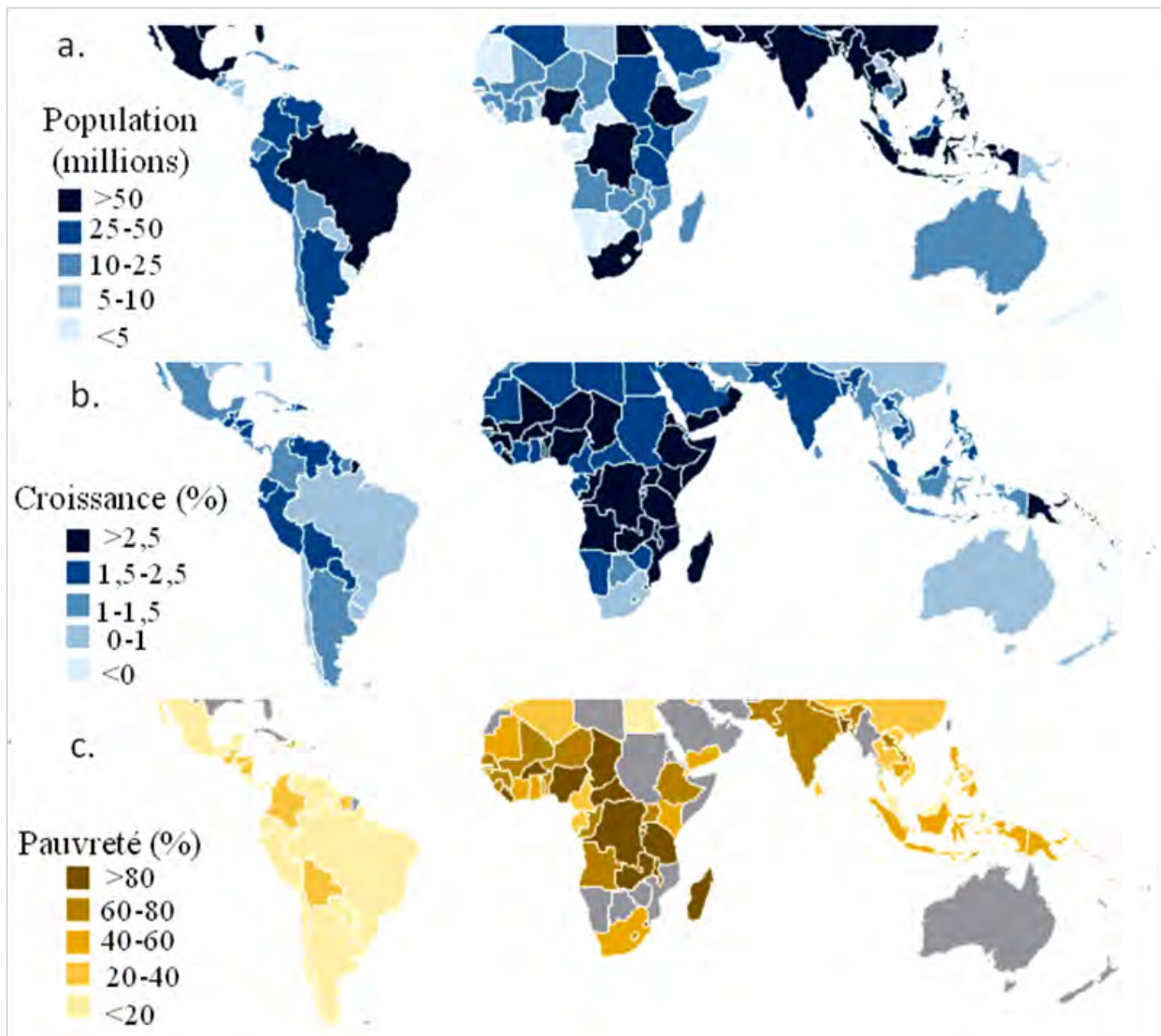


Figure 2 : Peuplement de la zone tropicale. a. Estimation de la population par pays en 2011. b. Estimation de la croissance annuelle de la population par pays. c. Pourcentage de la population vivant avec moins de deux dollars par jours. D'après le 'Population Reference Bureau' (2011).

Derrière le terme de forêt tropicale se cache plusieurs écosystèmes. Différentes classifications des écosystèmes fondées sur les conditions climatiques existent. Holdridge (1967) a par exemple proposé de classer les écosystèmes en fonction des précipitations qu'ils reçoivent, de l'évapotranspiration potentielle, et de la bio-température. L'évapotranspiration est la somme de la transpiration des organismes vivants (principalement les plantes) et de l'évaporation. L'évapotranspiration potentielle est l'évapotranspiration qui aurait lieu dans des conditions climatiques données sans limitation en eau. La bio-température est la température moyenne pendant la saison de végétation qui est la période durant laquelle la température est comprise entre 0 et 30°C, les végétaux étant considérés en dormance autrement (voir aussi la classification de Whittaker 1975).

Dans cette classification, plusieurs types de forêts tropicales apparaissent, des savanes arborées et forêts décidues en milieu sec à des forêts humides sempervirentes (Beard 1955; Eva *et al.* 2004). Au sein des forêts sempervirentes existe aussi une certaine diversité dépendant notamment du sol et de l'hydrologie mais aussi de l'histoire (voir partie II de l'introduction pour plus de détails). En altitude, la température s'abaisse et souvent l'humidité augmente. Les forêts sont plus humides, on parle de forêts de nuages pour certaines formations végétales de montagne particulièrement humides (Webster *et al.* 1995). Les forêts varient aussi en fonction de leur utilisation par l'homme, entre les plantations monospécifiques de palmiers à huile, d'hévéas ou d'eucalyptus, les forêts secondaires ou exploitées et les forêts « primaires » il y a des différences énormes en termes de structure, de biodiversité et de services (Putz & Romero 2014).

Les forêts tropicales humides sont réparties dans cinq régions biogéographiques majeures (Lewis, Edwards & Galbraith 2015) ayant une histoire évolutive distincte depuis la séparation de la Pangée il y a environ 200 millions d'années : les Néotropiques (Amérique), les tropiques africaines, indo-malaisiennes, australasiennes et Madagascar. Ces histoires aboutissent à des caractéristiques spécifiques. Les forêts africaines sont plus pauvres en espèces d'arbres que les autres avec environ 5000 espèces contre 20 000 en Amérique et autant en Asie (Slik *et al.* 2015). Elles sont par contre plus riches en grande faune (Lewis & Maslin 2015). Enfin, peu d'espèces sont partagées entre les différents continents et les familles dominantes ne sont pas les mêmes.

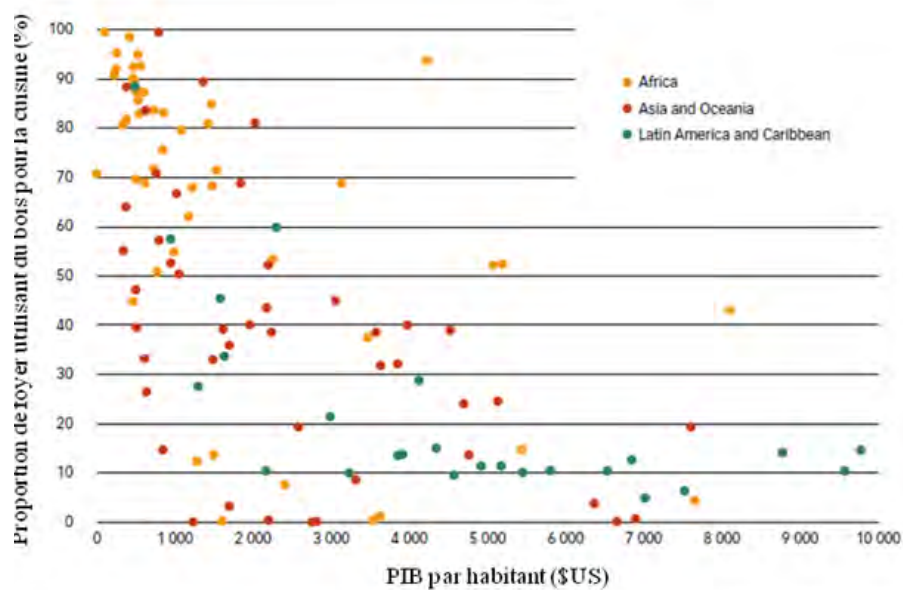


Figure 3 : Dépendance au bois de chauffe pour la cuisine en fonction du revenu par habitant (D'après FAO, JRC update 2014).

Un rôle essentiel dans les flux globaux de carbone

Un écosystème peut être modélisé comme un système thermodynamique ouvert. Il est caractérisé par les flux de matière qui le traversent. L'énergie solaire est intégrée aux écosystèmes constituant la biosphère par la réduction du carbone atmosphérique à travers la photosynthèse. Connaissant l'énergie d'activation de la photosynthèse, on peut mesurer l'énergie intégrée à la biosphère par la quantité de carbone absorbée par unité de temps : la productivité primaire (Gross Primary Productivity, GPP, en anglais). Des transferts se font aussi dans l'autre sens par oxydation du carbone organique en CO₂ du fait de la respiration et de la fermentation. L'assimilation nette au sein des producteurs primaires (plantes) est la productivité primaire nette (Net Primary Productivity ; NPP égale à la GPP moins la respiration autotrophe, Ra). Le bilan entre NPP et respiration hétérotrophe Rh à l'échelle de l'écosystème permet d'évaluer si l'écosystème stocke (NPP > Rh) ou relâche (NPP < Rh) du carbone.

La photosynthèse augmente avec la température jusqu'à un optimum autour de 30°C (Farquhar, von Caemmerer & Berry 1980) et on observe en conséquence un gradient de NPP avec la latitude (Field *et al.* 1998). Ces variations sont influencées par d'autres facteurs limitants tels que la disponibilité en eau et en nutriment (Lieth 1975). Les forêts tropicales humides sont les écosystèmes recevant le plus de radiations solaires. De plus, elles sont peu limitées par la disponibilité en eau. Il n'est donc pas étonnant qu'elles figurent parmi les écosystèmes les plus productifs avec une NPP moyenne d'environ 13MgC.ha⁻¹.an⁻¹ (Clark *et al.* 2001; Aragão *et al.* 2009; Malhi *et al.* 2014). Les forêts tropicales humides contribuent pour approximativement un tiers de la productivité primaire globale de la biosphère (Beer *et al.* 2010).

Cette productivité et les flux de matière qui lui sont associés sont d'une grande importance dans la régulation des concentrations atmosphériques en différents gaz, et notamment en gaz à effet de serre. La forêt tropicale humide n'est pas seulement productive, elle stocke aussi de grandes quantités de carbone (Fig.4). On estime qu'elle stocke de 471±93Pg de carbone, ce qui représenterait la moitié du carbone stocké dans les forêts du globe (861 ± 66 Pg C — Pan *et al.* 2011).

L'enrichissement de l'atmosphère en CO₂ en cours et prévu pour le futur pourrait favoriser la croissance des arbres (Lloyd & Farquhar 2008) et faire des forêts tropicales des puits de CO₂ et donc des régulateurs de l'effet de serre (Pan *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2015).

Cependant, rien n'est moins sûr car de plus en plus d'études pointent une relation complexe entre changements climatiques et forêts tropicales (voir par exemple : Lewis *et al.* 2009).

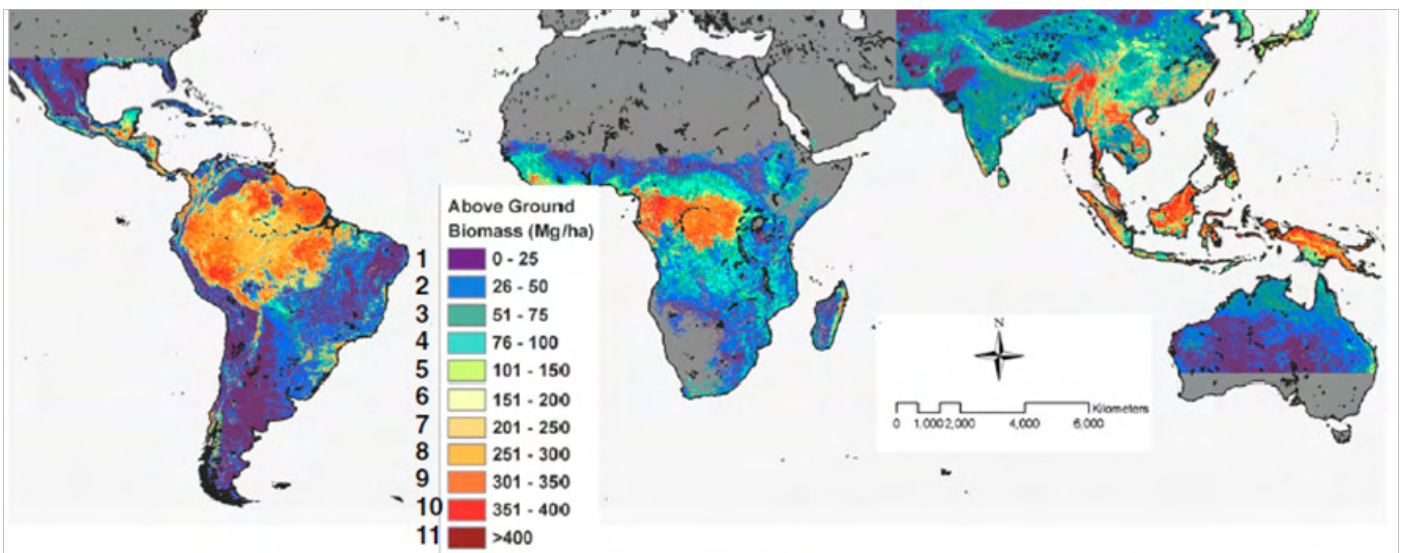


Figure 4: Biomasse aérienne des écosystèmes tropicaux à l'échelle du monde (d'après Saatchi et al. 2011). La biomasse aérienne a été cartographiée à une résolution de 1km entre 30° de latitude nord et 40° de latitude sud.

La forêt tropicale humide : écosystème terrestre le plus riche en biodiversité

‘The Red Queen runs faster when she is hot.’

JH Brown

La forêt tropicale constitue le milieu le plus riche en biodiversité : malgré une superficie assez faible (environ 10 à 15% de la surface des continents — Food Agriculture Organization of the United Nations 2010) on estime qu'elle abrite la moitié des espèces vivantes. Les raisons de cette richesse sont probablement multiples et sont encore en débat. Le nombre d'hypothèses pour l'expliquer n'a fait qu'augmenter dans les dernières décennies (Brown 2014), passant de 6 en 1966 (Pianka 1966) à 32 en 2010 (Lomolino *et al.* 2010). Il semble en tout cas que l'effet de la température sur la vitesse des réactions chimiques soit de toute première importance pour expliquer la plus grande diversité en milieu tropical (Brown 2014; Belmaker & Jetz 2015).

Le premier ensemble d'hypothèses expliquant la grande biodiversité tropicale est lié à l'environnement présent. L'important flux d'énergie arrivant dans les tropiques permet une productivité forte. Cela favorise la richesse spécifique de manière simplement stochastique d'abord. Plus d'énergie permet l'existence de plus d'individus et pour un plus grand nombre d'organismes on s'attend à observer une plus grande diversité en espèces (Allen, Brown, and Gillooly 2002; Price *et al.* 2012; Humphries and McCann 2014). Du fait de cette plus grande diversité, on s'attend à ce qu'il y ait aussi plus de niches disponibles pour chaque espèce et donc plus d'espèces présentes (Hutchinson 1959 ; Jetz *et al.* 2009). Cette hypothèse est d'ailleurs soutenue par le fait qu'il y ait un plus grand nombre d'espèces spécialistes dans les tropiques (Klopper & MacArthur 1961). La plus grande productivité de la forêt tropicale humide et les interactions entre espèces permettraient donc l'existence de plus d'espèces selon une relation énergie-espèces similaire aux relations aire-espèces classiques de la biogéographie insulaire (Hurlbert 2006).

L'hypothèse de Janzen-Connell (Janzen 1970; Connell 1971) s'ajoute à cela et fait aussi intervenir les interactions entre organismes pour expliquer la diversité observée dans les forêts tropicales. Selon cette hypothèse la pression des herbivores ou pathogènes spécifiques d'une espèce d'arbre limite la densité locale d'individus (densité-dépendance négative). Ainsi la compétition interspécifique est réduite pour les mêmes ressources. Plusieurs espèces vont pouvoir partager les mêmes ressources ce qui augmente la diversité des forêts tropicales.

Un autre ensemble d'explications de la biodiversité tropicale est fait interbenir l'histoire évolutive des espèces dans les régions tropicales. La zone tropicale présente plusieurs zones émergées très anciennes sur lesquelles des processus de diversification ont pu se dérouler pendant longtemps. Pour ces zones, les explications liées à l'environnement présent (productivité + interactions entre espèces) doivent être intégrées dans le temps (Jetz & Fine 2012). D'autres part, des conditions favorables ont probablement permis la persistance d'un grand nombre d'espèces qui ont disparu à d'autres latitudes et qui pourrait ne pas avoir eu le temps de recoloniser les plus hautes latitudes (Fischer 1960; Hortal *et al.* 2011). On peut aussi supposer qu'un certain nombre d'espèces étant apparues à d'autres latitudes pendant des périodes plus chaudes aient ensuite migré vers les tropiques lors des refroidissements. Au contraire, il a été avancé que la majorité des clades (espèce, genre, famille, ordre...) ont leur origine sous les tropiques et que seuls certains ont réussi à migrer vers des latitudes plus hautes (hypothèse 'out of the tropics' — Jablonski, Roy & Valentine 2006). La migration vers les climats plus rudes serait limitée par des filtres environnementaux successifs de sorte que moins de clades sont présents aux latitudes hautes (voir par ex. Zanne *et al.* 2014). Un taux de diversification plus élevé dans les tropiques pourrait donc être à l'origine d'un plus grand nombre d'espèces (Jablonski 1993; Allen *et al.* 2006) cependant les phénomènes liés à la dispersion et à l'histoire des régions tropicales semblent plus importants (Belmaker & Jetz 2015).

On observe aussi une grande diversité inter-communautés dans les tropiques en général et dans la forêt tropicale en particulier (diversité beta). Ce phénomène est lié au fait que les espèces tropicales ont en général une aire de répartition plus faible que les espèces de milieux tempérés (Stevens 1989; Kraft *et al.* 2011). Cette observation est partiellement expliquée par les limites à la dispersion (voir par exemple Condit *et al.* 2002).

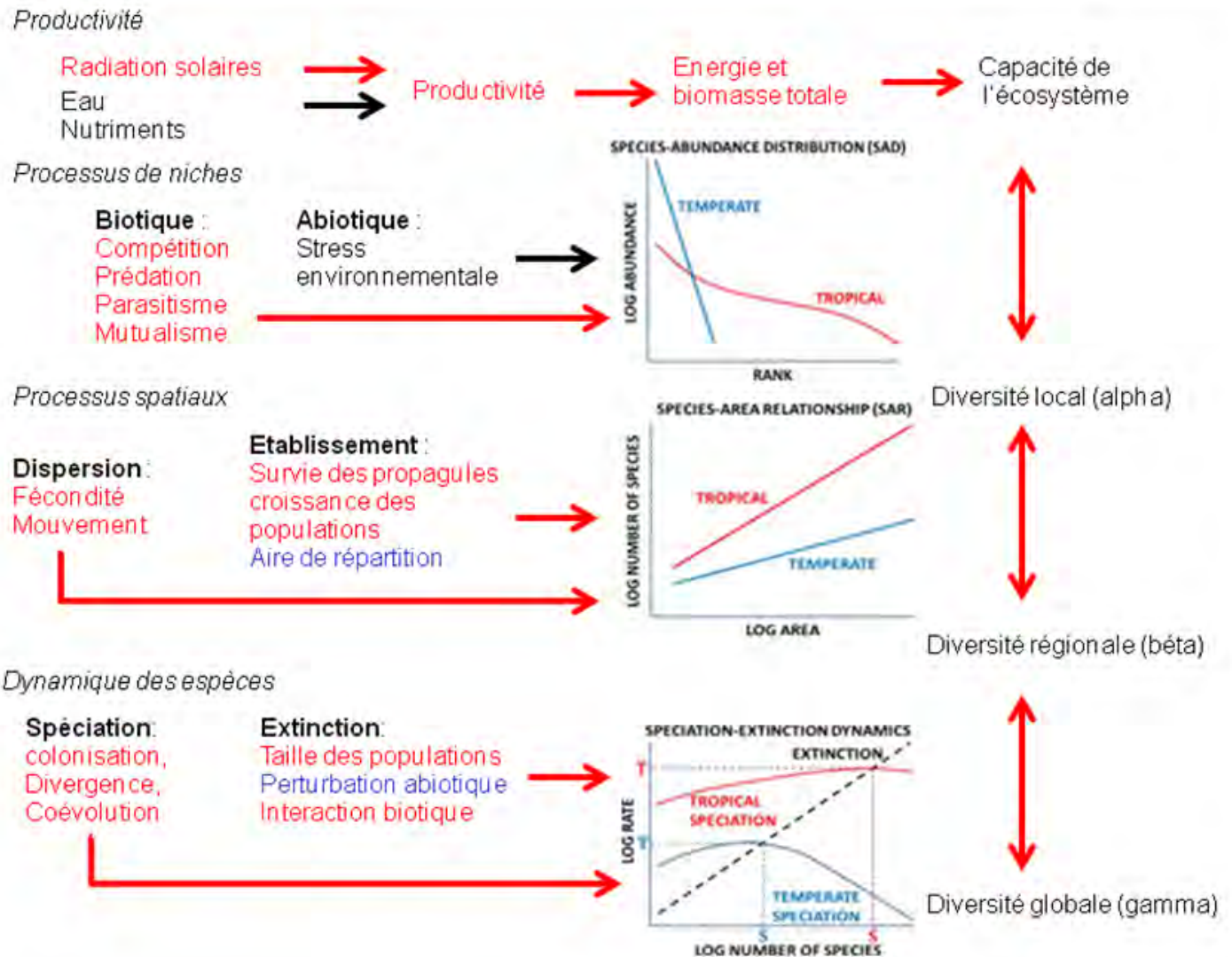


Figure 5 : Synthèse des processus impliqués dans l'existence et la maintenance du gradient latitudinal de biodiversité (modifié d'après Brown 2014). En rouge sont indiqués les processus favorisés par une température plus haute et ceux diminuant avec la température sont en bleu. Les autres sont en noir. Les graphiques montrent des conséquences des processus indiqués. La figure est organisée approximativement en fonction de l'échelle spatio-temporelle à laquelle se passent les phénomènes, la plus petite en haut à la plus large en bas.

Un ensemble de ressources menacées

Les caractéristiques des forêts tropicales leur donnent une grande importance sociale. Leur grande productivité et la quantité de carbone qu'elles stockent les rendent très importantes dans la régulation du climat. A l'échelle régionale, elles rendent le climat plus favorable à l'agriculture en augmentant les précipitations locales. On estime par exemple que 15 à 35% des précipitations dans le bassin amazonien proviennent de l'évapotranspiration de la forêt (Eltahir & Bras 1994; Trenberth 1999; Betts *et al.* 2004). Ceci provoque un abaissement de la température estimé à 4°C (Kleidon & Heimann 2000). A l'échelle du globe, les forêts tropicales sont en partie responsables d'une modération de l'augmentation de la concentration en carbone atmosphérique en agissant comme un puits de carbone. En effet, elles compensent partiellement ces émissions en prélevant environ $1.2 \pm 0.4 \text{ Pg C an}^{-1}$ de l'atmosphère (moyenne 1990-2007 — Pan *et al.* 2011; Brienen *et al.* 2015). Le stock de carbone des forêts tropicales ($471 \pm 93 \text{ Pg C}$) représente un peu plus de 50 ans d'émission de carbone d'origine anthropique (moyenne 1990-2007 : $8.3 \pm 0.8 \text{ Pg C an}^{-1}$).

La présence de forêt permet aussi une stabilisation des sols et une meilleure infiltration de l'eau limitant le ruissellement ce qui protège des glissements de terrain fréquents en zone tropicale (Food Agriculture Organization of the United Nations 2010). Les forêts tropicales fournissent enfin un ensemble de ressources à travers l'exploitation de la biomasse (foresterie) voire la chasse dans les zones les plus isolées (Lewis *et al.* 2015).

Deux menaces principales pèsent sur les forêts tropicales. La première, et la plus directe, sont les actions anthropique conduisant à la déforestation et/ou dégradation des forêts. La seconde est l'ensemble des changements atmosphériques (augmentation du taux de CO₂, changements climatiques).

La déforestation des zones tropicales a été estimée entre 3.2 et 6.5Mha entre 2000 et 2010 (Table 1 ; Fig.6 ; Kim, Sexton & Townshend 2015). Malgré des signes de diminution du taux de déforestation au Brésil depuis 2004 (Nepstad *et al.* 2014), celle-ci ne s'est pas arrêtée (Gibbs *et al.* 2015) et semble repartir même à la hausse (Fearnside 2015). De plus, dans les autres parties du monde tropical, la déforestation est en constante augmentation.

Tableau 1 : Estimations récentes basées sur des données satellites de changement de surface forestière dans les tropiques (d'après Kim, Sexton & Townshend 2015).

Les changements de surface forestière dans les années 1990 et 2000 sont donnés en milliers d'hectares par an). Les données Landsat sont des données optiques multi-bande fournies par le satellite américain du même nom. Les données AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) sont des données radar satellitaires.

Etude	Zone	Années 1990	Années 2000	Changement
FAO, JRC (2012)	Tropicale	-5648	-9111	61.30%
FAO, JRC update (2014)	Tropicale	-6000	-7000	16.70%
Achard <i>et al.</i> (2002)	Tropicale humide	-5800	-	
Achard <i>et al.</i> (2014)	Tropicale	-6050	-5930	-2%
	Tropicale humide	-3960	-3170	-20%
DeFries <i>et al.</i> (2002)	Tropicale	-5563	-	
Hansen <i>et al.</i> (2008)	Tropicale	-	-5400	
Hansen <i>et al.</i> (2013)	Tropicale	-	-7100	
	Tropicale humide (34 pays)	-	-5500	
Kim <i>et al.</i> (2015)	Tropicale humide (34 pays)	-4040	-6535	61.80%

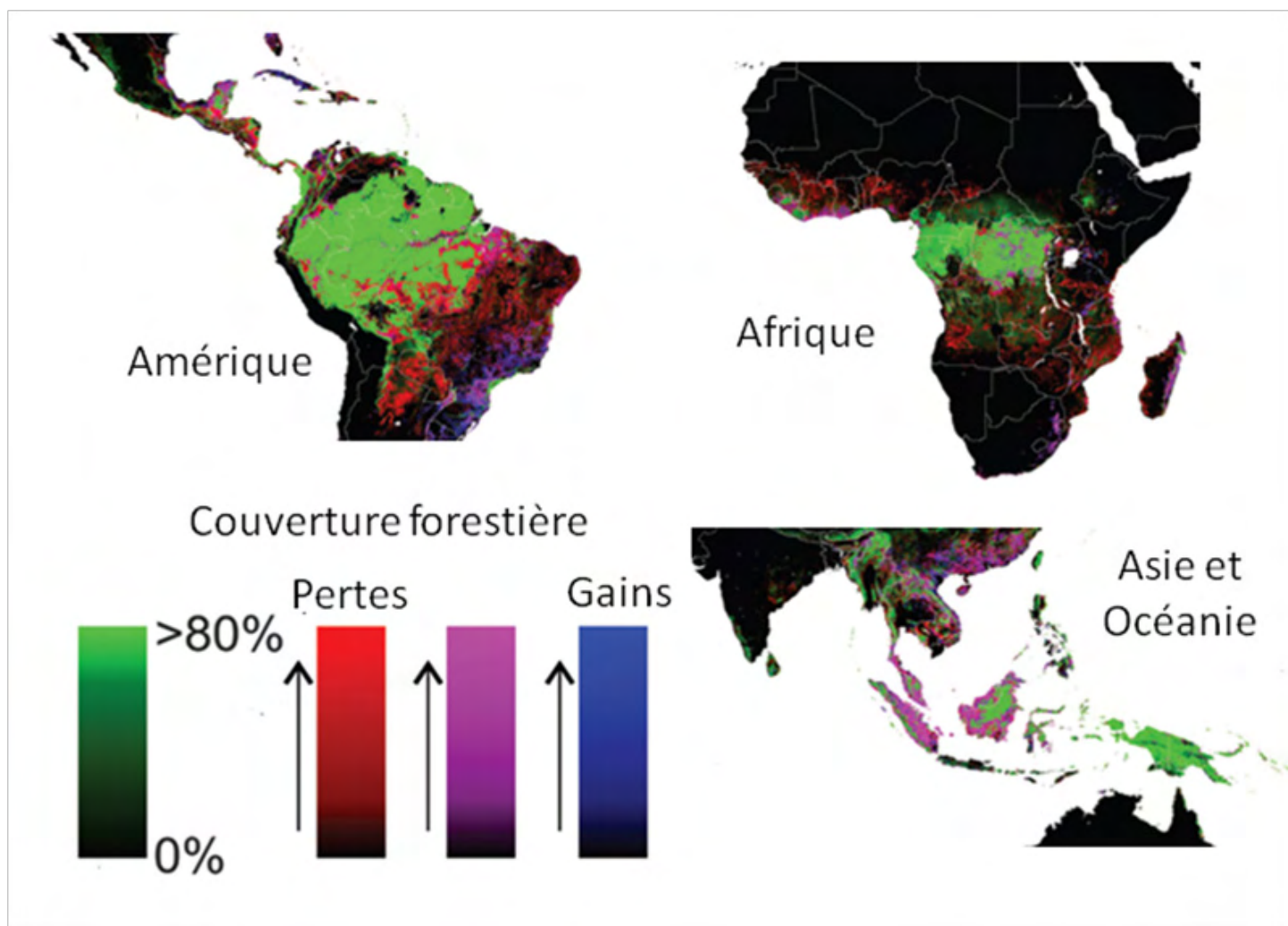


Figure 6: Couverture forestière tropicale et sa dynamique entre 2000 et 2013 (d'après Hansen et al. 2013). Cette carte à 30m de résolution a été faite à partir des données du satellite Landsat.

Aux effets directs de la perte de surface forestière viennent s'ajouter les effets de la dégradation et de la fragmentation. C'est surtout autour des routes et des voies fluviales que s'implantent les populations et que diminue la surface forestière. La fragmentation augmente la proportion de forêt proche de la lisière, cela diminue l'habitat des espèces strictement forestières et a un effet sur la structure, la dynamique et la composition spécifique de la végétation (Laurance *et al.* 2000, 2001, 2006). La dégradation liée à la coupe sélective des arbres diminue les stocks de biomasse des forêts tropicales (Fig 7) et les services qu'elles peuvent rendre (Food Agriculture Organization of the United Nations 2010; Asner *et al.* 2010).

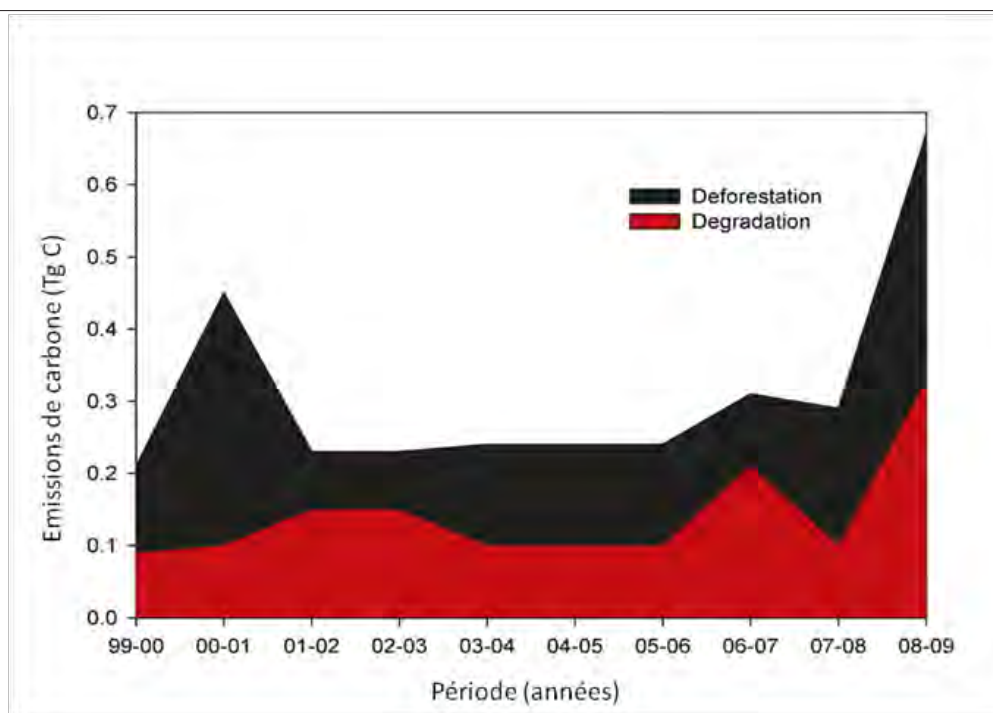


Figure 7 : Pertes de biomasse due à la déforestation et à la dégradation. D'après (Asner et al. 2010)

Les changements de climat affectent aussi les forêts tropicales. Dans le bassin amazonien par exemple, une possible diminution des précipitations pourrait augmenter la probabilité de sécheresse (Fig.8; Malhi *et al.* 2008). La résistance des arbres à la sécheresse est encore mal évaluée mais les récentes sécheresses de 2005 et 2010 en Amazonie ont montré une augmentation de la mortalité (Phillips *et al.* 2009; Lewis *et al.* 2011; Nepstad *et al.* 2007). Une expérience de sécheresse artificielle sur le long terme laisse penser que la sécheresse pourrait provoquer des changements de structure forestière en augmentant notamment la mortalité des gros arbres (Nepstad *et al.* 2007; da Costa *et al.* 2010). Les changements climatiques pourraient en conséquence causer une diminution des stocks de carbone (Galbraith *et al.* 2010). Ce dernier phénomène pourrait avoir des répercussions sur le climat en diminuant les quantités d'eau évapotranspirée (Heimann & Reichstein 2008). Certaines études indiquent une augmentation de la surface des zones de transition entre forêt et savane (Anadón, Sala & Maestre 2014) voire une réduction de la surface occupée par les forêts dans les scénarii prédisant une grande diminution des précipitations (Anadón *et al.* 2014; Olivares *et al.* 2015; Zhang *et al.* 2015). De telles études ne tiennent cependant pas compte de l'acclimatation potentielle de la végétation à des conditions plus sèches (Galbraith *et al.* 2010).

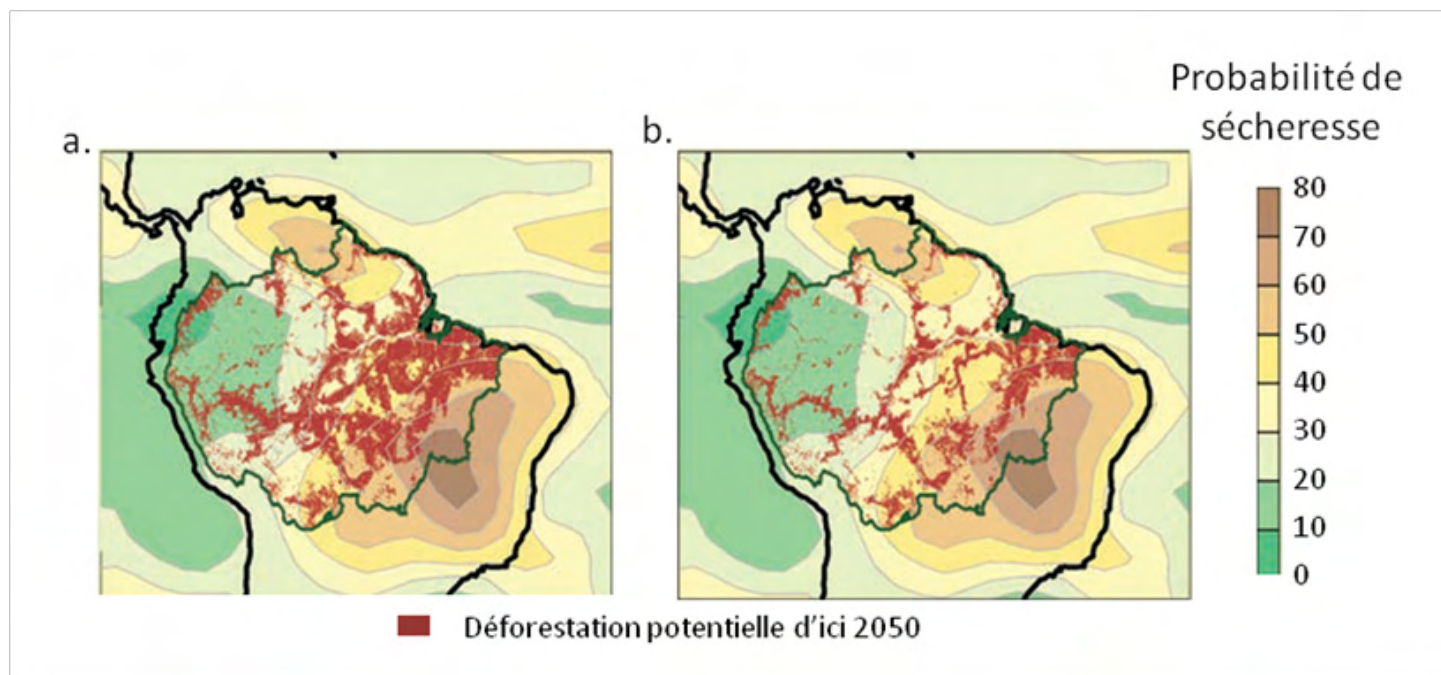


Figure 8: Augmentation de la probabilité de sécheresse et déforestation dans le bassin amazonien d'ici la fin du 21ème siècle (d'après Malhi *et al.* 2008). La déforestation est dérivée de deux scénarii : A. pas de régulation législative. B. Régulation législative efficace (d'après Soares-Filho *et al.* 2006). La probabilité de sécheresse définie comme une réduction d'au moins 20% des précipitations en saison sèche d'ici la fin du 21ème siècle. Les scénarii de précipitation sont ceux pour une émission modérée de gaz à effet de serre employés par l'IPCC fourth assessment report (d'après Marengo 2004)

La diminution des précipitations associée à la dégradation et à la déforestation risque aussi d'augmenter l'occurrence et la surface des feux de forêts (Nepstad *et al.* 2004; Aragão *et al.* 2007). Lors de la sécheresse de 2005, un incendie a ainsi provoqué la destruction de 2800km² de forêt dans l'état d'Acre au Brésil (Aragão *et al.* 2007). En plus de la destruction directe de forêt, ces feux, s'ils sont nombreux, risquent de perturber l'atmosphère au-dessus du bassin amazonien par leurs fumées, ce qui pourrait abaisser encore les précipitations en augmentant la durée de vie des nuages (Davidson *et al.* 2012).

Enfin l'augmentation du CO₂ atmosphérique pourrait avoir des effets sur le métabolisme des forêts tropicales (Cernusak *et al.* 2013). On peut s'attendre à une augmentation de la croissance des arbres due à la fertilisation par le CO₂ (Lloyd & Farquhar 2008), d'autant plus qu'elle pourrait être accompagnée d'une fertilisation par des dépôts plus importants de composés azotés (Reay *et al.* 2008). Ceci augmenterait la quantité de carbone stocké dans les arbres et compenserait les autres effets des changements globaux (Good *et al.* 2011; Cox *et al.* 2013; Huntingford *et al.* 2013). C'est comme cela qu'avait été interprété les augmentations de stockage de carbone constatées dans les parcelles forestières dans les années 2000 (Baker *et al.* 2004). Cependant, l'enrichissement en CO₂ provoque aussi une augmentation de la dynamique forestière en diminuant la longévité des arbres

(Körner 2004; Bugmann & Bigler 2010; Stephenson *et al.* 2011). Cela écourte le temps de résidence du carbone dans les forêts tropicales (Galbraith *et al.* 2013) et pourrait être responsable d'une réduction du puits de carbone que constituent les forêts tropicales (voir Brienen *et al.* 2015 pour l'Amazonie). L'augmentation de la dynamique forestière pourrait aussi réduire les stocks de biomasses des forêts tropicales en provoquant des changements de structure à travers par exemple l'augmentation de l'infestation par les lianes (Schnitzer, Bongers & Wright 2011 ; van der Heijden, Phillips & Schnitzer 2015) comme discuté dans le chapitre 2 de ce document.

Les effets climatiques, atmosphériques et humains interagissent les uns avec les autres ce qui rend le développement de scénarii très difficile. Dans une étude récente sur l'Amazonie, Zhang *et al.* (2015) ont comparé les prédictions de divers modèles de dynamique de la biosphère sous différents scénarii de changements climatiques et d'utilisation des sols. La diminution de la surface forestière prédite varie entre 6 à 21% pour un scénario de gestion durable par l'état brésilien et 37 à 48% pour un scénario sans régulation étatique. Le manque de connaissance du fonctionnement des écosystèmes est une source d'erreur majeure dans toutes ces prédictions (Huntingford *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2015).

I.2. Fonctionnement des forêts tropicales

Les écosystèmes sont structurés par les conditions abiotiques, comme les conditions climatiques, mais aussi par leurs propres composants biotiques. C'est particulièrement visible dans les forêts où les arbres ont un rôle de structuration physique. La structure de la forêt est déterminée par leur hauteur, leur diamètre et leur nombre ainsi que par les espèces auxquelles ils appartiennent. Les forêts asiatiques dominées par les arbres de la famille des Dipterocarpaceae ont par exemple une structure différente des forêts plus basses de l'Ouest de l'Amazonie dominées par les palmiers et les Moraceae (Banin *et al.* 2012). La structure dépend manifestement de la composition en espèces du peuplement et reflète des stocks et des échanges de matière et d'énergie différents.

Flux et stocks de matière en forêt tropicale

Dans les forêts tropicales, ce sont les arbres qui contiennent l'essentiel du carbone et des nutriments. Leur masse est directement reliée à leur taille et à la densité de leur bois. Les variations de biomasse sont corrélées à des fonctionnements différents. Ainsi, au cours de la régénération de la forêt amenant à l'établissement d'une forêt mature, différentes espèces d'arbres forment une succession de types de forêts (Fig. 9). Les jeunes forêts ont plus de tiges d'arbres pionniers qui ont aussi tendance à avoir une densité de bois plus faible et des troncs plus fins, pour une hauteur donnée, que les arbres des forêts matures (Wolf *et al.* 2011; Banin *et al.* 2012). Au cours de la succession, le stock de carbone de la forêt augmente, les arbres deviennent plus volumineux et la densité du bois des espèces de succession tardive est plus importante. Les forêts secondaires sont donc des puits de carbone atmosphérique (voir par exemple Brown & Lugo 1990; Feldpausch *et al.* 2004; Marín-Spiotta, Silver & Ostertag 2007).

Les flux de matière (notamment de carbone) dans l'écosystème sont en partie déterminés par les flux entre les arbres et l'atmosphère. C'est dans les feuilles que se fait la photosynthèse et qu'a donc lieu une grande partie des échanges avec l'atmosphère. La distribution des feuilles, leur quantité et leur efficacité d'interception de lumière déterminent les niveaux de photosynthèse, la productivité des écosystèmes ainsi que la dynamique démographique des arbres qui les composent (Stark *et al.* 2012, 2015).

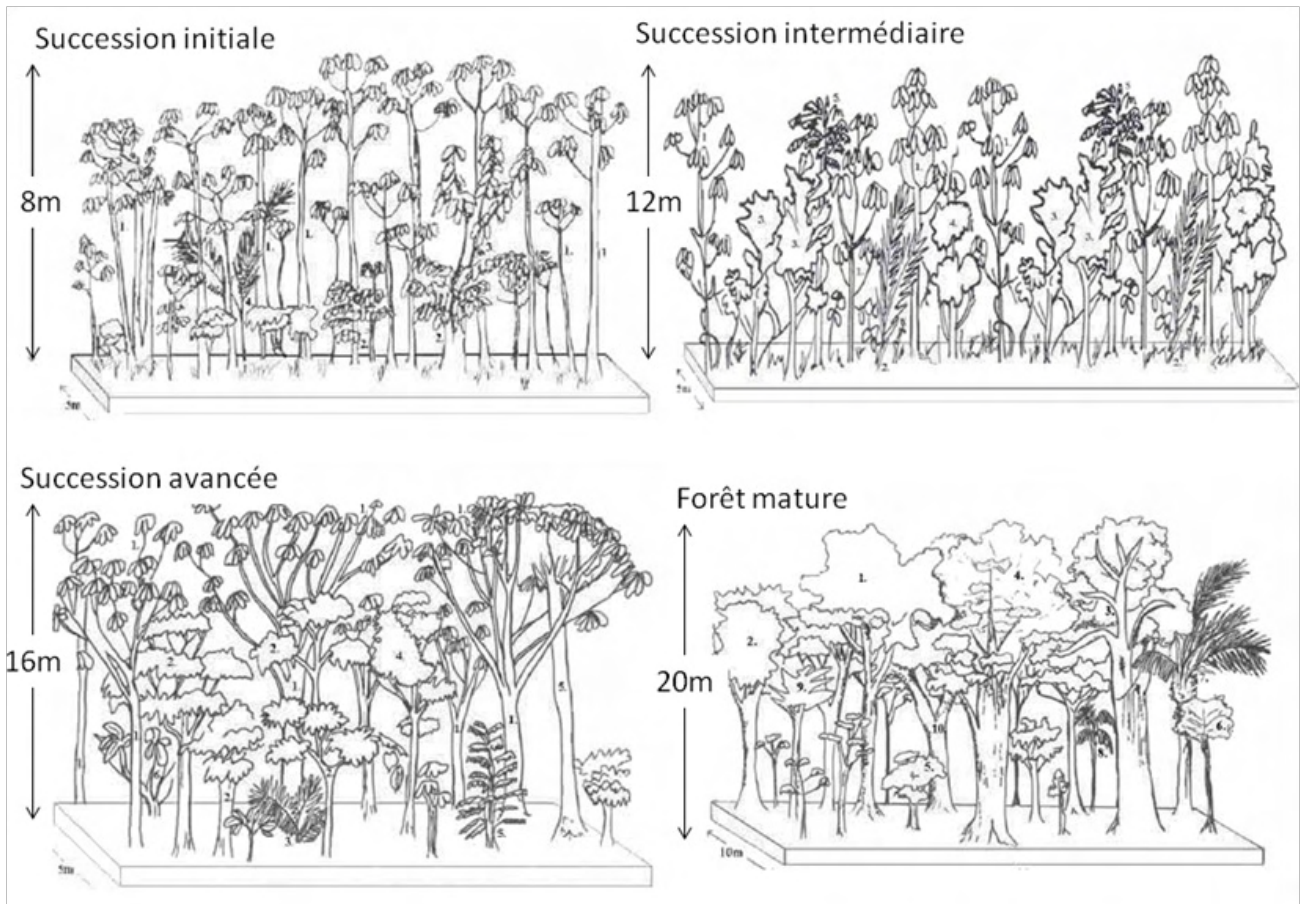


Figure 9: Exemple des changements structuraux et de composition en espèces lors d'une succession dans une forêt du nord-ouest du Brésil (état du Rondônia). Les espèces (ou genre) dessinées sont les suivantes. Succession initiale : 1.Cecropia sp ; 2. Protium sp. ; 3. Pourouma sp ; 4. Astrocaryum sp. Succession intermédiaire : 1.Cecropia sp; 2.Vismia sp. ; 3. Attalea speciosa ; 4.Bellucia imperialis ; 5. Protium sp. Succession avancée : les mêmes plus Pouteria lasiocarpa. Forêt mature : 1.Heisteria sp. ; 2.Eschweilera sp. ; 3. Hymenea sp. ; 4. Mezilaurus itauba ; 5. Clarisia racemosa ; 6. Peltogyne subsessilis; 7. Attalea speciosa ; 8. Euterpe olaceae ; 9 Roupala sp. ; 10. Manilkara sp.

De nombreux modèles ont été développés pour simuler la dynamique forestière. Ils constituent des outils de gestion des forêts cultivées et se sont développés de plus en plus pour l'étude des forêts naturelles au cours des années 2000 (Porté & Bartelink 2002). Ils sont plus ou moins mécanistes et ont besoin d'être calibrés ou validés par des observations empiriques. Par exemple, la relation allométrique qui relie le diamètre des arbres tropicaux à leur hauteur totale varie en fonction d'un paramètre de stress environnemental lié à la variabilité des températures, de la disponibilité en eau et de la fréquence de sécheresse (Chave *et al.* 2014).

Des modèles globaux de dynamique de la végétation ont aussi été développés à partir ou en parallèle des précédents. Leur paramétrisation repose sur les études de structure forestière à large échelle (Smith, Prentice & Sykes 2001). Les modèles reliant l'occupation de la surface aux données satellites ne peuvent pas non plus se passer de ces études et notamment de la connaissance fine de la biomasse à l'échelle du paysage (Wolf *et al.* 2011).

Structure de la forêt tropicale et diversité biologique

L'architecture des plantes tropicales est très variée, et est l'un des éléments de la diversité fonctionnelle, elle-même liée à la diversité génétique et spécifique. Ces variations architecturales ont une conséquence sur la structure des forêts. Les arbres ont des ports différents selon l'espèce à laquelle ils appartiennent. La composition spécifique de la forêt liée aux conditions climatiques et à l'histoire biogéographique est responsable d'une structure différente entre forêts africaines, asiatiques et néotropicales (LaFrankie *et al.* 2006). Au sein des forêts du bassin amazonien, les différences de composition en espèces sont associées à des différences de structure. Les forêts du piémont Andien sur les sols les plus fertiles sont riches en Arecaceae, Moraceae et Myristicaceae alors que les forêts des plateaux des Guyanes ont une beaucoup plus haute canopée et sont riches en Lecythidaceae, Chrysobalanaceae et Fabaceae (Terborgh & Andresen 1998; Steege *et al.* 2000). Au sein d'une même région il peut exister différents types de forêt aussi dont la composition joue sur la hauteur de canopée, le nombre de tiges et la biomasse (Fig 10, Asner *et al.* 2010).

La majorité des graines d'arbres tropicaux est dispersée par les animaux (Howe & Smallwood 1982; Fleming, Breitwisch & Whitesides 1987). Pour chaque espèce, il existe plus ou moins de propagateurs potentiels et cela a un impact sur la répartition des arbres et la structure de la forêt. Les éléphants ont par exemple une grande importance dans la dispersion des graines en Asie et en Afrique et leur disparition fait craindre des changements de composition des forêts (Campos-Arceiz & Blake 2011). Le maintien et la dynamique de la structure forestière sont donc intimement liés aux espèces qui la constituent. Leur diversité et la diversité de leurs interactions ont pour résultat l'existence de nombreuses niches au sein de la forêt tropicale. A son tour, cette diversité en niche permet l'existence d'une grande diversité d'organismes en leur fournissant un habitat et des ressources (Emmons & Gentry 1983; DeWalt, Maliakal & Denslow 2003; Baraloto & Goldberg 2004).

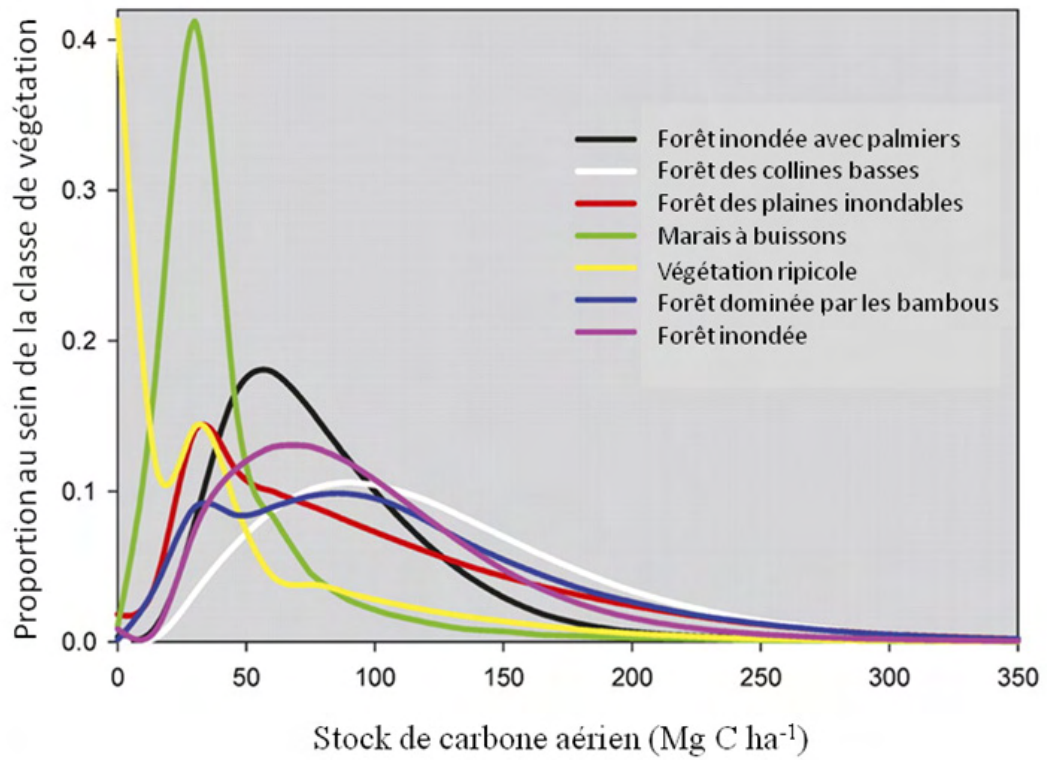


Figure 10 : Biomasse dans différents types de forêts de l'Amazonie péruvienne. D'après (Asner et al. 2010).

I.3 Comment étudier la structure de la forêt tropicale ?

Parcelles permanentes

Les données les plus classiques pour l'étude de la forêt tropicale sont fondées sur des parcelles d'études permanentes. Le suivi des arbres durant plusieurs années permet d'acquérir des données précises sur la structure forestière et la composition en espèces. On a aussi accès à la dynamique de la forêt grâce aux données démographiques. L'acquisition de données sur le terrain réclame cependant un investissement important en temps et en argent. La mission de terrain co-organisée par la réserve des Nouragues et le réseau Rainfor en 2012 dans le cadre des suivis des parcelles permanentes à laquelle j'ai participé a, par exemple, représenté 21 jours de travail à dix personnes pour mesurer les 11 000 arbres présents sur 22 ha. Le travail d'identification botanique est encore bien plus long.

Les parcelles permanentes ont permis de nombreuses études sur la quantification de la biomasse (Chave, Riéra & Dubois 2001; Chave *et al.* 2008; DeWalt & Chave 2004; Lewis *et al.* 2004, 2013; Muller-Landau *et al.* 2006; Stegen *et al.* 2011; Banin *et al.* 2012). L'étude des flux de matière et de la productivité des forêts tropicales implique des mesures directes des flux de gaz (Malhi *et al.* 1998; Granier *et al.* 2008; Xia *et al.* 2015) mais aussi des mesures d'accumulation de biomasse au sein de parcelles permanentes (Phillips & Gentry 1994; Malhi *et al.* 2004, 2014; Lewis *et al.* 2004; Chave *et al.* 2008; Aragão *et al.* 2009; Galbraith *et al.* 2013; Fauset *et al.* 2015). C'est aussi grâce aux identifications botaniques dans des parcelles permanentes qu'ont pu être faites de nombreuses études sur le maintien de la biodiversité en forêt tropicale (Harms *et al.* 2001; Hubbell 2001; Dalling & Hubbell 2002; Slik *et al.* 2015). Enfin les études de dynamiques de population, ou de dynamique écosystémique dépendent fortement des suivis sur les parcelles permanentes (Moorcroft, Hurtt & Pacala 2001).

Une grande partie des parcelles permanentes tropicales sont aujourd'hui coordonnées en réseaux (Forestplot, CTFS – voir par exemple Lopez-Gonzalez *et al.* 2009; Anderson-Teixeira *et al.* 2015) ce qui permet de proposer des protocoles similaires et donc des données facilement comparables entre régions (voir par exemple: Gerwing *et al.* 2006; Baraloto *et al.* 2013). La télédétection vient aussi compléter ces données et rendre les extrapolations plus réalistes.

Cependant, ces résultats sont limités par la faible surface échantillonnée (Chambers *et al.* 2009; Wagner *et al.* 2010). Les parcelles permanentes font en général de 0.5 à 10 ha, seules quelques rares parcelles atteignent ou dépassent 50 ha.

Téledétection

Pour l'étude des forêts tropicales, les techniques de télédétection apportent des données complémentaires aux données de terrain décrites ci-dessus. Elles permettent d'observer l'intégralité des forêts tropicales du globe (données satellitaires) et c'est par exemple grâce à l'imagerie satellitaire optique et radar que l'on estime les surfaces forestières ou les taux de déforestation (par exemple : Skole & Tucker 1993; DeFries *et al.* 2002; Hansen *et al.* 2013).

La télédétection peut être passive ou active. Dans la télédétection passive, comme la photographie aérienne ou satellitaire, on détecte un signal naturel (comme la lumière) qui est réfléchi par les objets observés. Dans cette thèse, j'ai utilisé des données de télédétection passive, du satellite Landsat qui sont des images optiques multispectrales de résolution moyenne (30m). La télédétection active met en jeu l'émission d'un signal qui est renvoyé et modifié par les objets observés. La modification du signal nous renseigne sur les propriétés de l'objet. Le radar satellitaire à synthèse d'ouverture est un exemple de télédétection active très utilisé. J'ai aussi utilisé une technique de télédétection active, le LiDAR (Light Detection and Ranging) aéroporté dont le fonctionnement et les avantages sont décrits au paragraphe suivant.

L'utilisation du LiDAR aéroporté

a) Principe

Un rayon laser d'une longueur d'onde en proche infra-rouge (700-1700nm) est envoyé vers l'objet d'intérêt. Lorsque ce rayon rencontre un objet, une partie est réfléchi et renvoyée en direction de la source. Un capteur est couplé à la source et il enregistre le signal reçu qui se présente sous la forme d'un spectre temporel d'intensité (Fig.11). Les pics d'intensité sont appelés des retours. Les systèmes LiDAR peuvent être multi-retours, c'est à dire être capables de détecter plusieurs retours pour un seul rayon envoyé. Ceci est intéressant pour les études forestières car les rayons ont une empreinte de l'ordre de quelques décimètres et ils

rencontrent souvent des objets plus petits. Les retours multiples sont donc fréquents.

Une partie du rayon est arrêtée et une partie continue son chemin jusqu'à être arrêtée par un objet situé plus loin de la source. Le temps entre l'émission du rayon et la réception du retour est équivalent à deux fois la distance séparant la source du réflecteur divisée par la vitesse de l'onde émise (Baltsavias 1999). L'avion est muni d'un système GPS différentiel couplé à un système de navigation inertielle (ensemble d'accéléromètres et de gyromètres mesurant la trajectoire de l'avion) qui permettent de situer les retours avec une précision sub-décimétrique (voir Baltasvias 1999 et Lim *et al.* 2003 pour plus de détails).

Un système LiDAR embarqué dans un avion envoyant plusieurs milliers de rayons par seconde permet d'acquérir, lors du survol d'une forêt, un nuage de points correspondant aux retours causés par l'interception du faisceau laser par des branches, troncs ou feuilles d'arbres (voir Fig.16). Une partie des faisceaux va même jusqu'au sol, ce qui permet de construire un modèle très détaillé de la topographie (modèle numérique de terrain).

Le LiDAR aéroporté donne une image en trois dimensions de la forêt grâce à une bonne pénétration dans le feuillage. Il constitue un intermédiaire très indiqué pour l'étude de la structure forestière entre les données de terrain et les données satellitaires à très grande échelle (Wulder *et al.* 2012; Vincent *et al.* 2012). Il permet de couvrir des surfaces bien plus grandes que les parcelles permanentes et de donner des informations sur la canopée qui ne sont pas accessibles depuis le sol ; d'autre part, il est bien plus précis que la plupart des données satellitaires disponible à l'heure actuelle. Notons aussi que les signaux fournis par les méthodes satellitaires ne permettent pas à l'heure actuelle de quantifier les stocks de biomasse dans les forêts à forte biomasse (entre 150 et 300Mg ha⁻¹ ; Luckman *et al.* 1998; Lu 2006; Mermoz *et al.* 2015 ; voir cependant Enghart, Keuck & Siegert 2011).

b) Utilisation du LiDAR pour l'étude de la structure forestière.

L'utilisation du LiDAR aéroporté pour l'étude de la structure forestière date de la fin des années 80 (Nelson, Krabill & Tonelli 1988). Il a été depuis utilisé dans de nombreuses études portant sur la hauteur de canopée (Harding *et al.* 2001; Clark, Clark & Roberts 2004; Vincent *et al.* 2012) et la quantification de la biomasse (Lim *et al.* 2003; Asner *et al.* 2008; Saatchi *et al.* 2011; Zolkos, Goetz & Dubayah 2013). De nombreuses études ont aussi cherché à évaluer la surface foliaire globale des forêts et sa répartition (Weishampel *et al.* 2000; Hosoi & Omasa 2006; Detto *et al.* 2015; Heiskanen *et al.* 2015). Ces paramètres ont été reliés à l'étude de la

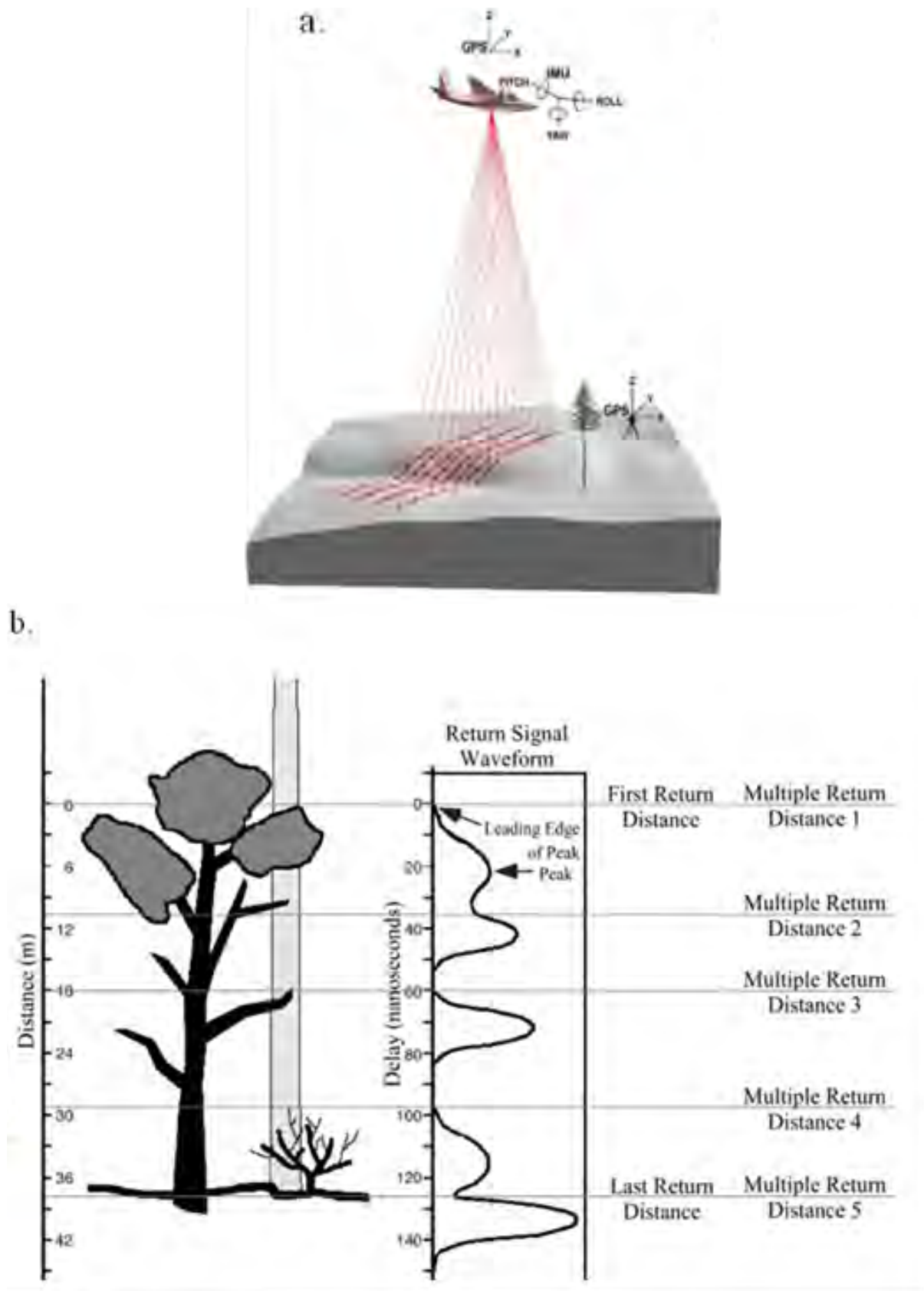


Figure 11 : Principe du LiDAR aéroporté, modifié d'après McGaughey 2009(a.) et Lefsky et al. 2002(b.).

dynamique de la forêt. D'abord à large échelle à travers la répartition des trouées qui donnent de nombreuses informations sur la régénération de la forêt (Kellner & Asner 2009; Kellner *et al.* 2011; Asner *et al.* 2013). L'existence de données de LiDAR aéroporté multi temporelles permet aussi l'étude directe de la dynamique de la canopée (Meyer *et al.* 2013; Hunter *et al.* 2015). Les liens entre les aspects structurels de la forêt et sa dynamique fine constituent aussi un domaine d'étude actif (Stark *et al.* 2012, 2015; Kobayashi *et al.* 2012; Hunter *et al.* 2015).

Enfin les données de structure forestière issues des relevés LiDAR permettent d'évaluer les conditions micro environnementales au sein de la canopée et en sous-bois. Ce type d'approche permet la quantification du flux lumineux (Lee *et al.* 2009; Stark *et al.* 2012, 2015; Bode *et al.* 2014; Peng, Zhao & Xu 2014) aussi bien que la détection d'habitats favorables aux espèces de sous-bois ou de canopée (Hyde *et al.* 2005, 2006; Goetz *et al.* 2010; Vierling *et al.* 2011; Davies & Asner 2014; Hagar *et al.* 2014; Hill, Hinsley & Broughton 2014; Nijland *et al.* 2015; Hill & Hinsley 2015).

II. Présentation du site d'étude et des données générales

II.1 Contexte géographique

La Guyane française

La Guyane est un territoire de 83 846 km². Administrativement, c'est un département et une région française, jusqu'à fin 2015 (date de la création de la fusion département-région). C'est le seul territoire continental de l'Union Européenne en Amérique latine. La Guyane était officiellement peuplée de 250 377 habitants en 2014, ce qui en fait un des départements les moins peuplés de France en dépit d'une démographie très active. Au total, 98% du territoire est recouvert par de la forêt équatoriale de plaine (Food Agriculture Organization of the United Nations 2010). C'est l'une des zones les plus préservées de forêt tropicale mature.

Le climat de la Guyane est équatorial, avec entre 1500 et 4000mm an⁻¹ de pluie, 26°C de moyenne de température avec des variations entre la côte et l'intérieur, et entre l'est (plus humide, sous les alizées) et l'ouest (Fig.12). La saison sèche dure environ deux mois, de début septembre à mi novembre.

La Guyane fait partie d'un ensemble géographique appelé le plateau des Guyanes qui s'étend de l'est du Venezuela au nord-ouest du Brésil. Une étroite bande côtière est couverte de dépôts sédimentaires quaternaires. Ailleurs, le sous-sol est constitué principalement d'un mélange de granitoïdes et de roches volcaniques, le bouclier guyanais. Ce sont les restes de la chaîne guyano-ebuméenne qui s'est formée il y a environ 2 milliards d'années et qui se poursuit au Ghana et en Côte d'Ivoire (l'ouverture de l'océan Atlantique sud est bien plus récente, environ 100 millions d'années). Aux endroits où cette ancienne chaîne de montagne est complètement érodée, on voit apparaître un soubassement constitué de roches métamorphiques vertes et de granitoïdes qui datent de 2.5 milliards d'années (Vanderhaeghe *et al.* 1998). Certains minéraux de ces roches ont été datés de 3.7 milliards d'années au Venezuela. C'est donc une zone très stable d'un point de vue géodynamique.

Les écosystèmes guyanais comptent parmi les plus diversifiés de la planète (Fig. 12). On rencontre en Guyane de la mangrove au niveau des côtes les moins exposées aux vagues et de certaines embouchures de fleuves. En allant vers l'intérieur, le territoire est couvert de forêt équatoriale sempervirente interrompue de quelques savanes, de clairières ouvertes par l'homme et de marais herbacés dans la plaine côtière. La forêt présente une certaine diversité selon les sols sur lesquels elle pousse (de Granville 1988). La majorité du sol est argileuse et pauvre de type ferrallitique. Les forêts présentent une canopée dense entre 20 et 45 m de haut et des arbres émergents atteignant 50-60 m. Ce sont des forêts riches en espèces (ter Steege *et al.* 2000), dominées par les Fabaceae, Burseraceae, Lecythidaceae, Chrysobalanaceae et la composition floristique diffère du reste de l'Amazonie (ter Steege *et al.* 2006). Aux endroits où elle pousse sur de la cuirasse latéritique, la forêt a tendance à être plus basse, plus riche en lianes et plus perturbée (de Granville 1988, voir cependant le chapitre 3 de la présente étude). Selon les microclimats locaux, des forêts de nuage se développent localement (type de forêt riche en épiphytes prise dans les brumes la majeure partie de la saison des pluies et les matins en saison sèche). Dans les zones où le sous-sol est constitué de sables blancs lessivés, on trouve des forêts plus pauvres en espèces mais présentant un endémisme important (Anderson 1981). Les dépressions inondées temporairement ou de manière permanente possèdent une flore particulière. La forêt y est plus ouverte et est riche en palmiers de l'espèce *Euterpe oleracea* appelés Pinots ou Wasai en Guyane (de Granville 1988) et Açaï au Brésil. Enfin, sur les sommets granitiques quasiment dépourvus de sol (inselbergs), on rencontre des buissons de la famille des Clusiacées et des espèces herbacées (notamment des Cypéracées).

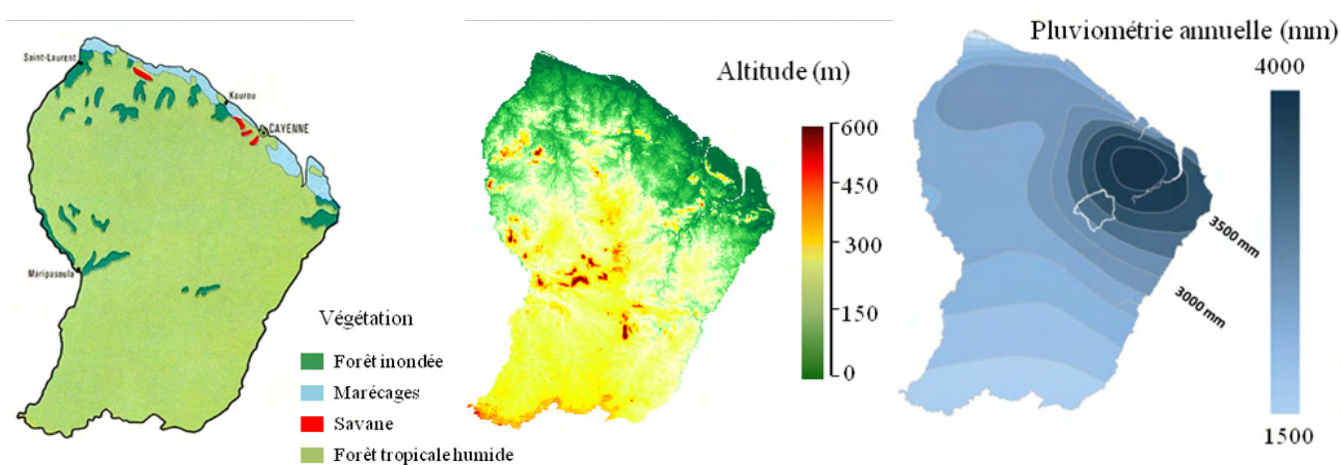


Figure 12 : Végétation et topographie et pluviométrie de la Guyane

Les Nouragues

La station de recherche des Nouragues, créée en 1986, est située à environ 100 km à vol d'oiseau au sud de Cayenne (Latitude: 4° 04' 27.986" N, Longitude: 52° 40' 45.107" W). C'est la partie centrale de la réserve naturelle des Nouragues, créée en 1995. Deux camps scientifiques accueillent des chercheurs venus du monde entier. Le premier est situé sur les rives de la crique Arataye, on peut le rejoindre en pirogue (3 à 5 h depuis Régina). Le second est situé à 8 km au nord (Fig.13). Une marche de quelques heures permet de rallier les deux camps mais une piste pour hélicoptère est aussi aménagée sur chaque camp, permettant notamment un ravitaillement régulier. De nombreux dispositifs permanents permettent un suivi de la dynamique de la forêt.

Le relief est constitué de collines de basse altitude (environ 200 m) entrecoupées de vallées (appelées criques en Guyane). Au nord de la zone on atteint l'extrémité est de la chaîne des monts Balenfois qui s'élèvent à 400 m au-dessus du niveau de la mer. Parmi ces monts, une élévation granitique dépourvue de couverture forestière domine la zone des Nouragues dédiée à la recherche scientifique : c'est l'inselberg des Nouragues (Fig. 14).

Le climat est typique des zones de forêt équatoriale avec une pluviométrie de 2861 mm.an⁻¹ (moyenne 1992-2012). La saison sèche (pluviométrie inférieure à 100 mm.mois⁻¹) dure en général deux mois de mi-septembre à mi-novembre. Une petite saison sèche a aussi lieu en février et/ou mars selon les années.

La réserve des Nouragues est inhabitée et la forêt qu'elle abrite est très peu perturbée. La dernière occupation humaine fut celle des indiens "Nouragues" signalés dans la région notamment par les écrits de deux prêtres jésuites, Jean Grillet et François Béchamel au XVII^{ème} siècle (Grillet & Béchamel 1682; Coudreau 1893). Depuis le milieu du XVIII^{ème} siècle les nouragues n'ont plus été signalés dans la région et ils ont aujourd'hui disparu. L'orpaillage a touché la région de la réserve des Nouragues à la fin du XIX^{ème} siècle. L'exploitation aurifère a cessé dans les années 1930 mais depuis quelques années l'orpaillage illégal affecte la partie nord-est de la réserve. Au début du XX^{ème} siècle, le bois de rose (*Aniba rosaeodora*) fut exploité pour l'industrie de la parfumerie dans le bassin de l'Approuague et des distilleries s'installèrent sur ses rives.

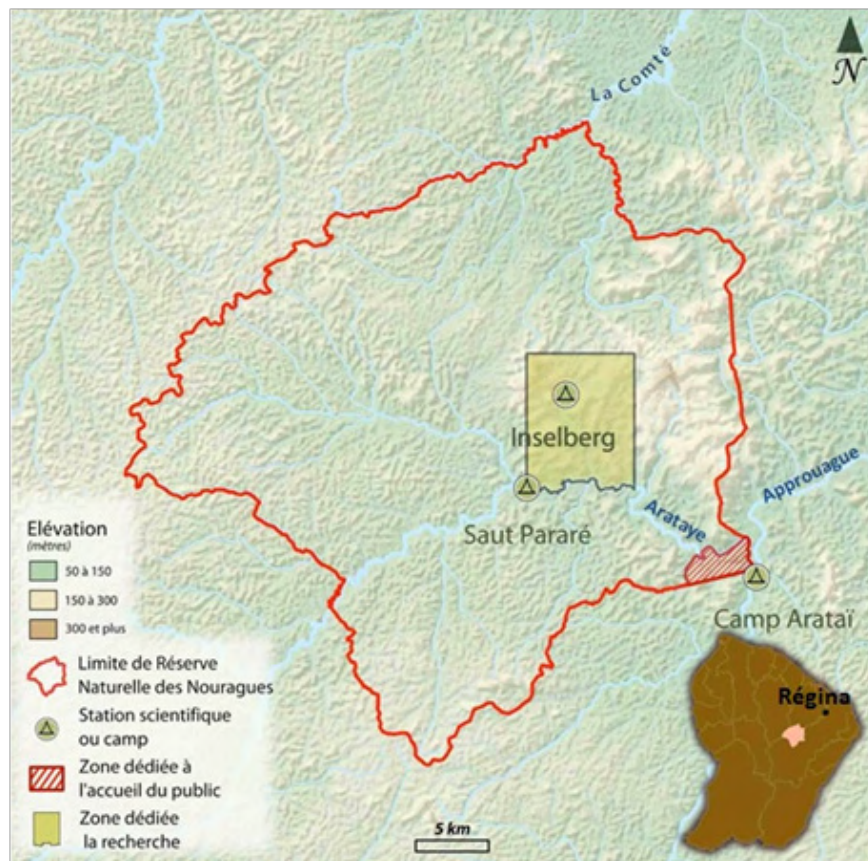


Figure 13 : Présentation de la réserve des Nouragues (d'après le site internet de la réserve ; <http://www.nouragues.fr/>).

La zone centrale de la réserve, dédiée aujourd'hui à la recherche scientifique est cependant restée préservée au moins depuis le milieu du XVIIIème et on considère qu'elle abrite une forêt « primaire ».

La forêt des Nouragues n'est pourtant pas un ensemble homogène. Une certaine diversité de types forestiers peut s'y rencontrer. Autour du camp de l'inselberg par exemple existent des forêts basses d'altitude, des forêts hautes de plateau, une forêt infestée de lianes et des clairières peuplées de bambous et de plantes herbacées de la famille des Marantacées ou des Héliconiacées (Fig.14 et 15). A cela il faut rajouter la végétation particulière de l'inselberg lui-même : des petits buissons de la famille des Clusiacées et différentes plantes herbacées.

II.2 Les données de terrain

Suivi de parcelles permanentes

La partie la plus conséquente des données de terrain est formée par les données des parcelles permanentes. Au total, 29.75 ha de forêt ont été suivis (Fig. 14). Tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre ont été positionnés, marqués individuellement à l'aide d'étiquettes clouées et mesurés à 1.3 m du sol. Le point de mesure a été noté par un trait de peinture pour permettre un suivi plus précis de leur croissance lors des remesures. Les arbres qui présentent des contreforts, des racines échasses ou des irrégularités ont été mesurés 30 cm au-dessus de la plus haute de ces irrégularités dans la mesure du possible. Les diamètres de certains très gros arbres aux contreforts montant au-dessus de 6 m de haut ont dû être estimés à partir de photographies. Ces arbres ont aussi été identifiés par des botanistes (e.g. C. Baraloto, J. Engel, P.Petronelli). Parmi ces parcelles, 22 ha sont suivis depuis 1992 sur deux sites (10 ha sur le site du « Grand-plateau » et 12 sur le site du « Petit-plateau »).

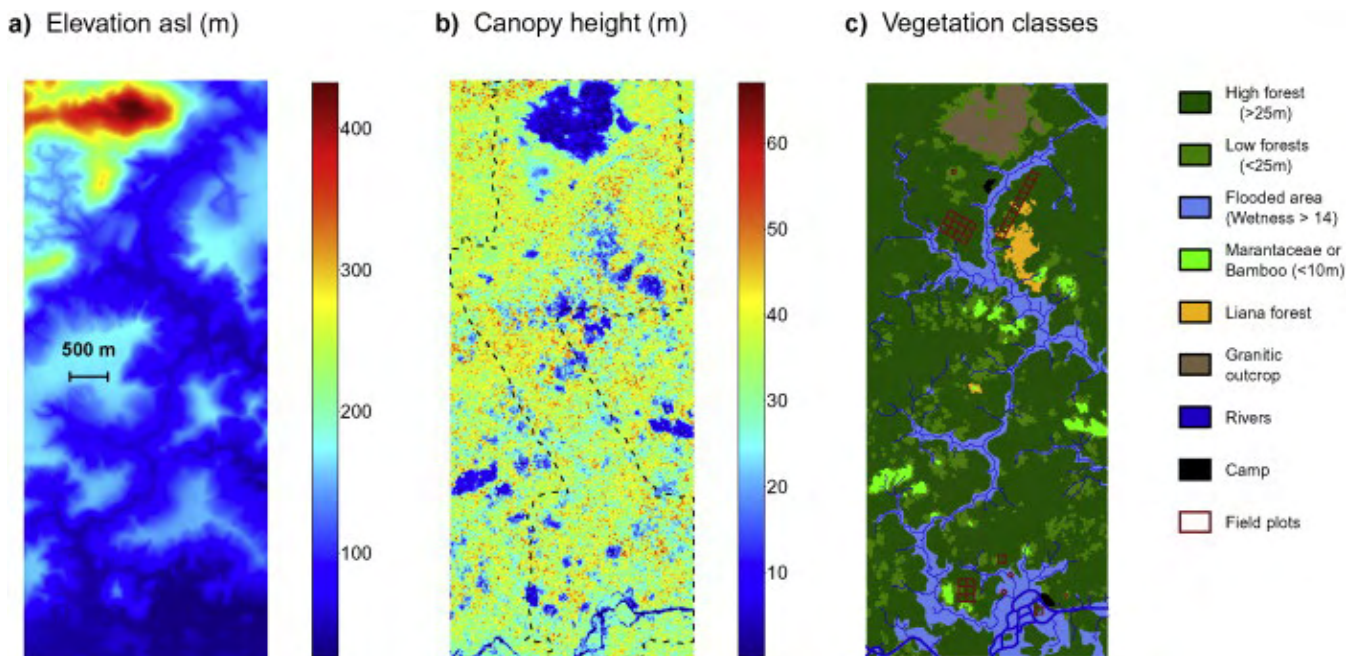


Figure 14 : Zone dédiée à la recherche scientifique des Nouragues (voir chapitre 2). a. Modèle numérique de terrain. b. modèle de canopée. c. Classification de la végétation.

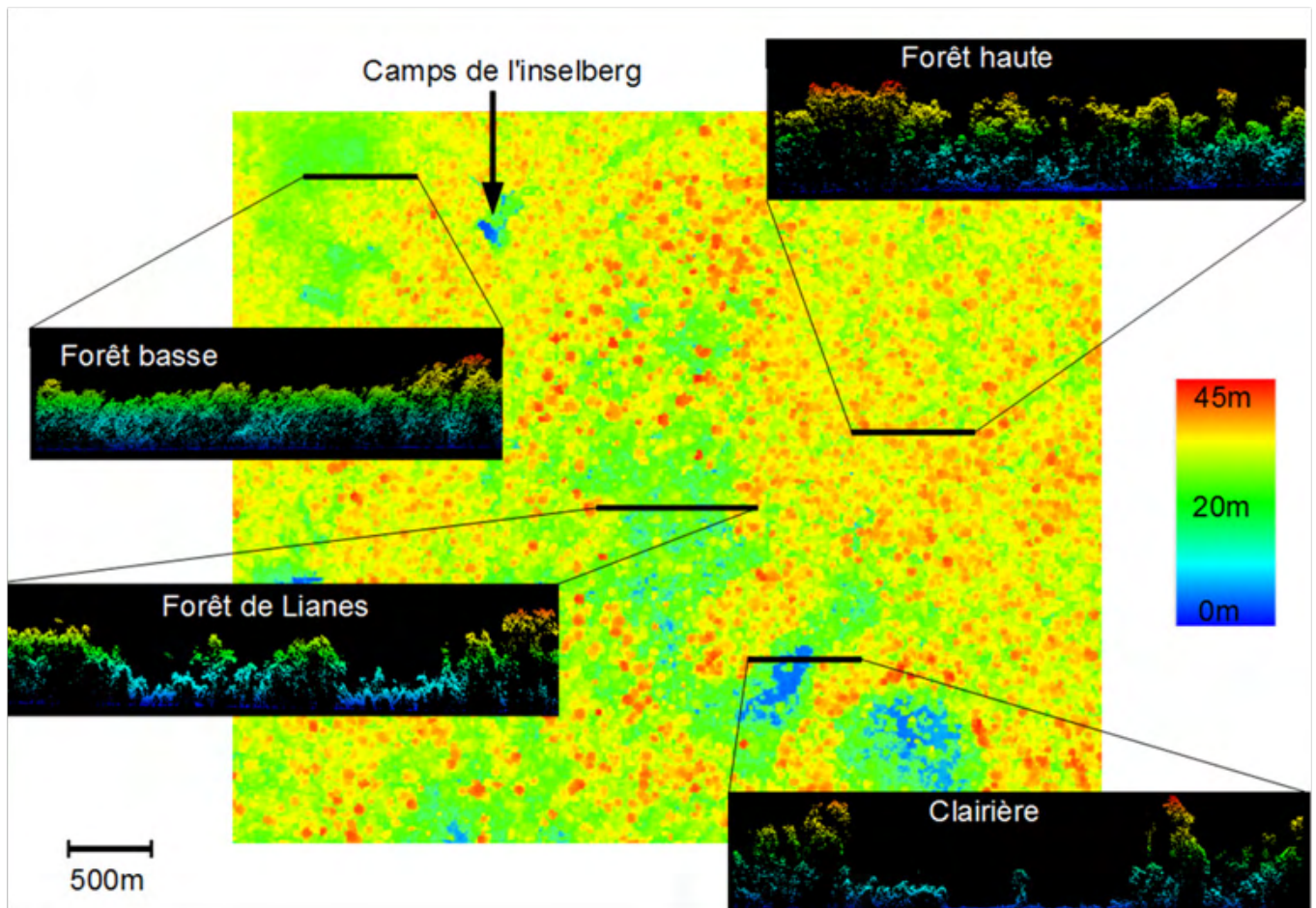


Figure 15: Diversité forestière autour du camp de l'inselberg et profil des nuages de points LiDAR associés. Le modèle de canopée construit à partir des données LiDAR montre l'hétérogénéité de hauteur. Les profils montrent des différences de pénétration des rayons dans la canopée.

Suivi des plantules, de la litière et étude du sol

Ces données sont issues de mesures opérées lors d'une étude précédente sur la dynamique des plantules (Norden *et al.* 2007, 2009). Un suivi de la dynamique des plantules a eu lieu sur les parcelles de « Petit-plateau » et « Grand-plateau » entre 2004 et 2013. Ces 160 parcelles mesuraient 1 m² et en leur sein furent comptées et identifiées les plantules. Couplés à ce suivi, des filets de 0.5 m² ont été placés à 1.5 m du sol. Entre février 2001 et février 2003 ces pièges ont permis de récupérer les feuilles, branches, fruits et fleurs qui tombaient. Ils ont été vidés deux fois par mois, leur contenu séché, trié et pesé. Les données issues de ce suivi donnent des informations précises sur la quantité et la qualité de la litière (Chave *et al.* 2008).

Des études de chimie du sol ont aussi été réalisées afin d'estimer la disponibilité en nutriments. Le sol superficiel (0-10cm de profondeur) a été filtré après retrait de la litière puis digéré dans l'acide. La concentration en macroéléments a été mesurée par spectroscopie (Norden *et al.* 2009). Deux autres jeux de mesure des concentrations en nutriments dans le sol ont été utilisés (voir chapitre 3).

Données environnementales

Cinquante capteurs environnementaux de lumière et température Hobos (HOBO Pendant UA-002-64) couplés à cinquante capteurs d'humidité relative et de température Hobo (HOBO U23-001) ont été disposés en 2013 autour du camp de l'inselberg. Ils ont enregistré des mesures toutes les 15 min entre décembre 2013 et mai 2015.

Une station météorologique située dans un endroit découvert à proximité du camp de l'inselberg enregistre la température, l'humidité relative et la pression de l'air, les radiations solaires entre 300 et 1100nm, la vitesse et la direction du vent et la pluviométrie toutes les 30 min.

II.3 Les données du LiDAR aéroporté

Caractéristiques techniques des données

Deux campagnes de mesures par LiDAR aéroporté ont été menées au-dessus de la zone d'étude par la compagnie ALTOA (<http://www.altoa.fr/>). La première eut lieu en deux étapes en novembre 2007 et novembre 2008. Elle couvrait une surface de 19 km². Elle a été effectuée avec un télémètre laser Riegl (LMS6Q140i-60) placé dans un hélicoptère volant à environ 30 m.s⁻¹ à 150 m d'altitude. Cette appareil émet des rayons dans le domaine des proches infrarouges (longueur d'onde : 0.9µm) à une fréquence de 30kHz. Il est équipé d'un émetteur couplé à un miroir rotatif permettant de balayer un angle de 60° perpendiculairement à la trajectoire de l'hélicoptère. La divergence du faisceau et l'altitude résultent en une empreinte moyenne de 45 cm. Le récepteur n'enregistre que le dernier retour pour chaque rayon, conduisant à une couverture moyenne de 4 retour m⁻².

La seconde acquisition eut lieu en mars 2012 à partir d'un télémètre laser Riegl (LMS-Q560) embarqué dans un avion Falcon volant à environ 45 m.s⁻¹ à environ 400 m du sol. L'aire couverte était de 24 km², et recouvrait l'aire couverte par la précédente acquisition sur une surface de 14 km². Un rayon d'une longueur d'onde de 1.5 µm a été émis à une fréquence de 200kHz balayant un angle de 45° perpendiculaire à la trajectoire de l'avion. L'empreinte moyenne du faisceau est de 25 cm et l'enregistrement de multiples retours (jusqu'à 7) a conduit à une densité de 20 retours m⁻².

Exploitation des données LiDAR

Les nuages de points ont été exploités en utilisant les logiciels TerraScan (TerraSolid, Helsinki), FUSION (McGaughey 2012) et Lastools (Martin Insenburg). Le premier a servi à identifier les retours associés au sol grâce à la routine 'Ground' qui fonctionne par triangulation à partir de points qui peuvent être assignés au sol avec confiance (zone sans végétation par exemple). De proche en proche, les points les plus bas du nuage sont assignés au sol si l'angle entre le triangle formé avec chaque nouveau point et le sol déjà modélisé n'est pas trop important (Fig. 16).

Les deux autres logiciels ont été utilisés pour traiter les données plus en aval. Des modèles numériques de terrain (MNT) à différentes résolutions ont été construits sous

forme de raster en assignant une valeur d'altitude à des cellules carrés de la résolution choisie. Pour ce faire les données des deux acquisitions LiDAR ont été combinées ce qui limite le nombre de cellules non échantillonnées et améliore le MNT. Des modèles de surface ont été construits de la même manière en prenant la hauteur maximale du nuage de points dans chaque cellule après avoir filtré les données pour les retours artificiels ou associés à des oiseaux. La différence du modèle de surface au modèle de terrain a permis de construire des modèles de canopée pour chaque acquisition LiDAR. Cependant, en 2007-2008, l'échantillonnage présentait des zones de très faible densité qui ont dû être exclues de l'étude.

La hauteur maximale du nuage de points dans une grille de résolution choisie permet de construire un modèle numérique de surface (MNS). La soustraction du modèle de terrain au modèle de surface permet de connaître la hauteur de la canopée (modèle numérique de canopée-MNC ; Fig. 16).

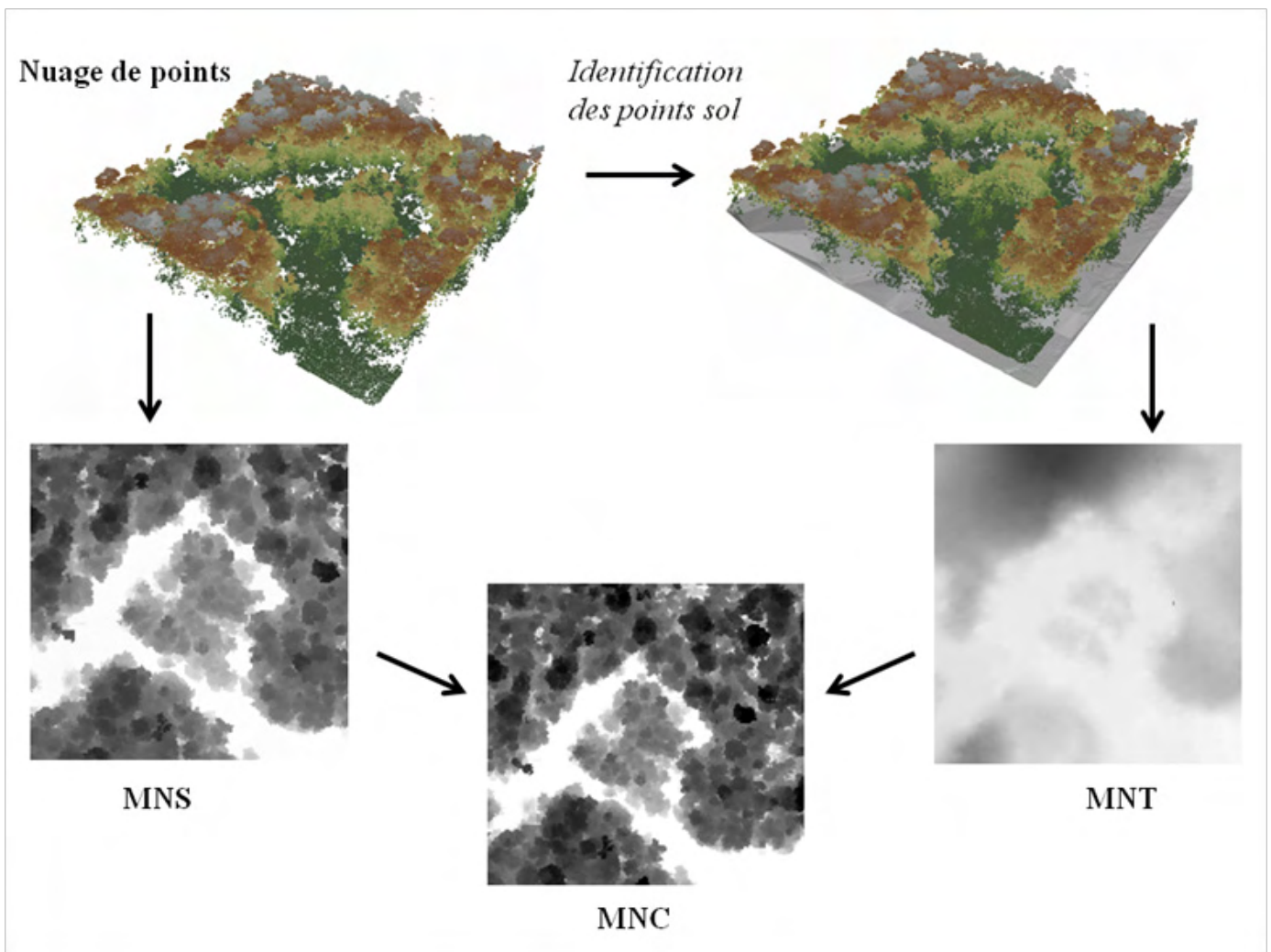


Figure 16: Passage du nuage de points LiDAR aux modèles numérique de terrain (MNT), surface (MNS) et canopée (MNC).

Données abiotiques relatives au site d'étude extraites des relevés LiDAR

A partir du modèle numérique de terrain il a été possible de calculer la pente, l'aspect et la courbure du terrain. Ces paramètres permirent, à l'aide du programme RSAGA (Brenning 2007), de calculer l'indice d'humidité topographique (TWI) qui sert à modéliser le ruissellement potentiel de l'eau. Les précipitations sont supposées homogènes sur la surface d'intérêt. L'eau contenue dans chaque cellule se déverse ensuite dans une cellule parmi ses voisines plus basses suivant la pente maximale. Le flux se répartit éventuellement entre plusieurs cellules de même altitude. Les flux se somment de cellule en cellule. Le TWI d'une cellule correspond au flux la traversant (en nombre de cellules s'étant déversées en elle). Le TWI de la cellule en sortie de bassin versant sera donc égal au nombre de cellules de ce bassin versant.

La pente et l'aspect permettent aussi de calculer les radiations arrivant au sol en fonction de l'angle solaire. Une telle procédure a été utilisée pour approximer la quantité de lumière arrivant au sommet de la canopée en utilisant le module rsun du logiciel GRASS (Hofierka, Suri & others 2002; GRASS Development Team 2012) dans le chapitre traitant du micro environnement.

III. OBJECTIFS DE LA THESE

En présentant le contexte général de cette étude, j'ai essayé de montrer l'intérêt d'étudier la structure des forêts tropicales. J'ai ensuite décrit les données que nous avons utilisées pour souligner à la fois leurs qualités et leurs limites. La combinaison de ces données permet de répondre à un certain nombre de questions importantes sur les enjeux actuels de l'écologie tropicale à travers l'étude de la structure et de la dynamique fine de la forêt des Nouragues. Nous nous sommes particulièrement penchés sur plusieurs aspects de l'étude de la structure forestière.

D'abord nous avons cherché à caractériser cette structure forestière en termes quantitatifs. Malgré le nombre d'études qui portent sur le sujet et malgré l'importance clé de ce problème pour le réchauffement climatique, la quantification du carbone stocké dans les forêts tropicales reste imprécise et sa dynamique l'est encore plus (voir Table 1). Les estimations à l'échelle mondiale sont celles qui importent le plus pour pouvoir anticiper l'avenir. Elles reposent sur une combinaison de données satellitaires et de modèles de dynamique globale de la végétation (DGVM). La bonne quantification de la biomasse par satellite dépend de la qualité de la relation entre les signaux captés (radar ou optique en général) et la biomasse réelle (Wolf *et al.* 2011). Or d'importantes différences existent entre les estimations à partir des données de terrain et les estimations à partir de la télédétection (Mitchard *et al.* 2014). L'exploitation des données LiDAR aéroporté permet de mieux intégrer ces données. La paramétrisation des DGVM, leur calibration, dans le cas de modèles empiriques, et leur validation, dans tous les cas, nécessitent une connaissance précise et à la plus grande échelle possible de la structure et de la dynamique forestière. Là encore, les données de LiDAR aéroporté peuvent être utiles. Cependant, ces dernières ont aussi besoin d'être rapprochées des données de terrain.

Le premier chapitre de ma thèse est consacré à l'étude de la biomasse à l'échelle du paysage dans la zone dédiée à la recherche scientifique de la réserve des Nouragues. Les

stocks de biomasse sont très élevés par rapport aux autres forêts tropicales. Cependant, il y a des variations importantes de ces stocks selon les types forestiers. Ces types de forêts sont détectables grâce au LiDAR et aux connaissances de terrain. Nous nous sommes intéressés à la dynamique de la biomasse et avons essayé de la quantifier à partir des relevés LiDAR. Cette dynamique est difficile à quantifier car nous nous situons dans une forêt mature, stable à grande échelle, renouvelée par des trouées ponctuelles. L'observation de différents types de forêts ayant des stocks de biomasses différents laisse cependant supposer que cette dynamique n'est pas homogène à l'échelle du paysage.

C'est l'un de ces types forestiers que nous étudions plus précisément dans le second chapitre : une forêt infestée de lianes. Nous nous intéressons à une surface moins grande et à une dynamique plus fine. Cette forêt de lianes stocke moins de biomasse que les forêts hautes environnantes. Nous montrons que ce n'est pas un état transitoire dans une succession écologique mais un état qui semble durable. Ce blocage de la succession écologique est lié à une dynamique différente et cette dynamique est entretenue par les conditions particulières qui règnent dans la forêt infestée de lianes. Le lien entre structure et fonctionnement est bien visible ici. Les variations de conditions environnementales au sein d'une forêt tropicale nous ont amené à étudier les variations micro-environnementales au sein du sous-bois de la forêt tropicale à l'échelle du paysage.

Le troisième chapitre traite des conditions climatiques liées au taux d'éclairement. Nous essayons de décrire des phénomènes à une échelle métrique, dans le même temps nous essayons de rendre cette caractérisation possible rapidement sur des kilomètres carrés grâce à l'utilisation du LiDAR aéroporté. La lumière est un élément essentiel pour les végétaux et a aussi des effets sur la température et indirectement l'humidité de l'air. La lumière est une ressource très limitée dans les sous-bois tropicaux malgré un flux extrêmement important en sommet de canopée. Entre les deux, la lumière est absorbée par les feuilles des arbres. Selon la structure forestière, la lumière résiduelle va être plus ou moins forte et créer des conditions environnementales différentes. Ces conditions vont être de toute première importance pour la régénération des arbres. Elles vont aussi déterminer les types d'habitat qui existent dans le sous-bois et donc participer d'une certaine manière à la biodiversité de la forêt tropicale

1.

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE LA
BIOMASSE AÉRIENNE À L'ÉCHELLE DU
PAYSAGE

Présentation de l'étude

Ce chapitre est constitué d'un article publié dans *Remote Sensing of Environment* dont je suis deuxième auteur. Nous y étudions l'hétérogénéité et la dynamique de la biomasse à l'échelle du paysage dans la zone dédiée à la recherche scientifique de la réserve des Nouragues.

Contexte

Les forêts tropicales constituent un élément important du cycle externe du carbone. Elles constituent des stocks de carbone estimé autour de $471 \pm 93 \text{Pg}$ (Pan et al. 2011) et jouent un rôle important dans la régulation de la concentration en CO_2 de l'atmosphère. La déforestation qui menace les forêts tropicales est responsable de 7 à 15% des émissions de carbone anthropogéniques (Pan et al. 2011; Harris et al. 2012). Il est possible que ces émissions soient au moins partiellement compensées par une absorption accrue du carbone par la végétation du fait de sa plus grande concentration dans l'atmosphère (Norby and Zak 2011), ou si les changements climatiques favorisent l'extension de la forêt. Cependant, d'autres facteurs peuvent interférer avec l'augmentation de CO_2 et au contraire diminuer sa consommation par la végétation. Les incertitudes sont grandes notamment en forêt tropicale du fait de la limitation en azote ou en phosphore dans les sols par exemple et de possibles changements de structure forestière (Cernusak et al. 2013, voir aussi le chapitre 2).

Il est donc essentiel de quantifier précisément les stocks de biomasse et leurs dynamiques pour pouvoir mettre en place une gestion informée des forêts. De nombreuses études ont travaillé à mettre en place des méthodes d'estimation rigoureuse de la biomasse tant à l'échelle des arbres (Chave et al. 2014) qu'à l'échelle des peuplements (Chave et al. 2008; Asner et al. 2008), des régions (Helmer, Lefsky, and Roberts 2009; Mitchard et al. 2012; Lewis et al. 2013) ou même du monde (Saatchi et al. 2011; Pan et al. 2013). Des incertitudes importantes demeurent néanmoins à toutes les échelles.

L'utilisation du LiDAR aéroporté pour étudier la structure forestière et quantifier

la biomasse date de la fin des années 80 (Nelson, Krabill, and Tonelli 1988). Depuis, Les technologies ont beaucoup progressé et c'est devenu un outil couramment utilisé (Zolkos, Goetz, and Dubayah 2013). L'application de cette technique à des forêts tropicales avec de forts stocks de biomasse aérienne reste cependant rare. Parmi les études publiées en 2013, une seule concernait une forêt tropicale (Asner et al. 2008).

Nous avons étudié la biomasse de la forêt de la réserve des Nouragues en Guyane française. Cette réserve abrite l'une des plus hautes forêts tropicales d'Amérique et contient une biomasse supérieure à 300Mg/ha. Nous avons aussi testé si la dynamique de la biomasse dans cette forêt non perturbée était mesurable grâce à deux relevés LiDAR consécutifs. C'est seulement la seconde étude de ce type après Meyer et al. (2013). La quantification de la biomasse à l'échelle du paysage s'est faite grâce à la combinaison des données de terrain et des deux relevés de LiDAR aéroportés. Le fait d'avoir un suivi permanent des parcelles et deux jeux de données LiDAR à des dates différentes permet aussi de quantifier la dynamique de la biomasse pour notamment valider ou infirmer l'hypothèse d'une croissance accrue des forêts, y compris matures, avec l'enrichissement de l'atmosphère en CO₂. Nous avons spécifiquement cherché à répondre à deux questions dans cette étude : (1) Les variations de biomasse à l'échelle du paysage peuvent-elle être détectées de manière précise grâce au LiDAR aéroporté ? (2) La dynamique de cette biomasse est elle détectable grâce au LiDAR aéroporté et quelle différence peut-on voir avec les estimations issues du travail de terrain ?

En plus des mesures de diamètre des arbres de plus de 10cm, les hauteurs de 2212 arbres répartis sur les différentes parcelles d'étude ont été mesurées. Cela a permis de définir des relations allométriques entre diamètre et hauteur pour chaque parcelle. La biomasse aérienne (AGB-Above Ground Biomass) a ensuite pu être estimée à partir de la hauteur et du diamètre des arbres ainsi que de la densité du bois grâce au modèle de Chave et al. (2014). La densité de chaque arbre a été affectée par espèce, genre ou famille selon la résolution de la détermination botanique et les données disponibles dans une base de données globale (Chave et al. 2009). Après une correction des coordonnées géographiques des parcelles pour faire correspondre le jeu de données de terrain et celui du LiDAR, la biomasse aérienne estimée a été comparée à des variables résumant les données LiDAR. La variable la plus performante pour expliquer l'hétérogénéité de la biomasse est la médiane de la hauteur du modèle de canopée (H50). La qualité de ce modèle a été comparée au modèle d'Asner and Mascaró (2014). La dynamique de la biomasse a été estimée en comparant l'estimation de la biomasse faite à partir du relevé LiDAR 2007-2008 et celle faite à partir du relevé LiDAR de

2012 en utilisant la même relation entre H50 et AGB. Pour tester la qualité de ce modèle, nous avons comparé cette dynamique à la dynamique estimée sur le terrain dans les parcelles mesurées en 2008 et 2012.

Résultats principaux

Le LiDAR aéroporté permet une bonne prédiction de la biomasse aérienne même en forêt dense.

La biomasse aérienne estimée à partir des données de terrain est bien prédite par la médiane de la hauteur du modèle de canopée issue des données LiDAR. L'erreur moyenne quadratique est de 22.3% pour des parcelles de 0.25ha et de 13.8% à 1ha. Ces erreurs sont comparables aux erreurs constatées dans d'autres études (Mascaro et al. 2011; Meyer et al. 2013; Zolkos, Goetz, and Dubayah 2013). Ainsi, le LiDAR aéroporté donne la possibilité d'estimer les biomasses aériennes de manière précise même pour de très fortes valeurs. D'autres techniques de télédétection sont utilisées pour quantifier la biomasse à large échelle (voir Lu 2006). Les données satellitaires sont notamment très utiles car elles couvrent de larges surfaces pour un faible coût. Elles sont cependant limitées par la couverture nuageuse (données optiques et LiDAR spatial). Les systèmes radars permettent de dépasser cette limitation mais les radars satellitaires aujourd'hui disponibles émettent à des fréquences de 1 à 2GHz (bande L) qui ne permettent pour l'instant pas de mesurer précisément des biomasses supérieures à environ 150 Mg.ha⁻¹. En effet, Les mesures se basent sur l'augmentation de la rétrodiffusion du signal radar avec l'augmentation de la quantité de parties ligneuses des arbres (branches, troncs) donc avec la biomasse aérienne. Au-delà d'une certaine hauteur de forêt, le signal de rétrodiffusion n'augmente plus avec la biomasse aérienne et a même tendance à baisser conduisant à une mauvaise évaluation de la biomasse aérienne (Mermoz et al. 2015).

Dans nos données, les écarts à la prédiction ne sont pas expliqués par les types de forêt ou la variation en densité de bois entre parcelles mais sont spatialement auto-corrélés. A 0.25ha de résolution, les erreurs semblent expliquées par la répartition très hétérogène des arbres émergents.

La structure de la forêt et sa biomasse sont très hétérogènes spatialement.

Les relevés LiDAR nous ont permis de mettre en évidence une grande hétérogénéité de hauteur de canopée. La forêt haute (forêt de terraferme) avec une canopée de plus de 25m occupe 72% du paysage, et 1% de la canopée est à plus de 50m de hauteur signalant la présence d'arbres émergents. La forêt basse (canopée entre 10 et 25m) regroupe les forêts inondées (pinotières - 13% du paysage), les forêts situées sur les hauteurs du relief (9%) et les forêts de lianes (1%). Enfin, 2% de la zone est dominées par des bambous (cambrouses) ou occasionnellement des Héliconiacées et Marantacées ; la canopée y est inférieure à 10m. La distribution de la biomasse est bimodale sur le paysage. Un premier pic représentant environ 7% du paysage qui regroupe les zones de très faible biomasse (granit affleurant peuplé de buissons sur l'inselberg, cambrouses..). Le second est un continuum de forêts allant de la forêt basse aux arbres émergents de la forêt haute. La biomasse aérienne moyenne sur la zone d'étude est de 344Mg.ha⁻¹ (en excluant les roches nues de l'inselberg).

La dynamique de la biomasse estimée sur le terrain est faiblement reliée à celle inférée par le LiDAR aéroporté.

La relation entre dynamique de la biomasse aérienne estimée avec les données de terrain et celle estimée avec les données LiDAR est significative mais faible. Ce résultat est semblable à ceux de (Meyer et al. 2013) au Panama. A l'échelle du paysage, les estimations issues des données LiDAR suggèrent que la plupart des sites augmentent en biomasse, mais que des sites très localisés ont des pertes fortes (chablis dus aux chutes d'arbres). Cette asymétrie est le principal écueil dans l'estimation des bilans de carbone en forêt tropicale. En moyenne la forêt aurait été stable sur la période d'étude même si une légère perte de biomasse aérienne est détectée (-0.71Mg.ha⁻¹ soit 0.2%). Cette perte est bien plus faible que l'erreur moyenne du modèle reliant l'AGB estimée par les données de terrain et l'AGB estimée grâce au LIDAR. Il a été montré cependant que le LiDAR aéroporté permettait de détecter les changements de structure forestière dus aux coupes d'arbres (d'Oliveira et al. 2012). En revanche l'accroissement d'AGB dû à la croissance en diamètre des arbres est bien plus difficile à mesurer.

Par contre, le LiDAR permet de détecter les ouvertures de la canopée et notamment les chablis alors qu'on a toute les chances de mal estimer l'occurrence de tels phénomènes à partir de données de terrain.

Sur notre zone d'étude par exemple on prend comme référence la canopée supérieure

à 15m en 2008 (871ha), on trouve une surface de trouées de 1.9ha (2.3%).

Ces ouvertures étaient en grande majorité de faible taille, et sont probablement dues à des chutes de branches plus que d'arbres et n'affectent vraisemblablement pas beaucoup la biomasse. En suivant les recommandations de Brokaw (1982) on peut considérer que les ouvertures d'au moins 20m² sont des chablis. On compte 262, d'une surface moyenne de 47m² représentant une surface totale de 1.23ha (1.4%). On compte donc en moyenne 0.3 chablis par hectare. Si on néglige l'effet lié à leur surface, et que l'on suppose qu'ils sont répartis de manière homogène dans l'espace, le nombre de chablis recensés en échantillonnant 1ha suit une loi de poisson de paramètre 0.3. La probabilité d'avoir un chablis est donc 0.22. Cette probabilité augmente très vite avec l'échantillonnage (on peut la modéliser par une loi binomiale), en échantillonnant 20ha on a déjà une probabilité de 0.99 d'échantillonner au moins un chablis. EN échantillonnant de grandes surfaces, le LiDAR permet donc de capter des chablis, en échantillonnant 100 ha, on s'attend à trouver 22±4 chablis.

La probabilité de détecter un chablis sur les parcelles permanentes est encore abaissée par la répartition des chablis qui sont plus proches les uns des autres qu'attendus pour une répartition homogène (test du K de Ripley, p=0.03 sur 50 simulation de distance moyenne entre deux points).

Enfin, les chablis sont situés dans des zones de plus faible hauteur de canopée en général. La moyenne de la hauteur de canopée pour les gaps était de 25m contre 30m dans la zone où nous les avons définis (canopée de 2008 >15m) ou 27m sur la zone générale (test de Wilcoxon, p<0.001). On a souvent tendance à établir les parcelles dans des zones de forêt haute où il est plus facile de les délimiter. Même dans cette étude où une attention particulière a été portée à l'échantillonnage de forêts mal représentées d'habitude (forêt basse, cambrouse) un tel biais est observable. L'observation par la télédétection permet de s'affranchir partiellement de ce biais. Il reste cependant nécessaire d'avoir de bonnes données de terrains, y compris dans ces environnements pour permettre la calibration des mesures de télédétection.

Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest

Authors:

Maxime Réjou-Méchain^{a,b*}, Blaise Tymen^a, Lilian Blanc^c,
Sophie Fauset^d, Ted R. Feldpausch^{d,e}, Abel Monteagudo^f,
Oliver L. Phillips^d, Hélène Richard^g, Jérôme Chave^a

Abstract

In recent years, LiDAR technology has provided accurate forest aboveground biomass (AGB) maps in several forest ecosystems, including tropical forests. However, its ability to accurately map forest AGB changes in high-biomass tropical forests has seldom been investigated. Here, we assess the ability of repeated LiDAR acquisitions to map AGB stocks and changes in an old-growth Neotropical forest of French Guiana. Using two similar aerial small-footprint LiDAR campaigns over a four year interval, spanning ca. 20 km², and concomitant ground sampling, we constructed a model relating median canopy height and AGB at a 0.25-ha and 1-ha resolution. This model had an error of 14% at a 1-ha resolution (RSE=54.7 Mg ha⁻¹) and of 23% at a 0.25-ha resolution (RSE=86.5 Mg ha⁻¹). This uncertainty is comparable with values previously reported in other tropical forests and confirms that aerial LiDAR is an efficient technology for

AGB mapping in high-biomass tropical forests. Our map predicts a mean AGB of 340 Mg ha⁻¹ within the landscape. We also created an AGB change map, and compared it with ground-based AGB change estimates. The correlation was weak but significant only at the 0.25-ha resolution. One interpretation is that large natural tree-fall gaps that drive AGB changes in a naturally regenerating forest can be picked up at fine spatial scale but are veiled at coarser spatial resolution. Overall, both field-based and LiDAR-based estimates did not reveal a detectable increase in AGB stock over the study period, a trend observed in almost all forest types. Small footprint LiDAR is a powerful tool to dissect the fine-scale variability of AGB and to detect the main ecological controls underpinning forest biomass variability both in space and time.

^aLaboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174 CNRS, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse, France.

^bFrench Institute of Pondicherry, UMIFRE 21/USR 3330 CNRS-MAEE, Pondicherry, India.

^cCIRAD-ES, UR "Biens et Services des Ecosystèmes forestiers", Embrapa-Belém, Brazil

^dSchool of Geography, University of Leeds, Leeds, UK

^eGeography, College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Rennes Drive, Exeter, UK

^fJardín Botánico de Missouri, Oxapampa, Peru.

^gOffice National des Forêts Guyane, service développement Sylvétude, Réserve Montabo, 97307 Cayenne, French Guiana

1. Introduction

Tropical forests play an important role in the terrestrial carbon cycle. Tropical deforestation and degradation are a large source of carbon (C) emissions into the atmosphere, contributing some 7-15% to the total anthropogenic C emissions since the early 2000s (Pan *et al.* 2011; Harris *et al.* 2012). This carbon loss from the terrestrial biosphere is thought to be approximately balanced by forest regrowth and by an increase in terrestrial ecosystem carbon storage ability through time related to global or regional forcings, such as CO₂ fertilization, temperature increase, or rainfall fluctuations (Lewis *et al.* 2009; Pan *et al.* 2011). An effective strategy for mitigating anthropogenic CO₂ emissions is to implement national and international governance agreements that will help curb deforestation and forest degradation (Agrawal *et al.* 2011). To meet this challenge, it is essential to implement robust techniques for the quantification of carbon stocks and changes in tropical forests (Chave *et al.* 2005; Saatchi *et al.* 2011; Le Toan *et al.* 2011; Clark & Kellner 2012).

Light detection and ranging sensors (LiDAR), a technology dating back to the early 1980s (Arp & Tranarg 1982; Aldred & Bonner 1985), has now made impressive progress and is being routinely used to determine forest structural characteristics (Lefsky *et al.* 2002). The high spatial resolution of current airborne LiDAR systems and their ability to cover large remote areas make it an attractive option for conservation and/or management programs and for the implementation of landscape-scale GHG emission mitigation strategies (Agrawal *et al.* 2011). In mixed-species, closed-canopy tropical forests, studies using a LiDAR system to infer forest structural parameters date back at least to the early 2000s (Drake *et al.* 2002, 2003), and they have since been applied broadly in the Neotropics (e.g. d'Oliveira *et al.* 2012; Vincent *et al.* 2012; Asner *et al.* 2013a; b), in South-East Asia (Englhart *et al.* 2013; Jubanski *et al.* 2013) and in Africa (Asner *et al.* 2012a; b; Vaglio Laurin *et al.* 2014). Zolkos *et al.* (2013) have conducted a meta-analysis including over 70 studies that used LiDAR for forest aboveground biomass (AGB) retrieval. Of these, 10 studies were conducted in forests with a mean AGB > 300 Mg ha⁻¹, and only one of these studies was in the tropics

(Hawaii; Asner *et al.* 2009). In light of the fast pace of publications on this research theme, two challenges appear to be outstanding.

First, it is important to document the errors associated with LiDAR-AGB models in the high-biomass forested areas of the tropics, notably because the absolute errors associated with LiDAR-AGB models are expected to be significantly higher in such high-biomass areas (Zolkos *et al.* 2013). Second, the direct monitoring of changes in AGB in tropical forests is a crucial challenge in carbon accounting programs, and it appears to be now possible from remotely sensed instruments at least in areas undergoing deforestation and degradation (Asner *et al.* 2005). However, the ability of this technique to describe the natural dynamics of old-growth forests is still outstanding. Encouraging results have been obtained in temperate and in boreal forests (Hudak *et al.* 2012; Bollandsås *et al.* 2013; Næsset *et al.* 2013; Skowronski *et al.* 2014). However, tests in tropical forests have thus far been less conclusive. To our knowledge, only two published studies have sought to compare the performance of LiDAR and ground-based data to measure the AGB dynamics of tropical forests. The first study was conducted at La Selva, Costa Rica, and used large-footprint airborne LiDAR data (Dubayah *et al.* 2010). The second study was conducted at Barro Colorado Island, Panama, and used a combination of small- and large-footprint LiDAR (Meyer *et al.* 2013). Both studies found a weak relationship between changes in LiDAR metrics and field-measured AGB changes. One possible interpretation is that the signature of natural forest dynamics is too subtle to be detectable by change in LiDAR metrics (Dubayah *et al.* 2010). However, the use of large footprint sensors or systematic differences in accuracy across LiDAR sensors may also explain these results (Zolkos *et al.* 2013).

Forests of the Guiana Shield hold the highest AGB values and the tallest forests of the Neotropics (Feldpausch *et al.* 2011, 2012; Saatchi *et al.* 2011). Their AGB stock is comparable to that reported in central Africa and in some forests of South-East Asia (Slik *et al.* 2013). Using two LiDAR campaigns conducted at four-year intervals combined with intensive and concomitant ground sampling (15,438 trees monitored over almost 30 ha), we infer the spatial and temporal variation of AGB in an old growth tropical forest landscape of French Guiana (Fig. 1). We specifically ask the two following questions: i) Can the spatial variation in AGB be detected accurately using LiDAR in tall, high-biomass, tropical forests?; ii) How do LiDAR-derived temporal changes in AGB compare with field-derived estimates?

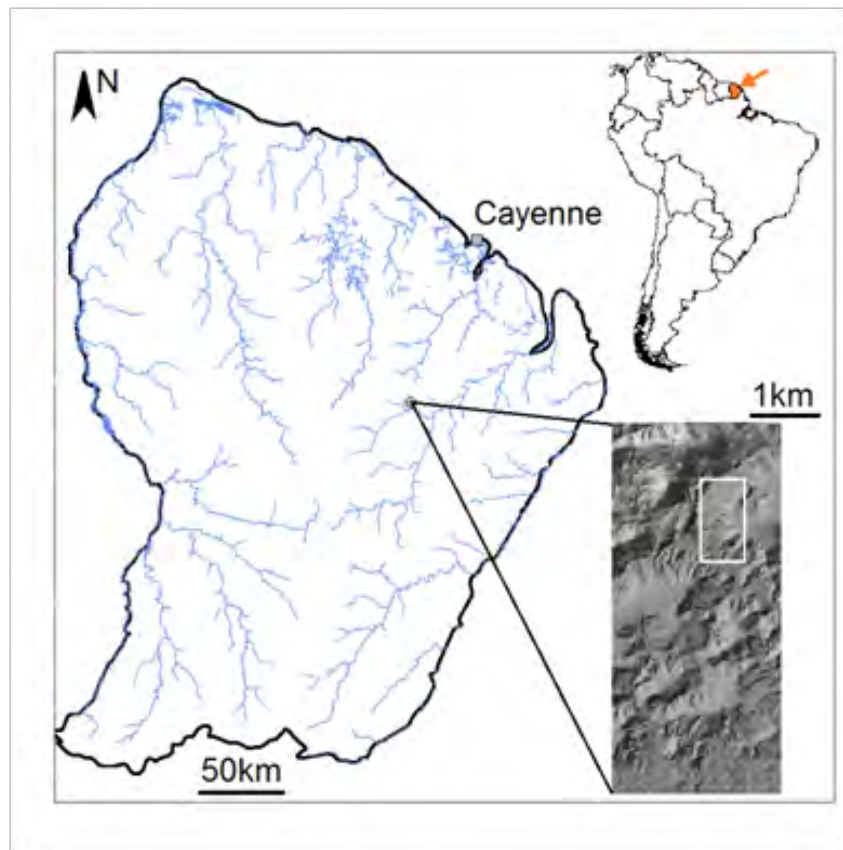


Figure 1: Geographic location of the study area in South America (top right) and in French Guiana (left). The study area of 2,400 ha (bottom right) is illustrated by a hillshade model.

2. Materials and methods

2.1. Study area

Our study was carried out in the lowland rain forest of French Guiana at the Nouragues Ecological Research Station (Fig. 1 and 2). The landscape corresponds to a succession of hills, ranging between 26-280 m asl, with a granitic outcrop (inselberg) reaching 430 m asl. Rainfall is 2861 mm y⁻¹ (average 1992-2012), with a 2-mo dry season (< 100 mm month⁻¹) during September and October, and a shorter dry season in March. Human activity is unlikely to have induced major disturbances in recent history: now extinct Nouragues Amerindians are reported to have inhabited this area during the eighteenth century, but departed further south some 200 years ago. The forest around the station harbours a diverse flora (Sabatier & Prévost 1990; van der Meer & Bongers 1996), with over 1700 angiosperm species recorded in the Natural Reserve.

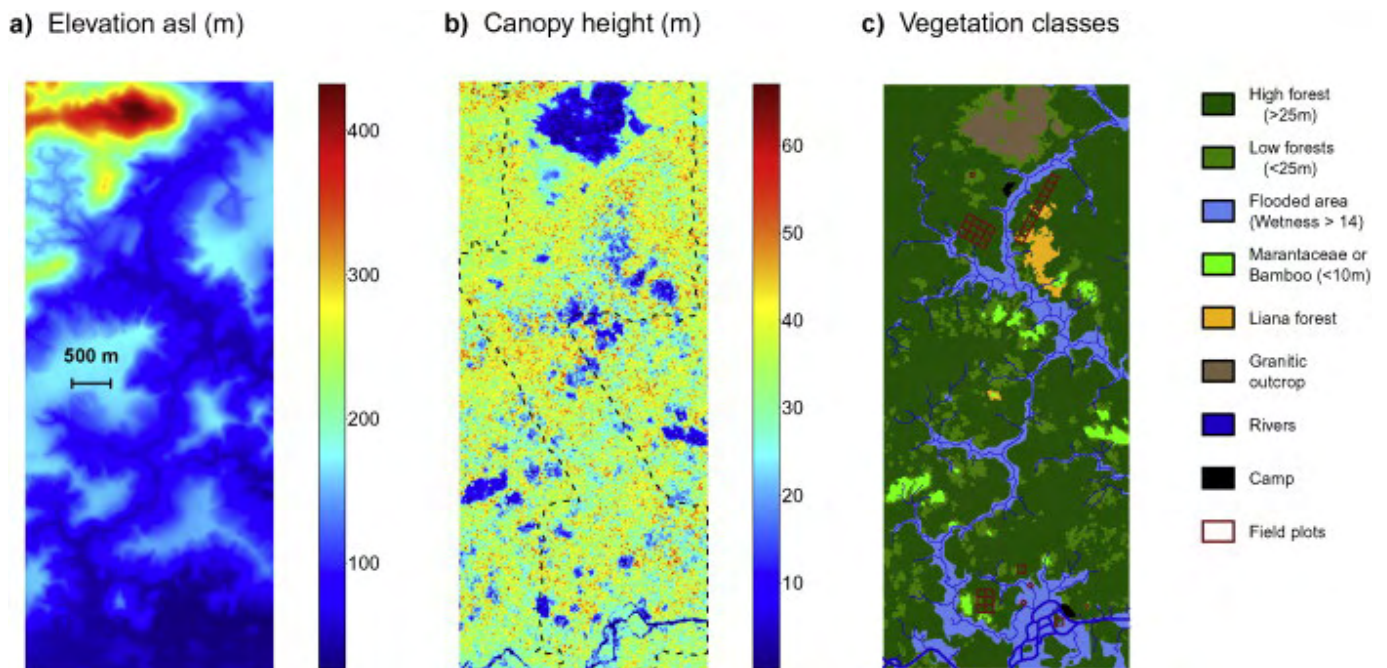


Figure 2: Study area. (a) LiDAR elevation model constructed from combining bare-earth points in the 2007/8 and 2012 LiDAR datasets. A scale bar is given within the panel. (b) LiDAR canopy height model (top of canopy height) constructed at a 5-m resolution from the 2012 LiDAR dataset. The dotted lines delineate the 2007/8 LiDAR campaign. (c) Vegetation map obtained by height segmentation of the 2012 canopy model and validated using aerial photography and ground truthing. All areas smaller than 1000 m² were eliminated by removing the longest boundary with an adjacent area (rmarea tool in the v.clean procedure of GRASS). Flooded areas were arbitrarily delimited by a wetness index > 14 and they include both temporary (even rarely) and permanently flooded areas (see Supplementary information). Permanent sampling tree plots are illustrated in red.

2.2. LiDAR data acquisition

Two acquisitions of small footprint discrete return LiDAR were conducted in the Nouragues research area. The first coverage was conducted in two steps, in November 2007 and November 2008 for a total area of 1,900 ha (Fig. S1a). This first acquisition was based on a portable Riegl laser rangefinder (LMS6Q140i-60) positioned on a helicopter flying at about 30 m s⁻¹ ca 150 m above the ground. This rangefinder system is a time-of-flight measurement of 30 kHz laser pulse in the infrared wavelength region (0.9 μm) with a footprint of 0.45 m and a scan angle of 60°. The average laser point density was ca. 4 imp/m² and acquisitions were all conducted in last return mode to maximise penetration (the system used did not have multiple return registering capacity). The second acquisition occurred in March 2012 and covered an area of 2,400 ha (Fig. S1b). Acquisition was based on a portable Riegl laser rangefinder (LMS-Q560) embarked on a Falcon aircraft at a speed ca 45 m s⁻¹ about 400 m above the ground. It used a 200 kHz laser pulse in the infrared wavelength region (1.5 μm) with a footprint of 0.25 m and a scan angle of 45°. The average laser point density was ca. 20 imp/m² (the system had multiple returns registering capacity). This pulse density

is much higher than most previous studies, ensuring a good canopy penetration rate and thus an accurate digital elevation model. In both acquisitions, the systems included two dual-frequency GPS receivers coupled to an inertial navigation system, ensuring that a sub-decimeter differential position can be calculated at the post-processing stage. The area of overlap of the two acquisitions was ca. 1,400 ha. The two LiDAR campaigns were contracted by a private company (<http://www.altoa.fr/>).

2.3. LiDAR data processing

A major challenge, especially in dense tropical forests, is to identify the LiDAR echoes that lie on the probable ground surface (i.e. bare-earth points). The number of bare-earth points directly affects the accuracy of the digital elevation model (DEM), which itself determines the precision of the canopy model (Dubayah *et al.* 2010). To maximize the accuracy of the DEM, we combined the cloud data of the two acquisitions. Bare-earth points were identified in the global cloud data using the TerraScan (TerraSolid, Helsinki) ‘ground’ routine, which classifies ground points by iteratively building a triangulated surface model. We manually checked the cloud of points to assess possible issues with this automatic procedure. This led to about 0.35 bare earth points/m² over the entire area (out of c.a. 24 imp/m² combining the two acquisitions). A DEM grid was subsequently generated at 1-m resolution using the “GridSurfaceCreate” procedure implemented in FUSION v.3.2 (McGaughey 2012). This procedure computes the elevation of each grid cell using the average elevation of all points within the cell (cells containing no bare-earth points are filled by the weighted average of the closest grid points).

Two canopy elevation models were produced with the 2007/8 dataset and with the 2012 dataset. Canopy point outliers were removed automatically by the “FilterData” procedure implemented in FUSION (McGaughey 2012). The canopy model was then constructed at 1-m resolution using the 1-m resolution DEM and the “CanopyModel” procedure implemented in FUSION. This procedure subtracts the elevation model from the return elevation and then uses the highest return value to compute the canopy surface model. The last step consisted in applying a 3x3 neighbour window median filter to smooth the surface and thus avoid local unrealistic maxima or minima. To construct the most recent canopy model, we only considered the last return points (12.5 points/m²), so as to avoid systematic biases when comparing the two LiDAR datasets. Median canopy height (H_{50})

constructed with LiDAR first returns correlated strongly with that constructed with the last returns (Pearson's $r > 0.99$), and the mean difference was 0.89 m (median of 0.83).

The 2007/8 LiDAR dataset had a sparser and more heterogeneous coverage and a more heterogeneous point density in space than the 2012 dataset (Fig. S1). To analyse changes in forest structure and carbon stocks, we thus discarded all grid units in which more than 15% of the 1-m² pixels contained less than 2 points/m² in the 2007/8 dataset (i.e. about half of the mean point density). Exploratory analyses showed that this procedure removed all unrealistic grid values of AGB change while preserving most of the grid units (90.3% of the pixels were kept in the analysis).

2.4. Field data

Seven permanent sampling plots covering a total area of 29.75 ha were established at the Nouragues Ecological Research Station (Fig. 2). In these plots, all living trees ≥ 10 cm of diameter at breast height (DBH) were mapped, censused, and botanically identified by experts during the last decade (67.3% of the 15,438 individuals were identified to at least genus level). DBH was measured at 1.3 m above the ground and to the nearest 0.1 cm. For trees with buttresses, stilt roots or irregularities, trunks were measured 30 cm above the highest irregularity, and the point of measurement was marked with permanent paint. The procedure implemented in the case of a change in the DBH point of measurement between two campaigns is fully described in the supplementary information. One 10-ha plot (called "grand plateau") and one 12-ha plot ("petit plateau") were remeasured at the end of 2008, and then again at the end of 2012 (data available from forestplots.net; Lopez-Gonzalez *et al.* 2009, 2011). These two plots are dominated by terra-firme forest, with small flooded forest patches and a ca. 1-ha patch of liana-infested forest (B. Tymen *et al.*, in revision). In 2007, one 6-ha terra-firme forest plot was inventoried ca. 7 km South ("Pararé", Fig. 2). In 2012, smaller plots were established to encompass the range of forest type variability: one 1-ha plot in an occasionally flooded forest ("Ringler"), two 0.25-ha plots in swamp forest dominated by the palm *Euterpe oleracea*, and one 0.25-ha plot in a low forest on shallow granitic bedrock.

In addition to DBH measurements, we measured the total height of all trees located in plots ≤ 1 ha and in at least one 1-ha subplot in the three larger plots. For a few trees for which accurate measurements were impossible, total height was estimated. In total 2,212

trees had total tree height measured directly. Total tree height was measured by aiming at the tallest branches with a high-resolution laser rangefinder (LaserAce 1000 rangefinder, Trimble, Sunnyvale CA). The built-in inclinometer of this rangefinder has an accuracy of 0.2°, and its distance-measuring device an accuracy of 10 cm at 75 m with a passive target, and a resolution of 1 cm. We targeted the top leaves or branches, moving 180 degrees around the tree in order to locate the highest point, and we also relied on the opinion of at least two trained operators. Total tree height was taken to be the maximum value of several distance measurements. Cross-controls by different operators were regularly conducted to assess the accuracy of our measurements, and these validation checks indicate that our tree height data were on average accurate to the nearest 0.5 m. To infer total tree height for the trees that were not directly measured, we defined plot-specific tree height-diameter allometries of the form:

$$(1) \quad \ln(H) = a + b \times \ln(D) + c \times \ln(D)^2 + \varepsilon$$

where H and D are total tree height and dbh, respectively, and ε is the error term, assumed to be normally distributed with zero mean and residual standard error $\sigma_{\log\text{-log model}}$. Model (1) was trained using the tree height ground measurements. The height of all trees was subsequently estimated using Eq (1) and accounting for a known bias by applying the Baskerville correction (see supplementary information; Baskerville 1972):

$$(2) \quad H = \exp(\sigma_{\log\text{-log model}}^2/2 + a + b \ln(D) + c \ln(D)^2)$$

Model parameters are provided in the supplementary information (Fig. S2 and Table S1).

Ground plots were carefully geo-located by averaging several GPS points at the corners of the plots. We selected one corner and calculated the location of the three other corners using the size and orientation of the plot on the field. A deviation of 18° from the magnetic North Pole to the geographic North Pole was assumed to account for the magnetic singularity over the Guiana Shield. We cross-validated the geolocation using the location of large tree crowns clearly visible in the LiDAR canopy model (Fig. S3).

2.5. Ground AGB estimation

In the recent literature, stand-scale AGB was often reported in carbon units and referred to as aboveground carbon density (or ACD). Here we prefer to report values in oven dry biomass units, but it should be borne in mind that 1 kg of dry biomass holds on average 0.48 kg of carbon (Thomas & Martin 2012). Tree aboveground biomass (AGB_t) was estimated using the equation of Chave *et al.* (2014):

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

where ρ is the wood density in g.cm^{-3} and where total height H was either measured directly or inferred from equation (2). Wood density ρ was inferred from the taxonomy using a global database (Chave *et al.* 2009). We assigned a ρ value to each individual tree that corresponded to the mean ρ for species found in the database. We considered only measures that were made in tropical region of South America ($n=4,182$) in order to limit the bias due to regional variation of wood density (Muller-Landau 2004; Chave *et al.* 2006). When no reliable species identification or no wood density information at the species level was available, the mean wood density at higher taxonomic level (i.e. genus, family) or at the plot level was assigned to the tree.

The palm *Euterpe oleracea* was dominant in flooded areas. We thus constructed a specific biomass allometry from the destructive harvest data of Miranda *et al.* (2012) (See supplementary information and Fig. S4 for details and for other error metrics):

$$(4) \quad AGB_t = \exp(-3.863 + 2.987 \times \ln(D)) \quad (n=13; \sigma_{\log\text{-log model}}=0.292)$$

or

$$(5) \quad AGB_t = \exp(-3.290 + 0.879 \times \ln(D^2 \times H)) \quad (n=13; \sigma_{\log\text{-log mode}}=0.205)$$

AGB was then summed across trees, and normalized by plot area to obtain AGB in Mg ha^{-1} . To estimate AGB in patches of bamboo forest, we conducted a destructive sampling in one 0.125-ha plot of *Guadua* sp. bamboos. In one 10 m x 1 m subplot, we sampled all bamboos ≥ 0.8 cm diameter (36 individuals). The above ground part (stem and leaves) of 13 individuals was oven-dried and weighted, the total dry mass being 4.27 kg. This estimate was then extrapolated to the 0.125-ha plot and the AGB of an isolated tree of *Cecropia obtusa* was

added to the estimate using Equation (3).

2.6. Relating LiDAR metrics and stand-scale AGB estimates

We carefully coregistered the LiDAR cloud of points and the ground plots by using several GPS datapoints per plot, and also by matching the ground position of emergent trees with the LiDAR canopy model (Fig. S2). LiDAR metrics were calculated within the limits of the calibration plots, ensuring the best spatial match between LiDAR and ground measurements. Stand-scale AGB estimate was fitted against several LiDAR metrics at two different spatial resolutions: 1 ha (100 m x 100 m) and 0.25 ha (50 m x 50 m). To this end, we partitioned our large plots into subplots. We found that median height of the LiDAR canopy model (H_{50}) provided the best fit to ground-based AGB (Table S2). A model selection using H_{50} and any other of these additional LiDAR-based metrics did not provide significantly better model fits than the model including H_{50} alone (Table S3). At both spatial resolutions, we thus fitted independently a log-log linear ordinary least square model of the form:

$$(6) \quad \ln(\text{AGB}) = a + b \times \ln(H_{50}) + \varepsilon$$

where ε is an error term assumed to be normally distributed with zero mean. After the back-transformation, accounting for the Baskerville correction, stand-scale AGB can thus be inferred from H_{50} using the following model:

$$(7) \quad \text{AGB} = \exp(a + (RSE^2 / 2) + b \times \ln(H_{50}))$$

To facilitate the comparison with previous studies (e.g. Mascaro *et al.* 2011a; Asner *et al.* 2012b; Asner & Mascaro 2014), we also provide equation (7) in the equivalent form:

$$(8) \quad \text{AGB} = A \times H_{50}^b$$

where $A = \exp(a + (RSE^2 / 2))$. Such a power-law model has been shown to predict well AGB from LiDAR metrics (Mascaro *et al.* 2011a). To fit this statistical model, stand-scale AGB was inferred from the 2012 ground data while H_{50} was calculated from the 2012 LiDAR canopy model, except for the “Pararé” plot where the field data were only available

in 2007. In that special case, the 2007/8 LiDAR canopy model was used. We also tested whether AGB model construction based on only the 2007/2008 data or based on only the 2012 data led to different results. We found that the two statistical models relating H_{50} and AGB were very close and thus interchangeable: the mean relative difference across model predictions was within 0.5% of the estimate, and both had the same uncertainty (Fig. S5). We henceforth use only the model based on the 2012 data, thought to be the more accurate.

2.7. LiDAR AGB change

To estimate AGB changes using multiple LiDAR acquisitions, we computed the difference of the two AGB stock layers as derived from the LiDAR metrics and divided the difference by the time elapsed between the two acquisitions, to obtain an annual change in AGB. This procedure was conducted at the 0.25-ha and 1-ha scales. This approach is similar to the “indirect approach” described in Meyer *et al.* (2013) and Skowronski *et al.* (2014), excepted that we used the same LiDAR-AGB model to infer AGB from the two LiDAR datasets (see above; Fig. S5). To validate these products, we compared AGB change as inferred from LiDAR and as measured within the limits of the calibration plots at 0.25 and 1 ha scale using field plots that were surveyed both in 2008 and 2012 (22 ha). The comparison was done with a reduced major axis (RMA) regression that minimizes the sum of squared distances both horizontally (accounting for the error in X) and vertically (accounting for the error in Y) because neither the field-based nor the LiDAR-based AGB changes can be considered as true measurements. Significance was assessed with a test based on the Pearson's product moment correlation coefficient (function “cor.test” in the R statistical software). A second approach would have been to model AGB change directly from change in LiDAR metrics (Skowronski *et al.* 2014). However, because we used the same inversion model for the two datasets, our approach has exactly the same associated error (i.e., the same residual standard error, RSE).

3. Results

3.1. Landscape variation in canopy height

Canopy height, as inferred by LiDAR, revealed a strong spatial structure at the landscape

scale (Fig. 2b, Table S4). The maximum registered canopy height was of 67 m and 1% of the 1x1 m pixels had a height > 50 m. A mosaic of low vegetation (<10 m), low forests (10-25 m) and tall forests (>25 m) occurred within the landscape (Fig. 2b and 2c; mean canopy height per vegetation type is given in Table S4). The large patches of low vegetation (2% of the surveyed scene) corresponded predominantly to bamboo thickets or occasionally to Marantaceae or Heliconiaceae patches; low forests correspond to liana forests (1%), flooded forests (13%) or hill-top forests (9%). Tall forests are typical *terra firme* forests (72%).

3.2. Relation between LiDAR metrics and field AGB

Ground-based AGB was significantly predicted by H_{50} both at the 0.25-ha (ratio of the RSE to the prediction mean, RSE_{rel} , of 22.3%; $P < 0.001$; Fig. 3) and the 1-ha scale ($RSE_{rel} = 13.8\%$; $P < 0.001$). Alternative models or alternative *LiDAR-derived* metrics did not display a better statistical performance (table S2). The residuals of this model were not explained by forest type at the 0.25-ha scale (Kruskall-Wallis test, $X^2 = 2.07$, $P = 0.72$), or by variation in wood density across plots (Pearson's $r = 0.11$, $P = 0.22$) but were spatially autocorrelated (Moran's $I = 0.31$, $P < 0.001$). The exponent b relating H_{50} to the AGB was close to 1 at the 1-ha scale, thus the relationship was found to be nearly linear. At the 0.25-ha resolution, a few plots were outliers, displaying a much higher ground-based AGB value than inferred using the LiDAR data (Fig. 3). These outlying plots were characterized by a disproportionate number of large-diameter trees.

The AGB map revealed an important spatial structure (Fig. 4a), related to topographical variation (Supplementary information ; Fig. S6). Over the study area, AGB showed a bimodal distribution (Fig. 4b). The first mode corresponded to about 7 % of the total area, and was characteristic of low-vegetation patches, bamboo thickets and of the bare ground of the Inselberg top. The second represented a continuum of closed-canopy forest types. At landscape-scale, mean AGB was estimated to be 344 Mg ha^{-1} (excluding the granitic outcrop). In comparison, mean AGB across plots was 388 Mg ha^{-1} , hence permanent plots tend to be biased towards high-AGB forests (tall forests have a mean landscape AGB of 382 Mg ha^{-1} ; Table S4). Mean AGB per forest type within the scene is provided in Table S4.

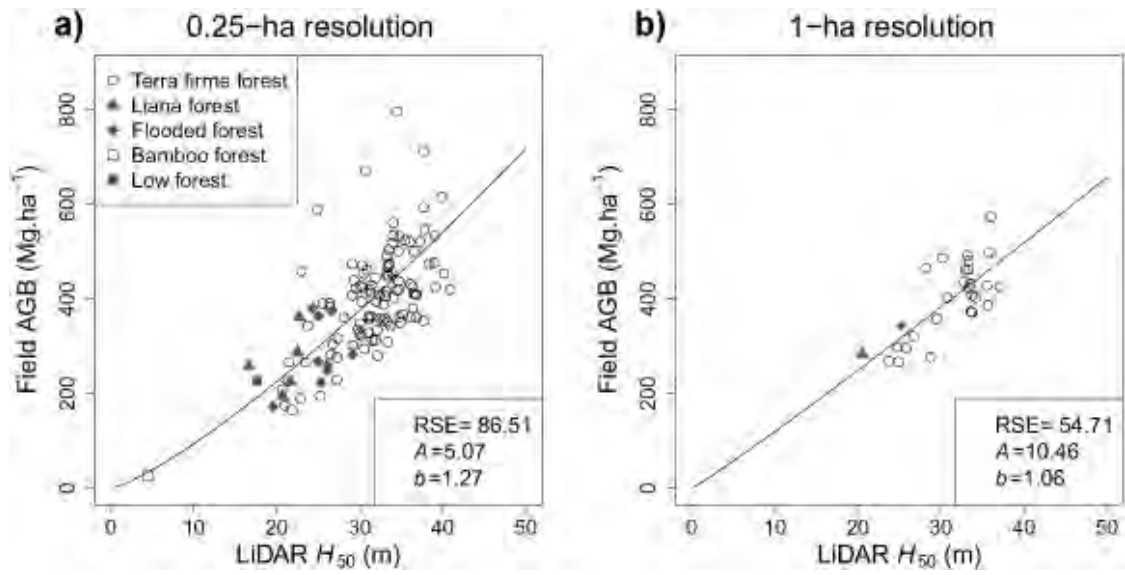


Figure 3: Relationship between the aboveground biomass density (AGB) and LiDAR H_{50} for (a) 119 plots of 0.25-ha and 1 plot of 0.125 ha (bamboo forest), and (b) 29 plots of 1 ha. The residual standard error (RSE) and the coefficients of the power-law model of equation (8) (see methods) are provided in the bottom-right insets.

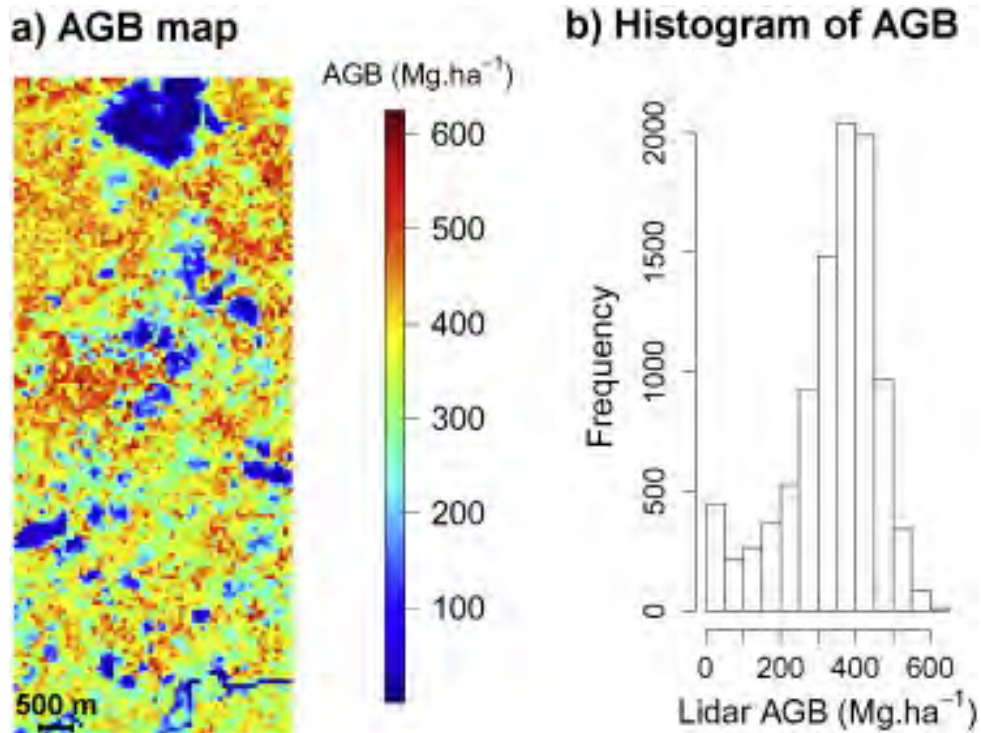


Figure 4: Biomass stocks in the Nouragues forests. (a) Map and (b) histogram of the AGB inferred from the 2012 LiDAR-based model at 50-m resolution. The model used to convert LiDAR metrics is displayed in equation (8); for parameters, see figure 4. The landscape mean and standard deviation of AGB were of 339.7 ± 122.2 Mg. ha⁻¹. Similar results were obtained at 100 m resolution (not shown).

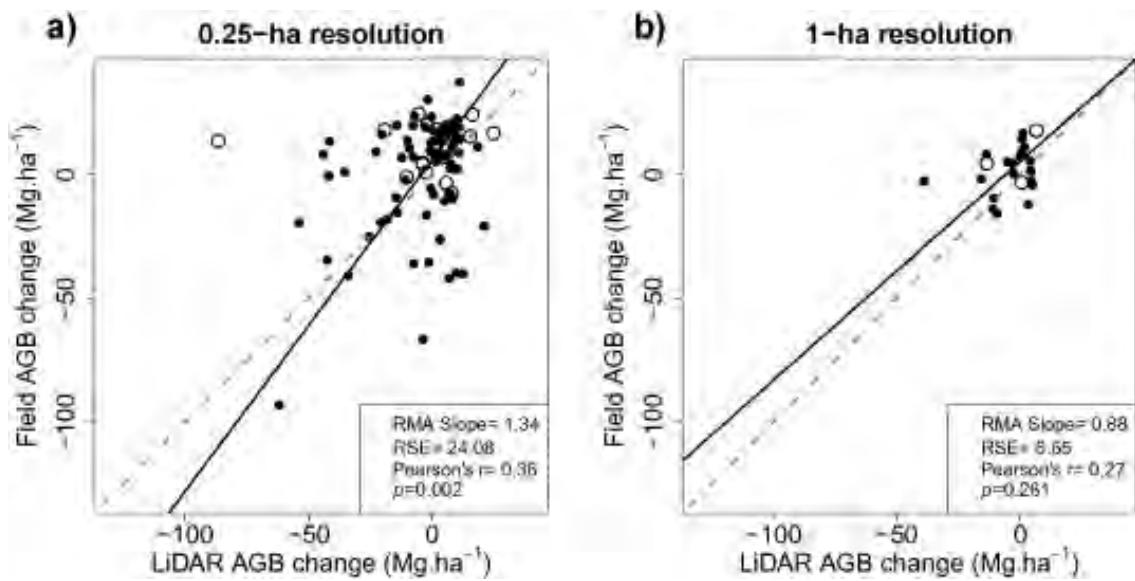


Figure 5: Relationship between AGB change estimated from the field and from the LiDAR H_{50} including (a) 88 plots of 0.25-ha plots, and (b) 22 plots of 1 ha. The validations were based on 72 0.25-ha plots and 19 1-ha plots, respectively (filled circles). Open circles represent the pixels with less than 2 points/m² in the 2007/8 dataset and discarded from the validations (see Methods for the details on data filtering). The slope of a reduced major axis (RMA) regression (solid black line), the residual standard error (RSE), the Pearson's correlation and its corresponding p value are provided in insets. The 1:1 line is illustrated by grey dashed lines.

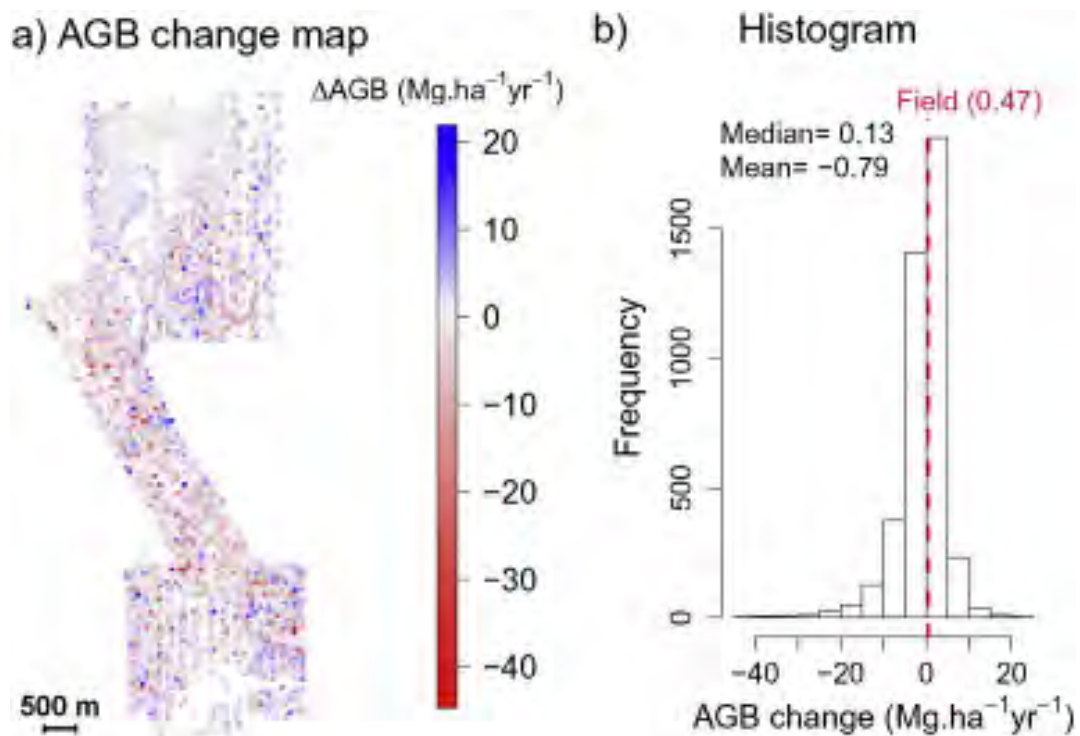


Figure 6: AGB change inferred from the LiDAR model at 50-m resolution. (a) Map over the study area, and (b) histogram of the AGB changes with the mean field based estimates (+ 0.47 Mg ha⁻¹ yr⁻¹; red slashed line). LiDAR AGB change was calculated as the difference between the AGB estimated from the two LiDAR datasets (2012 minus 2007 or 2008). Grid units containing more than 15% of 1-m² pixels with less than 2 LiDAR points/m² in the 2007/8 dataset were discarded. Similar results were obtained at 100 m resolution (not shown).

3.3. Relation between LiDAR metrics and field AGB change

We first compared ground-based AGB change measures and LiDAR-derived ones in the survey plots. We found a significant correlation at 0.25-ha scale, but not at 1-ha scale (Fig. 5). In both cases, the relationship was poor. Across the study area, the LiDAR-derived AGB change map showed that the median change was slightly positive during the study period (median of $+0.13 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$), indicating that most patches were accumulating carbon (Fig. 6). However mean AGB change was slightly negative (mean of $-0.79 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$). Together, these results suggest that the forest landscape has not increased in AGB during the study period due to some localized large losses of carbon (defined as losses of $> 25 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in localized pixels). The slight negative trend was observed in all forest types with the exception of the granitic outcrop (Table S4). To verify that our results were not influenced by the difference in sensor type from one survey to the next, we constructed independent LiDAR-AGB models using the two LiDAR datasets and showed that they provided undistinguishable predictions (mean relative difference to within 0.5%) with the same associated error (Fig. S5).

4. Discussion

We used two small-footprint LiDAR campaigns to construct a detailed map of canopy structure in an old-growth, high-carbon stock, tropical forest of the Guiana Shield. The landscape was surprisingly heterogeneous, with frequent occurrences of low vegetation patches (liana-infested forests, palm-dominated swamps, bamboo-dominated patches) interspersed within the high-canopy forest matrix. We constructed and validated a statistical model to infer aboveground biomass (AGB) stocks from LiDAR data and we compared the field and LiDAR estimates of AGB changes over a four-year period.

4.1. Inferring AGB from LiDAR

Small footprint LiDAR technology was able to detect the fine-grained spatial variation in AGB across a 2,400-ha landscape characterized by both high AGB values (344 Mg ha^{-1} on average in our study area, excluding the granitic outcrop) and a range of tropical forest types. Recently, Taylor *et al.* (2015) also found that LiDAR was appropriate to map AGB

in closed-canopy forests on the Osa Peninsula, Costa Rica, but their mean AGB was much lower than the value reported here (mean of 150-200 Mg ha⁻¹ depending on the soil type, see their Figure 3A). In our study, the average AGB stock in permanent plots was 388 Mg ha⁻¹, higher than the landscape-scale average inferred from LiDAR, suggesting that our permanent plots are predominantly established in the dominant high-canopy vegetation type, which has a mean landscape AGB of 382 Mg ha⁻¹. The presence of a mosaic of forest types has a direct bearing on carbon accounting programs. An accurate estimate of carbon storage at the landscape scale critically depends on the representativeness of carbon sampling units. In our study area, topographical elevation was the main driver of forest carbon stocks variation (see also Réjou-Méchain *et al.* (2014) for a global cross-site analysis). Caution should be thus exercised when regional-scale carbon stocks are inferred from permanent sampling plots without assimilating any remote sensing observations or without explicitly taking into account topographical variations (e.g. Malhi *et al.* 2006).

The potential of LiDAR for tropical forest AGB mapping is not novel but most published studies to date have been carried out in tropical forests with AGB typically < 300 Mg/ha (Zolkos *et al.* 2013). The relative error of our LiDAR-AGB model was 13.8% at the 1-ha scale, only slightly higher than previous studies (10⁻¹2%; Mascaro *et al.* 2011a; Meyer *et al.* 2013), and 22.3% at the 0.25-ha scale. This confirms that small-footprint LiDAR can be used to infer AGB even in high-biomass tropical forests. A common interpretation of the IPCC measuring reporting and verification (MRV) guidelines is that AGB uncertainty should be no more than 20% of the mean (Zolkos *et al.* 2013). Even in our high-biomass forest landscape, the error at 1-ha scale meets these requirements with small footprint LiDAR.

We also attempted to improve the predictive power of this model by exploring its dependence to plot-average wood density or to forest type. The residuals of our models were not explained by either of these factors. However, we found that these residuals were spatially autocorrelated, probably because trees strongly vary in their height-diameter allometric relationships from one area to another one at the landscape scale (Fig. S2). Such spatial autocorrelation in the residuals suggests that the subplots are not independent. Thus the error associated with our LiDAR-AGB model may have been underestimated and using several subplots from a larger field plots is not an optimal strategy from this standpoint.

The performance of our power-law models were similar to that obtained by Mascaro *et al.* (2011a; b) and Asner *et al.* (2012b, 2013b), lending some credence to the view that

universal features in the LiDAR-AGB allometry may exist, in spite of the substantial variation in the power law exponent across forest types (Asner *et al.* 2012). To account for this cross-site variation of model exponents, Asner *et al.* (2012b) and Asner & Mascaro (2014) developed generic models where field data are used to account for cross-site variation in wood density and height-diameter relationships. Asner & Mascaro (2014) found that their model accounted for the variation in the LiDAR-AGB relationship across five contrasted tropical forests (Hawaii, Panama, Madagascar, Colombia and Peru). To further test their generic model, we tested whether it yielded correct results in our study site, and found that it underestimated the stand-scale AGB by 16% (Fig. S7). Because the generic model was originally calibrated with the AGB of trees ≥ 5 cm DBH, and validated in our study with the AGB of trees ≥ 10 cm DBH, the underestimation is probably closer to 20%. Taylor *et al.* (2015) used the approach developed by Asner & Mascaro (2014) but they refitted the parameters of the generic model with their local field data, showing that this model could be applied in other forests but shedding no light on the issue of parameter universality in Asner & Mascaro (2014)'s model. For the sake of completeness, we also conducted the same approach as Taylor *et al.* (2015) at our study site. We found that Asner & Mascaro (2014)'s reparameterized model gave a RMSE of 53.5 Mg.ha⁻¹ at the 1-ha scale, higher than with our model reported in Equation 8 (RMSE=52.8 Mg.ha⁻¹). The strategy of seeking a universal predictive equation relating LiDAR metrics and AGB is an important step forward, so that Asner and Mascaro (2014)'s model would benefit from including more sites, such as our high-carbon stock forest site. The present study contributes one more study site to this endeavor (raw data are available in Table S5-6).

4.2. Inferring AGB change from repeated LiDAR acquisitions

We also compared the ability of repeated LiDAR coverages to detect AGB change due to natural vegetation turnover with ground-based estimate. In our old-growth tropical forest, characterized by a relatively slow dynamics, we showed that LiDAR was able to model, but with very large uncertainties, the fine-scale patterns of variation in AGB change as measured from the ground. Indeed, ground-based AGB change was significantly correlated to LiDAR AGB change at the 0.25-ha scale, but not at the 1-ha scale.

Our study was conducted in a remote forest landscape that is unlikely to have been exposed to significant localized anthropogenic forest disturbances in the past two

centuries. Thus, most of the detected changes are likely related to the natural dynamics of the ecosystem. Scaling the estimated LiDAR-AGB change to the study area did not reveal a detectable increase in AGB stock over the study period. Most pixels increased in canopy height (median was positive) but the pixels that lost height had larger losses than the gains. Thus, most forest types were predicted to be a slight source of atmospheric CO₂ during the study period. We emphasize that our LiDAR-AGB change map is highly uncertain, and that given this uncertainty the null hypothesis of no net change cannot be rejected. That said, our result may still be contrasted with a previous study conducted in the same forest but based on tree plots only. Chave *et al.* (2008) found a modest forest carbon sink in the Petit Plateau plot for the period 1992-2000 (+ 0.40 Mg ha⁻¹ yr⁻¹), and a larger sink in the Grand Plateau plot (+2.29 Mg ha⁻¹ yr⁻¹), and this supported the hypothesis of an increase in AGB in tropical rain forests (Lewis *et al.* 2009). A reanalysis of the same field dataset for the period 2008-2012 gave a very modest sink of + 0.47 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ (Fig. 6), confirming that the area has not significantly increased its AGB stock, as found with the LiDAR-based approach. A similar LiDAR-based approach has been done recently in the Barro Colorado Island (BCI, Panama) where the old growth part of the forest was found to have lost a significant amount of AGB between 1998 and 2009 (Meyer *et al.* 2013). A recent field-based approach confirmed that the old growth forests from BCI have not significantly increased in AGB during the same period (Cushman *et al.* 2014). Together, these observations are in line with the recent findings of Brienen *et al.* (2015), who found a long-term decreasing trend of carbon accumulation in 321 Amazonian field plots.

The AGB changes estimated with repeated LiDAR acquisitions was poorly related to the changes estimated from the field. It suggests that ground-based and LiDAR-based measurements measure different components of forest dynamics and this may be due to several reasons. One interpretation is that natural canopy dynamics is typically dominated by many small-scale events at the top of the canopy, which are associated with branchfalls, rather than treefalls (Kellner & Asner 2009). In our study area, van der Meer and Bongers (1996) previously conducted a careful survey of canopy openings and they found that only a third of natural canopy gaps were larger than 4 m², many such events being caused by branch-falls. A LiDAR sensor will probably pick up these changes in canopy structure but they cannot be detected in ground-based surveys, which generally focus on tree diameter. Such canopy dynamics thus probably contributes to increasing the uncertainty in the comparison between field-based AGB change estimates and LiDAR-based AGB changes

(Fig. 5). However, it is unlikely that this effect was the main driver of uncertainties because, contrary to our results, a larger mismatch between field- and LiDAR- AGB change estimates would have been expected at smaller scales, where branch-damage constitute a large fraction of AGB change, than at larger scales. Another source of possible mismatch between the field and LiDAR's field of view is that canopy dynamics, sensed by LiDAR, does not correlate simply with AGB change because woody biomass regenerates more slowly than leaf biomass after a disturbance (Asner *et al.* 2006). Canopy closure following disturbance may also be faster in more disturbed areas (Asner, Keller & Silva 2004), blurring the effect of disturbance on AGB stocks from a canopy field of view. Further, those trees which fall but are alive have lost their canopy position but not their woody biomass, while stand-level wood density can change due to stochastic and deterministic shifts in species composition. Such changes are generally accounted for by ground-based tree-by-tree surveys but not by LiDAR measurements. Finally, even small errors in co-registration between LiDAR maps and ground data or temporal mismatch between the LiDAR and the field campaigns, are likely to weaken the relationship between LiDAR and natural vegetation turnover. In our study, the temporal mismatch between the LiDAR and the field campaigns was of 38% and thus probably increased the mismatch between field- and LiDAR- AGB change estimates.

In natural forests, a major natural cause of AGB change is the large and infrequent gaps formed by multiple tree falls (> 100 m² in area). Such rare events are accurately captured by LiDAR at the 0.25-ha resolution but are likely to be averaged out at the 1-ha resolution. In theory, any random change at the pixel scale that is lower than the LiDAR-AGB model RSE_{rel} (in our case 13.8% at the 1-ha scale) cannot be detected. However, if changes are concerted across large spatial scales, as is often the case in anthropogenic forest degradation or regrowth, effects of smaller amplitude may be detected (Asner *et al.* 2005). Note also that the eastern and central Amazonia is characterized by a tree turnover that is about half as that measured in southern and western Amazonia (Phillips *et al.* 2004). In western Amazonia, large changes in AGB are thus more frequent than in our study area and we therefore speculate that AGB change may thus be easier to detect by LiDAR in these areas. Finally, in forests exposed to logging activities and/or forest conversion, LiDAR technology is certainly able to map disturbances to a high accuracy (Englhart *et al.* 2013; Andersen *et al.* 2014).

5. Conclusion

Building on the outstanding advances of LiDAR-based technology, we were able to map forest types and estimate AGB stocks of an old-growth tropical forest of French Guiana. Our results show that AGB can be mapped even in a high biomass tropical forest. Given the continuous improvement in LiDAR technology, as well as the decay in the associated operational costs, LiDAR technology will soon provide highly accurate carbon maps over large areas in the tropics (Mascaro *et al.* 2014). This will considerably improve our ability to quantify the carbon stored in the biosphere and thus reduce the uncertainties in the global carbon budget. From an ecological point of view, these fine-scale AGB maps may be used to detect the main ecological controls underpinning forest biomass variability both in space and time. We also showed that the dynamics of old-growth forests is seen differently from a ground or a LiDAR perspective but that the landscape estimate of those two approaches gave consistent conclusions about the overall forest carbon budget. Hence, forest dynamics monitoring would clearly benefit from combining the complementary strengths and insights gained from a top-down and bottom-up views.

Acknowledgments

We acknowledge the hard work of colleagues involved in the 2008-2012 field census campaigns: V. Alt, L. Arnaudet, J. Ateni, C. Baghooa, C. Baraloto, L. Bardon, W. Bétian, V. Bézard, P. Castro, V. Chama Moscoso, P. Châtelet, M. Delaval, A. de la Fuente, J. Engel, M. Fernandez, P. Gaucher, T. Gauí, S. Icho, F. Mazel, M. Noulet, G. Odonne, P. Pétronelli, J. Piton, R. Richnell, A. Sabayo, H. Schimann, J. Tribot, A. Viard-Crétat. We thank R. Péliissier for useful discussions and D. Pflugmacher and three anonymous reviewers for their helpful and constructive comments. We also thank D. Miranda and C. Sanquetta who kindly provided the destructive sampling data of *Euterpe oleracea* and G. Asner and J. Mascaro for useful discussions, and G. Lopez-Gonzalez, J. Ricardo, and G. Pickavance for data and logistical support. We gratefully acknowledge financial support from CNES (postdoctoral grant to MRM, and TOSCA programme), and from «Investissement d’Avenir» grants managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR¹⁰-LABX-25-01; TULIP: ANR¹⁰-LABX-0041; ANAEE-France: ANR¹¹-INBS-0001) and the Gordon and Betty Moore Foundation for contributing funding for field recensuses through the RAINFOR project

(www.rainfor.org). O.L.P is supported by an ERC Advanced Grant and is a Royal Society-Wolfson Research Merit Award holder. Contributions: MRM and JC designed and wrote the paper. MRM and BT analyzed the data and measured tree heights with the help of some abovementioned acknowledged people. All authors contributed to acquiring the field plot inventory data and provided input on draft manuscripts.

2.

ETUDE DE CAS: UNE FORÊT INFESTÉE DE LIANES

« La nature est dans un état de flux permanent – en fait, elle est constituée de processus et non de choses. »

J.B.S. Haldane

Présentation de l'étude

Contexte

L'importance des lianes dans la dynamique de la forêt tropicale est connue depuis longtemps et un corpus toujours plus important d'ouvrages académiques y sont consacrés (Putz & Mooney 1991; Phillips et al. 2002; Schnitzer & Bongers 2011, voir aussi le "liana ecology project": <http://www.lianaecologyproject.com/>). Les lianes constituent une faible part de la biomasse des forêts tropicales (en général moins de 10%, — Putz 1984; DeWalt and Chave 2004) et sont souvent négligées dans les études visant à quantifier la biomasse totale d'un paysage (chapitre précédent). Cependant, elles constituent une part non négligeable de la biodiversité végétale dans certaines forêts et jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Schnitzer, Bongers, and Wright 2011). Elles peuvent par exemple représenter jusqu'à 40% de la productivité dans certaines forêts (Putz 83).

Le nombre et la surface terrière des lianes semble augmenter dans les forêts néotropicales (Phillips et al. 2002) et il semblerait que ce phénomène soit lié aux changements globaux (Schnitzer and Bongers 2011). D'une part, on observe une augmentation de la mortalité des arbres (Phillips and Gentry 1994) et une augmentation des perturbations, favorisant toute deux la prolifération des lianes (Laurance et al. 2014). D'autre part, la plupart des modèles climatiques prédisent une augmentation de la température et de l'aridité dans le bassin amazonien (Davidson et al. 2012; Olivares et al. 2015). Etant donné que les lianes sont aujourd'hui plus abondantes dans les forêts tropicales sèches on peut raisonnablement émettre l'hypothèse qu'elles seraient favorisées par rapport aux arbres dans les conditions climatiques actuelles et futures. Enfin le CO₂ est un élément limitant pour la croissance des végétaux et on suppose que son augmentation dans l'atmosphère favorisera globalement la croissance végétale par activation de la photosynthèse. Comme les lianes produisent plus de feuilles que les arbres à biomasse égale, leur photosynthèse est plus importante, elles fixent plus de carbone par unité de biomasse. Elles devraient donc bénéficier plus que les

arbres de la fertilisation par le CO₂ (Granados and Körner 2002). De plus leur physiologie fait qu'elles utilisent de forte concentration de CO₂ plus efficacement que les arbres (Zhu and Cao 2010). Cet avantage relatif pourrait encore augmenter le taux d'infestation par les lianes des forêts tropicales.

Certaines forêts sont aujourd'hui fortement infestées par les lianes (Caballé and Martin 2001; Lozada et al. 2015). L'augmentation en importance des lianes dans toutes les forêts tropicales fait penser qu'elles risquent de devenir plus nombreuses dans le futur. C'est une de ces forêts fortement infestée par les lianes que nous avons étudié dans cet article. Nous nous sommes intéressé à la dynamique spatio-temporelle de cette forêt, à son fonctionnement en termes de productivité et de stock de biomasse et aux raisons de sa présence aux Nouragues. Une partie de la parcelle permanente appelée « Grand Plateau » est située dans la forêt de lianes. Cette partie présente une canopée entre 10 et 20 m, plus basse que le reste de la forêt environnante dont la canopée est haute de 25 à 35 m.

En plus des données de dynamique des arbres, nous avons analysé les sols de la forêt de lianes et de la forêt adjacente. Nous avons aussi utilisé des images de télédétection optiques (Landsat) et aériennes (LiDAR) pour étudier les changements spatiaux de la forêt infestée de lianes depuis 1988. La forêt infestée de lianes a été définie en croisant des connaissances de terrain avec les données LiDAR. Nous avons repéré les zones de forêt dont la canopée était haute de 10 à 20m attenante aux zones infestées de liane connues et nous avons ainsi défini la forêt infestée de lianes. Nous avons aussi étendu notre étude à des zones plus hautes mais comprise dans la forêt infestée de liane. Celles-ci correspondent à des arbres émergents couverts de lianes (« liana-tower »). Une zone tampon entre forêt infestée de liane et forêt haute a été définie et exclue des analyses.

Résultats principaux

Caractérisation de la structure et de la dynamique de la forêt de lianes

Les arbres adultes situés dans la forêt de lianes présentent une croissance, une mortalité et un recrutement plus important que dans la forêt avoisinante. Par contre, la densité de plantules d'arbres ainsi que leur recrutement est plus faible. Les arbres de la forêt de lianes sont aussi plus petits en hauteur et en diamètre ce qui explique un stock de biomasse aérienne plus faible de 58% dans la forêt de lianes par rapport à la forêt de terra firme voisine.

La productivité aérienne des deux forêts est par contre équivalente en quantité. Dans la forêt haute la biomasse s'accumule dans les troncs des arbres (50% de la biomasse produite va dans les troncs contre 25% dans la forêt de lianes) tandis que dans la forêt de liane la production de feuilles est plus importante (50% de la biomasse produite contre 37.5% dans la forêt haute).

La forêt de liane présente une canopée globalement plus basse que la forêt environnante, elle est aussi caractérisée par un plus grand nombre de trouées, définies dans cette étude par des zones d'au moins 1m² avec une végétation inférieure à 5m de hauteur. Non seulement ces trouées étaient plus nombreuses en 2007 (premier relevé Lidar) mais en plus il y a eu presque quatre fois plus de nouvelles trouées entre 2008 et 2012 dans la forêt de liane qu'en dehors. Ce fort taux de perturbations ainsi que le probable environnement plus chaud et sec qui résulte du grand nombre d'ouvertures favorise potentiellement les lianes par rapport aux arbres. Nous avons en effet trouvé que la limitation du recrutement affecte les plantules d'arbres et pas celles des lianes.

L'origine de la forêt infestée de lianes ne semble pas liée à des facteurs édaphique

Le sol de la forêt infestée de lianes est plus riche en nutriments. Cependant les ratios d'éléments traces du sol, qui sont peu affectés par le lessivage des sols, semblent indiquer que les sols de la forêt de liane et ceux de la forêt haute attenante dérivent de la même lithologie. La richesse en nutriment serait donc liée à la faible biomasse aérienne et donc au faible stock aérien de nutriments plutôt qu'à une plus grande richesse initiale dans le sol. On peut d'ailleurs supposer qu'une biomasse aérienne plus importante a été présente sur place autrefois car sinon on s'attendrait à ce que les nutriments du sol aient été lessivés par les précipitations abondantes.

Une régénération alternative de la forêt bloquée

Les relevés LiDAR ainsi que les images Landsat montrent que la surface totale de la forêt infestée de liane a peu changé depuis 1988 même si 10% de sa surface a changé de type de couverture forestière entre 2007 et 2012. Cela montre que la forêt de lianes est présente sur place depuis 25 ans au moins. Sabatier (1990) parle déjà d'une forêt infestée de liane à ce même emplacement et fait remarquer qu'elle semble être un état stable de la végétation. Nous

confirmons partiellement ce résultat car sans pouvoir prouver la stabilité de la forêt de lianes, nous montrons que c'est une structure forestière qui s'auto-entretient depuis au moins 25 ans.

Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest

Authors: Blaise Tymen^a, Maxime Réjou-Méchain^{a,b}, James W. Dalling^{c,d}, Sophie Fauset^e, Ted R. Feldpausch^{e,f}, Natalia Norden^{g,h,i}, Oliver L. Phillips^e, Benjamin L. Turner^d, Jérôme Viers^j, Jérôme Chave^a

Abstract

1. Empirical evidence and modelling both suggest that global changes may lead to an increased dominance of lianas, and thus to an increased prevalence of liana-infested forest formations in tropical forests. The implications for tropical forest structure and the carbon cycle remain poorly understood.

2. We studied the ecological processes underpinning the structure and dynamics of a liana-infested forest in French Guiana, using a combination of long-term surveys (tree, liana, seedling and litterfall), soil chemical analyses and remote sensing approaches (LiDAR and Landsat).

3. At stand scale and for adult-trees, the liana-infested forest had higher growth, recruitment, and mortality rates than the neighbouring high-canopy forest. Both total seedling density and tree seedling recruitment were lower in the liana-infested forest. Stand scale aboveground biomass of the liana-infested forest was 58% lower than in the high-canopy forest.

4. Aboveground net primary productivity (ANPP) was comparable in the liana-infested and high-canopy forests. However, due to more abundant leaf production, the relative contribution of fast turnover carbon pools to

ANPP was larger in the liana-infested forest and the carbon residence time was half that of the high-canopy forest.

5. Although soils of the liana-infested forest were richer in nutrients, soil elemental ratios suggest that liana-infested forest and high-canopy forest soils both derive from the same geological substrate. The higher nutrient concentration in the liana-infested forest may therefore be the result of a release of nutrients from vegetation after a forest blow down.

6. Using small-footprint LiDAR campaigns, we show that the overall extent of the liana-infested forest has remained stable from 2007 to 2012 but about 10% of the forest area changed in forest cover type. Landsat optical imagery confirms the liana-infested forest presence in the landscape for at least 25 years.

7. *Synthesis:* Because persistently high rates of liana infestation are maintained by the fast dynamics of the liana-infested forest, liana-infested forests here appear to be the result of an arrested tropical forest succession. If the prevalence of such arrested succession forests were to increase in the future, this would have important implications for the carbon sink potential of Amazonian forests.

^a Laboratoire Evolution et Diversité Biologique UMR 5174, CNRS, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse, France

^b French Institute of Pondicherry, UMIFRE 21/USR 3330 CNRS-MAEE, Pondicherry, India

^c Department of Plant Biology, University of Illinois, 505 S. Goodwin Ave., Urbana, IL 61801, USA

^d Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 0843-03092, Balboa, Ancon, Republic of Panama College of Life and

^e School of Geography, University of Leeds, University Road, Leeds LS2 9JT, UK.

^f Environmental Sciences, University of Exeter, EX4 4RJ, UK

^g Fundación Cedrela, Diagonal 40A # 18A-09, Bogotá, Colombia

^h Centro Internacional de Física, Universidad Nacional de Colombia, Cra 30 # 45-03, Bogotá, Colombia

ⁱ Programa de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia

^j Géosciences Environnement Toulouse UMR 5563, Université Paul Sabatier, CNRS, IRD, 31400 Toulouse, France.

Introduction

Lianas are an ecologically important plant functional group in tropical forests. They constitute less than 10% of the forest aboveground biomass (Putz 1984a; DeWalt & Chave 2004), but represent a significant share of the plant taxonomic diversity (Gentry 1988; Schnitzer et al. 2012) and they also play an important role in tropical forest ecosystem functioning (Wright et al. 2004; Schnitzer, Bongers & Wright 2011). For instance, they represent up to 40% of leaf net primary productivity in some forests (Putz 1983). Lianas may be favoured competitively by the increase in atmospheric CO₂ concentration (Granados & Körner 2002; Phillips et al. 2002; Wright et al. 2004), by long-term increases in tree dynamics (Phillips & Gentry 1994), and by higher potential evapotranspiration rates associated with longer and warmer dry seasons (Schnitzer 2005; Heijden & Phillips 2008; Schnitzer & Bongers 2011). Understanding the function of lianas in tropical rainforests is therefore an important challenge in community ecology and ecosystem science (Schnitzer & Bongers 2002; van der Heijden & Phillips 2009; Schnitzer et al. 2014).

Some forest areas are currently dominated by lianas (henceforth 'liana-infested forests') both in Central Africa and Amazonia (Caballé 1978; Pérez-Salicrup 2001). Lianas abundance increases with forest disturbance (Schnitzer & Bongers 2011; Dalling et al. 2012). They respond to light availability faster than trees, and find more support for growth in secondary forests (Putz 1984a; Letcher & Chazdon 2012). In some large liana-infested treefall gaps, lianas have been shown to suppress the regeneration of trees (Schnitzer & Carson 2010), to the extent that liana-infested forests have been interpreted as arrested stages of ecological succession after past disturbance (Schnitzer et al. 2000; Foster, Townsend & Zganjar 2008). Alternatively, liana-infested forests could result from some localized difference in the natural environment, notably since lianas occur more frequently on more fertile soils (Schnitzer & Bongers 2002 but see Dalling et al. 2012).

However, these two scenarios are not exclusive. If a forest blow-down has occurred recently, large amounts of nutrients previously held in the living biomass should be released to the topsoil. Thus, soil nutrient content of a disturbed area may differ from that of an undisturbed forest on the same geological substrate. Unravelling causal factors in the establishment of a liana-infested forest is therefore a challenging task.

In the present study, we seek to identify the ecological mechanisms underpinning the origin and the maintenance of liana-infested forests. To do so, we combine data on a

liana-infested forest patch of about 20ha from repeated field censuses of seedlings, long-term monitoring of trees and lianas, extensive soil chemical analyses, litterfall surveys, and repeated airborne LiDAR coverage and Landsat data. Because of competition, we expect a negative correlation between liana infestation and tree growth and survival (Clark & Clark 1990; van der Heijden & Phillips 2009; Ingwell et al. 2010). Litterfall rate is expected to be greater in the liana-infested forest than in the high-canopy forest because lianas allocate proportionally more resources to leaves (van der Sande et al. 2013). Also, we expect that liana-infested forests to be more fertile than the neighboring high-canopy forests. However, we propose to test whether these differences in soil fertility are caused by the underlying substrate or by disturbance history. Finally, we expect that the spatial extension of the liana-infested forest has remained stable over the past years if it was an arrested stage of succession.

Material and methods

Study site

The study site is a 136-ha area within the old-growth tropical moist forest of the Nouragues Ecological Research Station, in central French Guiana, located ca. 100 km south of Cayenne (Latitude: 4° 04' 27.986" N, Longitude: 52° 40' 45.107" W). The area is part of the Nouragues Natural Reserve, within a zone delineated for scientific research. The terrain is gently rolling with small hills and with an elevation ranging between 50 and 175 m asl. Annual rainfall is typical of equatorial evergreen tropical forests with 2861 mm year⁻¹ (1992-2012 average) with a two months dry season (precipitation below 100 mm month⁻¹) in September and October. High-canopy forest, liana-infested forest and bamboo thickets are the three main vegetation types in the study area (Réjou-Méchain *et al.* 2015). The Nouragues forest shows no obvious evidence of recent anthropogenic disturbances. The presence of an Amerindian tribe consisting of less than 1000 people, called 'Nouragues' was noted in the region by maps of the 17th century, and most notably by the writing of two priests of the Company of Jesus, Jean Grillet and François-Jean Béchamel (Béchamel 1682; Coudreau 1893). Human presence is also attested by the discovery of artefacts found in the vicinity of the scientific camp (Bongers et al. 2001). However, the study area is remote from a major river tributary (15 km as the crow flies from the Approuague river), and neither the soil nor the topography

are particularly suitable for slash-and-burn agriculture. The Nouragues Amerindians had departed the area and moved further south by the mid-18th century. Subsequent scattered human presence occurred during the 19th and 20th centuries (gold rushes, latex harvesting of the 'balata' tree, *Manilkara* spp.) but these were limited in scale and concerned mostly the more accessible areas surrounding major river tributaries. For instance, *Manilkara* trees show no evidence of past exploitation in or nearby our study area.

Forest structure and dynamics

The liana-infested forest is spatially localized and characterized by a high density of small lianas and a large number of leaning and slanting trees. It is also characterized by a lower canopy height. To compare the dynamics of the high-canopy forest and the liana-infested forest we relied on three datasets collected in the field: (i) long-term inventory for trees and lianas ≥ 10 cm in diameter at breast height (DBH); (ii) long-term inventory of seedlings ≤ 1 cm in diameter; (iii) quantification of litterfall using permanent collecting traps, regularly emptied and dried.

A large permanent sample plot of 10ha (1000 x 100 m²) was established in 1993 to study the transition from high-canopy forest to the liana-infested forest (Chave, Riéra & Dubois 2001; Chave et al. 2008). All trees and lianas ≥ 10 cm DBH were measured and mapped. The plot was re-censused for trees and lianas in 2000, then again in 2008 and 2012, following the RAINFOR protocol (Phillips et al. 2010). During the 2008 census, plot limits were corrected, and all points of measurement (POM) were marked with a paint line, allowing a more accurate measurement of tree growth between 2008 and 2012. The diameter of stilt-rooted or buttressed trees was measured 50 cm above the last root or buttress. Trees and lianas were individually tagged. In 1992 and 2000, liana diameters were measured at 130 cm aboveground. In 2008 and 2012, they were measured at four points following the recommendations of Schnitzer, DeWalt & Chave (2006): (1) the largest point on the stem, devoid of such stem abnormalities as large growths, knots, fissures, or wounds; (2) 20 cm along the stem from the last substantial root; (3) 130 cm from the last substantial root; and (4) 130 cm aboveground (DBH). Data are available from the ForestPlots.net online database (<http://www.forestplots.net/> - accessed 13 June 2013; Lopez-Gonzalez et al. 2011). For each liana with DBH ≥ 10 cm, hereafter referred to as large lianas, the host tree was recorded and referred to as an infested tree (possibly several trees were the hosts of one liana). We

noted that trees were frequently infested by smaller lianas, so our estimate of infested trees is conservative.

To address potential underestimation of liana infestation, a quantification of the liana leaves in tree crowns was performed during the 2012 field campaign through the use of the crown occupation index (COI) (Clark & Clark 1990). This index ranks trees from 0 to 4 according to the infestation rate of their crown: (0) no lianas leaves in the crown, (1) 1–25%, (2) 26–50%, (3) 51–75%, and (4) >75% of the tree crown covered by liana leaves (Appendix S1). This index of liana infestation has been shown to be accurate and repeatable at individual and plot levels (van der Heijden et al. 2010).

Annual trunk diameter growth rate for census i (g_i in cm year^{-1}) was computed for each tree from the DBH measurements assuming a constant growth during the census interval. Population demographic parameters were computed in $25 \times 25\text{-m}^2$ subplots. Mortality rate (M_i in year^{-1}) was calculated as proposed by Sheil & May (1996): $M_i = -\frac{1}{\Delta t} \ln \left(\frac{N_i - N_{ri}}{N_{i-1}} \right)$ with N_i being the number of trees in the census i , Δt the time interval between the two censuses, and N_{ri} the number of recruits between censuses $i-1$ and i . Likewise, annual recruitment (K_i in tree per hectare) was computed using the following equation (Sheil & May 1996): $K_i = M_i N_{ri} / A (1 - e^{-M_i \Delta t})$ with N_{ri} the number of recruits at time t , A the plot area (in ha), and M_i the mortality rate. To facilitate comparison among forest types that differed in stem density, we reported annual recruitment in $\% \text{ year}^{-1}$ (see Table 1).

Tree and liana seedlings were monitored in 250 plots of $1 \times 1 \text{m}^2$ established in cluster of 2-3 plots in 100 regularly spaced locations (Fig. 1c, Norden et al. 2007, 2009). Each seedling plot was censused at least four times between 2004 and 2013 except three of them which were removed from the analyses because they experienced treefall or other problems. During each census, recruits were counted, identified whenever possible and measured. Overall, 19.5 % of the seedlings were identified as lianas and 58.2 % as trees. The rest could not be identified with confidence. Mortality and recruitment rates of seedlings were large and therefore we didn't make the assumptions made for trees and estimated these rates from empirical data as follows. Seedling mortality rate (m_i in year^{-1}) at census i was quantified as: $\ln(1 - m_i) = \frac{1}{\Delta t} \ln \left(\frac{N_i - N_{ri}}{N_{i-1}} \right)$ and seedling recruitment (in $\text{m}^2 \text{year}^{-1}$) as $k_i = \frac{m_i N_{ri}}{A - A(1 - m_i)^{\Delta t}}$, with N_{ri} being again the number of recruits at time t_i and $\Delta t = t_i - t_{i-1}$ in years. We then averaged the rates to obtain a 9-year average at each location (2 to 3 plots per location). These analyses were performed for tree and liana separately and also for all seedlings together (including undetermined).

Litterfall was collected from 100 0.5-m² litter traps at the seedling plots locations (Fig. 1.c, Chave et al. 2008, 2010). From February 2001 to February 2003, these traps were collected twice monthly, their content separated into leaves, twigs, flowers and fruits, and the fractions oven-dried and weighed. We contrasted total litterfall and its fractions (leaf, twigs, and reproductive organs) between the high-canopy forest and the liana-infested forest.

Tree aboveground biomass (AGB) was estimated using a pantropical biomass equation (eq. 4 in Chave et al. 2014) combined with locally-adjusted height-diameter models (Réjou-Méchain et al. 2015). Liana AGB was computed using the allometric equations from Schnitzer et al. (2006) using the diameter measured at 130 cm from the last substantial root when available (2008 and 2012 censuses) or the diameter measured at 130 cm aboveground (1992 and 200 censuses). Aboveground net primary productivity (ANPP) was computed as

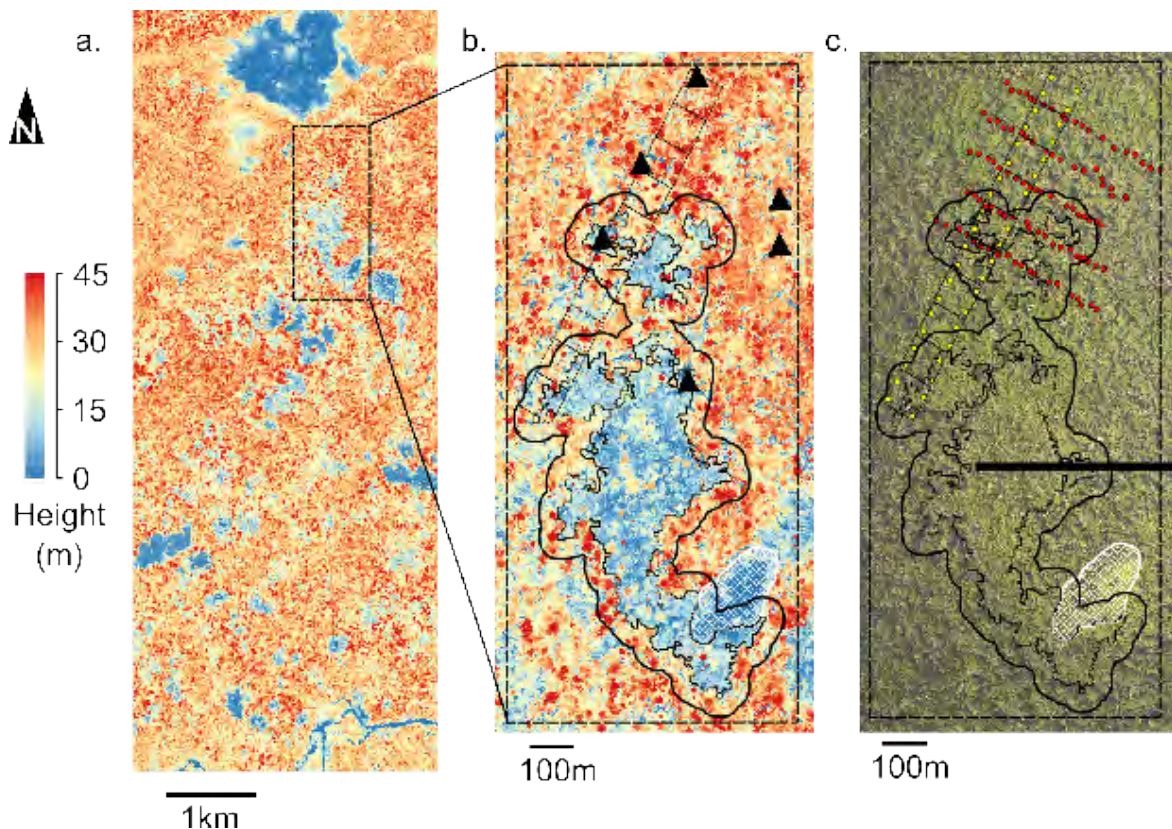


Figure 1: Map of the study area. Panel a: LiDAR-derived canopy height model for a 2000-ha area of the Nouragues Ecological Research Station; panel b: enhancement of panel a, zooming in the focal study area of 136 ha; panel c: aerial photography of the focal study area. Thick dashed line: zone of interest, thin dashed line: permanent plots, thin solid line: liana forest, and transition zone (thick solid line) in 2007. In white: zone removed from analyses (bamboo thicket). Black triangles in panel b show the site where soil was collected for trace element analysis (panel b). Circles in panel c indicate places where soil was collected for complete digestion (red) or partial digestion (yellow). Red points also indicate positions of litterfall traps and seedling monitoring plots. Black rectangle on panel c shows the position of the transect shown as an example in figure 2.

the AGB stock increment induced by recruitment and growth of trees with DBH ≥ 10 cm plus total litterfall production. Other ANPP components, although they may be important (Clark et al. 2001) were not considered in the present study. Residence time of carbon in the aboveground vegetation was computed as the ratio AGB/ANPP.

Airbone data acquisition, processing, and analyses

Two airborne LiDAR acquisitions were conducted in 2007 and 2012 by a private contractor (<http://www.altoa.fr/>, for more details see Appendix S4). LiDAR datasets consisted of a cloud of laser echoes originating from ground and vegetation. Ground points were identified using the TerraScan (TerraSolid, Helsinki) 'Ground' routine. Based on this dataset, we constructed a 1-m resolution elevation model using the "GridSurfaceCreate" procedure implemented in FUSION (McGaughey 2009).

For both 2007 and 2012 cloud point datasets, 1-m and 5-m canopy models were built after outlier extraction, using the "CanopyModel" procedure implemented in FUSION. This procedure subtracts the elevation model from the height of each return and then uses the highest return value to compute the canopy surface model. A 3x3 cell median filter was applied to smooth the surface and avoid local unrealistic maxima

In our study zone, large areas of known liana-infested forest formations had a canopy height typically ranging between 10 and 20 m, while surrounding forests had a significantly taller canopy (25 to 35 m). Thus, we used the LiDAR canopy model to identify all pixels having a top-of-canopy height comprised between 10 and 20 m and connected to the known liana-infested forests patches. These low-canopy pixels were considered as liana-infested. A 5-m buffer around the liana-infested forest class was also assigned to the liana-infested forest class, and pixels entirely surrounded by liana-infested forest were included in it. In a second step, this forest classification was validated using ground truthing and aerial photographs and was found to be highly accurate (Fig. 1; Appendix S1). Next, we defined a 50-m transition zone surrounding the liana-infested zone (Fig. 1); this zone was removed from the analyses because we assumed it to be influenced by both forest types. Finally, we removed the area covered by a 1-ha bamboo thicket and a 30-m buffer zone around it (total of 2.7ha, Fig. 1). Aerial photographs of the study site were taken in 2008 (Fig. 1). They were used to qualitatively check the accuracy of our delineation of the liana zone and bamboo thickets.

LiDAR-derived variables were assessed within a 50x50-m² grid based on the 1-m resolution LiDAR canopy model. Gaps were defined as areas where canopy elevation was lower than 5 m, a convention similar to that in Hubbell et al. (1999). We did not define any minimal area for such gaps; tree-fall gaps, branch-fall gaps and other openings in the canopy are thus included in our definition of gap. From the canopy height distribution, mean and coefficient of variation (standard deviation divided by the mean) were computed within each 50x50-m² grid cell. Grids cells were assigned to the different vegetation types (liana-infested forest, transition zone, high-canopy forest) when at least 50% of the grid area contained the vegetation.

Soil chemical analyses

We first tested if the soil of the liana-infested forest was more fertile than the high-canopy forest soil. To do so, we used two different datasets. The first dataset was collected as part of a previous project aiming to assess the influence of environment on seedling dynamics (Norden et al. 2007, 2009). A total of 100 soil samples were collected in the study area and analyzed (Fig. 1.c). Of these, eight soil samples came from the liana-infested forest and 62 from the high-canopy forest; 30 samples from the transition zone were removed from the analysis. Topsoil (0-10 cm depth) was filtered in a 2-mm mesh sieve after removing litter and was then acid-digested. Total concentrations of major elements were measured by inductively coupled plasma optical emission spectroscopy (ICP-OES). In addition, concentrations of carbon and nitrogen were measured by a CHN elemental analyzer (NA 2100 Protein, CE Instruments®) and soil pH was measured in a standard solution made up of one volume of soil diluted in three volumes of water (Norden et al. 2009). The second dataset was collected in 2011 and included seven soil samples from the liana-infested forest and 21 from the high-canopy forest; 12 samples from the transition zone were removed from the analysis (JWD and BLT, unpublished results). Exchangeable cations were measured, and metals were extracted in 0.1 M BaCl₂ solution in a 1:30 soil to solution ratio for 2 hours. Detection was performed by inductively-coupled plasma optical-emission spectrometry on an Optima 7300 DV (Perkin-Elmer Ltd, Shelton, CT; Hendershot, Lalande & Duquette 1993; Schwertfeger & Hendershot 2009). Total exchangeable bases (TEB) were calculated as the sum of the concentrations of Ca, K, Mg and Na; effective cation exchange capacity (ECEC) was calculated as the sum of Al, Ca, Mg, Mn, H and Na. Base saturation (BS, %),

a measure of soil cation fertility was calculated as: $BS = \frac{100 \times ECEC}{TEB}$. Exchangeable phosphorus concentration was measured by adsorption on anion-exchange resins (Turner & Romero 2009).

For both datasets, a principal component analysis (PCA) was performed on concentration values (mg kg^{-1} of soil). Sample scores on the PCA axes were compared between high-canopy forest and liana-infested forest soils.

We then tested whether the occurrence of the liana-infested forest is related to the nature of the bedrock. We analyzed the concentration of a range of rare elements in the soil that are tracers of substrate heterogeneity at the site. Geochemical tracers are now commonly used to distinguish the nature of rocks, the origin of sediments or sedimentary recycling processes (McLennan et al. 1993; Lahtinen 2000) because they are sensitive to chemical reactions over geological timescales (McLennan et al. 1993). Ratios of some of these tracers are useful to explore substrate homogeneity since they are conserved between the source (rock) and the weathered product (soil). We collected surface soil samples with an auger at six sites, two within the liana forest, and four in the high-canopy forest (Fig. 1). To measure the elemental concentrations, all samples were digested by acid attack in Teflon Savillex® vessels. We also digested the samples by alkali fusion to check that all refractory minerals have been dissolved during the acid attack digestion. In both procedures, a GA standard (granite, CRPG-CNRS Nancy, France) was included in the analyses for control. Trace elements were analyzed on an ICP-MS (7500 ce, Agilent Technologies). After calibration, the certified reference materials (SLRS-5, NRCC, Canada and ION-915, Environment Canada), together with the GA standard, were analyzed to assess the validity and the reproducibility of the procedure. We then calculated the chemical ratios at all six sites (see Appendix S2 for further information). Ratios analyzed here are: Cr/Th, Cr/V, Zr/Y and Eu/Eu*, with

$$Eu^* = \frac{Eu}{Eu_{ref}} \times \frac{Sm_{ref}}{Sm} \times \sqrt{\frac{Tb_{ref}}{Tb}} \quad (\text{McLennan et al. 1993}).$$

Landsat data processing and analyses

Cloud-free 30-m resolution Landsat Thematic Mapper (TM) data were rare in the study area. We found three high-quality images, acquired on 18 July 1988, 24 July 1990 and 8 October 2006. Geo-referencing of the Landsat images was adjusted using the LiDAR data in Qgis 2.2-Valmiera. Radiometric corrections were applied to the 1990 and 1988 data relatively to the 2006 data using the histogram matching algorithm implemented in the

'landsat' R package.

We characterized the pixels of Landsat images using the tasseled-cap indices (Crist & Cicone 1984). These indices are commonly used because they are scene-invariant and summarize vegetation characteristics: brightness, greenness and wetness and were used in a previous study on liana-infested patches (Foster et al. 2008). Before any classification, a low-pass filter was applied on all three Landsat images to reduce their variance following Hill (1999). Pixels of the modified 2006 Landsat image were classified as belonging to the liana-infested forest or not using the area identified with the 2007 LiDAR dataset (see above). A Principal Component Analysis (PCA) was then performed on the tasseled-cap indices values of the 2006 image (Fig. S3). To allow direct comparisons between images, the PCA scores of the pixels from the 1988 and 1990 images were calculated using the scalar product associated to the row weightings of the PCA performed on the 2006 image (function 'suprow' in ade4 R package). A hierarchical classification following Ward's method was performed based on the pixel's scores of the two first PCA axes. Classes of this unsupervised method were mapped and compared to the liana-infested forest defined based on LiDAR data.

All statistical analyses were performed with the R statistical software v3.1.1 (R Core Team 2012). Raster manipulation, spatial analyses, and hierarchical clustering were performed using the 'raster', 'maptools', 'sp', 'fields' and 'ade4' packages in R.

Results

Impact of liana infestation on forest stand structure and dynamics

We first compared the stand structure parameters (Table 1). We found no significant difference in tree stem density within and outside of the liana-infested forest (Wilcoxon test, $p=0.78$); however, mean stand-level basal area of trees was 50% lower and aboveground biomass (AGB) stock 58% lower in the liana-infested forest than in the high-canopy forest (Fig. S2, Table 1). Liana AGB was slightly higher in the liana-infested forest. The liana-infested forest canopy was also more irregular with five times more canopy gaps (Fig. 2).

Next, we contrasted stand dynamics parameters (Table 1). Both recruitment and mortality rates of trees >10 cm DBH were more than twice as high in the liana-infested forest as outside of it. Over the 1992-2012 period, the liana-infested forest lost biomass

carbon with its AGB stock dropping from 185 ± 21 Mg.ha⁻¹ in 1992 to 163 ± 22 Mg.ha⁻¹ in 2012. Conversely, during the same period, the high-canopy forest gained biomass carbon with its AGB stock increasing from 386 ± 21 Mg.ha⁻¹ in 1992 to 438 ± 29 Mg.ha⁻¹ in 2012 (Fig. S7). In contrast, the increase in liana AGB was 1.5 times higher in the liana-infested forest than in the surrounding forest (Table 1).

Table 1: Demography, AGB stock and dynamics across forest types. Canopy metrics were computed from a 1-m resolution LiDAR canopy model in 50x50m² subplots, 332 of which were in high-canopy forest and 93 in liana-infested forest. Tree demography was inferred from 25x25 m² subplots, 87 in high-canopy forest and 17 in liana-infested forest. Litterfall was measured from 100 litterfall traps of 0.5 m², 62 in high-canopy forest and eight in the liana-infested forest. Average values \pm standard error are reported. Pairwise comparisons between high-canopy forest and liana-infested forest are reported throughout the table (two-sided Wilcoxon test adjusted by Bonferroni correction, - $p > 0.05$, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$).

Variable	High-canopy forest	Liana-infested forest	Significance
Structural variables			
<i>Mean tree density (ha⁻¹)</i>	486 \pm 5	482 \pm 10	-
<i>Mean basal area (m² ha⁻¹)</i>	29.4 \pm 0.6	17.6 \pm 0.7	***
<i>Mean canopy height (m)</i>	31.3 \pm 0.5	18.6 \pm 0.8	***
<i>CV of canopy height (m)</i>	0.29 \pm 0	0.5 \pm 0	***
<i>Tree trunk AGB stock (Mg ha⁻¹)</i>	414 \pm 13	172 \pm 10	***
<i>Liana AGB stock (Mg ha⁻¹)</i>	2.89 \pm 0.45	2.93 \pm 0.66	*
<i>New gaps in 2012 from 2007 (m² ha⁻¹)</i>	140 \pm 11.6	500 \pm 48	***
Demographics (in % year⁻¹)			
<i>Canopy height change</i>	-0.42 \pm 0.1	-0.28 \pm 0.16	-
<i>Tree diameter growth rate</i>	0.79 \pm 0.01	0.93 \pm 0.01	-
<i>Tree mortality rate</i>	1.51 \pm 0.09	3.03 \pm 0.36	***
<i>Tree recruitment rate</i>	1.4 \pm 0.1	2.93 \pm 0.37	***
AGB dynamics (in Mg ha⁻¹ year⁻¹)			
<i>Mortality-induced loss of ABG</i>	4.95 \pm 0.69	5.48 \pm 0.52	-
<i>Recruitment-induced AGB gain</i>	0.34 \pm 0.03	0.77 \pm 0.06	**
<i>Growth-induced AGB gain</i>	7.28 \pm 0.31	3.77 \pm 0.14	**
<i>Net tree AGB change</i>	2.66 \pm 0.81	-0.94 \pm 0.56	*
<i>Net liana AGB change</i>	0.12 \pm 0.08	0.17 \pm 0.09	*
<i>Leaf litterfall</i>	6.2 \pm 1.6	7.5 \pm 1.3	*
<i>Flower litterfall</i>	0.2 \pm 0.33	0.14 \pm 0.21	-
<i>Fruit litterfall</i>	0.52 \pm 0.46	0.12 \pm 0.07	***
<i>Twigs litterfall</i>	2 \pm 1.3	2.56 \pm 1.66	-
<i>Total litterfall</i>	8.9 \pm 2.29	10.4 \pm 2.27	-
<i>Net primary productivity</i>	16.5	14.9	
<i>Carbon residence time (year)</i>	25.2	11.7	

Litterfall production was higher in the liana-infested forest than in the high-canopy forest (Table 1). The difference was due to leaf fall, which represented about 70% of the litterfall, while fruit and flower falls were higher in the high-canopy forest. However, aboveground net primary productivity (ANPP) was comparable between the liana-infested forest and the high-canopy forest. Owing to a lower AGB stock, the estimated residence time of carbon (i.e. the ratio of AGB to ANPP) in the liana-infested forest was therefore half that of the high-canopy forest.

Seedling mortality was consistently higher in the liana forest than in the high-canopy forest without detectable difference between lianas and trees (Table 2). However, unlike adult tree recruitment, tree seedling recruitment was lower in the liana forest while liana-seedling recruitment was similar in both forest types. Of the identified seedling recruits, 45% were lianas in the liana-infested forest versus 25% in the surrounding high-canopy forest.

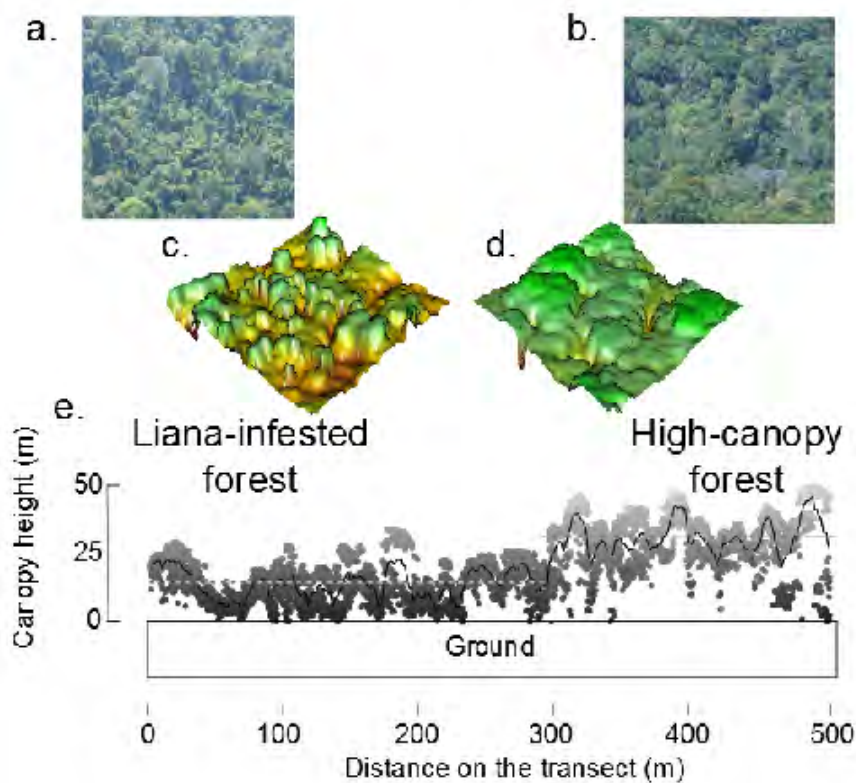


Figure 2: Transition from liana-infested to high-canopy forest. Panels a and b: photography of the liana-infested forest and of the high forest taken from the top of the neighbouring granitic outcrop (inselberg). Panels c and d: Three dimension view of the canopy model (top of canopy height) of two 64x64 m² areas in (c) and out (d) of the liana-infested forest. Panel e: Height of the canopy model in a 20x500 m² transect. Two dashed lines are drawn at the median canopy top height in each formation (16.5 and 30.4 m). Canopy gaps are defined by a top canopy height below 5m (dotted lines). Position of the transect is shown Fig.1.

Table 2: Comparison of seedling dynamics across forest types. Average values \pm standard errors are provided. Tree and liana seedlings were monitored in 247 plots of 1x1m² at 1.5m of the litterfall traps (see Table 1). Results are also reported for all seedlings including undetermined (total). Pairwise comparisons between high-canopy forest and liana-infested forest are reported throughout the table (two-sided Wilcoxon test adjusted by Bonferroni correction, - $p > 0.05$, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$). Average values \pm standard error are reported.

Seedling variables	High-canopy forest	Liana-infested forest	Significance
Seedling density (m ⁻²)	17.3 \pm 0.7	7.8 \pm 0.7	***
Proportion of lianas (%)	23 \pm 1	25 \pm 5	-
Seedling mortality (% year ⁻¹)			
<i>Trees</i>	12.9 \pm 0.7	13.6 \pm 2.3	-
<i>Lianas</i>	12.4 \pm 1.2	13.9 \pm 3.7	-
<i>Total</i>	19.3 \pm 0.7	26.7 \pm 3.1	*
Seedling recruitment (year ⁻¹)			
<i>Trees</i>	1.75 \pm 0.2	0.71 \pm 0.11	***
<i>Lianas</i>	0.85 \pm 0.15	0.95 \pm 0.47	-
<i>Total</i>	3.54 \pm 0.25	2.07 \pm 0.28	**

Soil chemistry in the liana-infested forest

Soil chemistry differed substantially between the liana-infested and high-canopy forest (Table 3). For total nutrients extracted from surface soils, liana-infested forest samples had significantly different PCA scores than sample from the high-canopy forest (Wilcoxon test, $p=0.001$ for the two first axes, Fig. S5). In the liana-infested area, surface soil was richer in macro-elements (C, Ca, K, Mg, and N) and had a higher pH than in the high-canopy area (Table 3). In addition, soil samples from the liana-infested forest had different scores than the high-canopy forest on the first axis of the PCA (Wilcoxon test, $p=0.036$, Table 3, and Fig. S6). Base saturation was higher in the liana-infested forest than in the high-canopy forest (Wilcoxon test, $p=0.027$, Table 3).

According to trace elements ratios, the underlying substrate of the Nouragues forest was typical of comparable substrates of the Guiana Shield (Fig. 3 and Appendix S3, Table S1). The samples from the liana-infested forest did not differ from those collected in the surrounding high-canopy forest (Fig. 3 & S4). These results suggest that the soils within and outside of the liana-infested forest most likely derive from a similar lithology.

	High canopy forest	Liana infested forest	Difference
Total soil composition (ppm)			
Al	38.9±0.64	35.48±1.1	
Ca	0.09±0.01	0.24±0.03	
K	0.09±0.01	0.1±0.04	
Fe	46.5±0.68	52.94±2.29	
Mg	0.14±0	0.17±0.02	
Na	-0.05±0	0±0.01	
N	0.29±0.01	0.34±0.03	
C	3.48±0.13	3.5±0.36	
pH	4.83±0.04	5.33±0.11	
PCA axis 1	-0.5±0.18	0.66±0.75	*
PCA axis 2	-0.4±0.15	1.42±0.43	***
Soil exchangeable elements (ppm)			
P	0.3±0.05	0.37±0.1	
Fe	0.41±0.12	0.24±0.16	
Al	108±11.3	58±21.3	
Ca	179±28	322±79.7	
K	27.31±9.85	31.43±15.52	
Mg	45.64±5.73	88.73±20.16	
Mn	11.32±1.41	14.05±2.66	
Na	5.43±0.98	4.71±1.77	
pH	4.28±0.03	4.41±0.1	
TEB (cmolc kg ⁻¹)	1.36±0.19	2.44±0.53	
ECEC (cmolc kg ⁻¹)	2.66±0.17	3.2±0.37	
Base saturation (%)	0.71±0.04	0.89±0.08	*
PCA axis 1	0.84±0.33	-1.16±1.02	*
PCA axis 2	-0.09±0.35	0.07±0.63	-

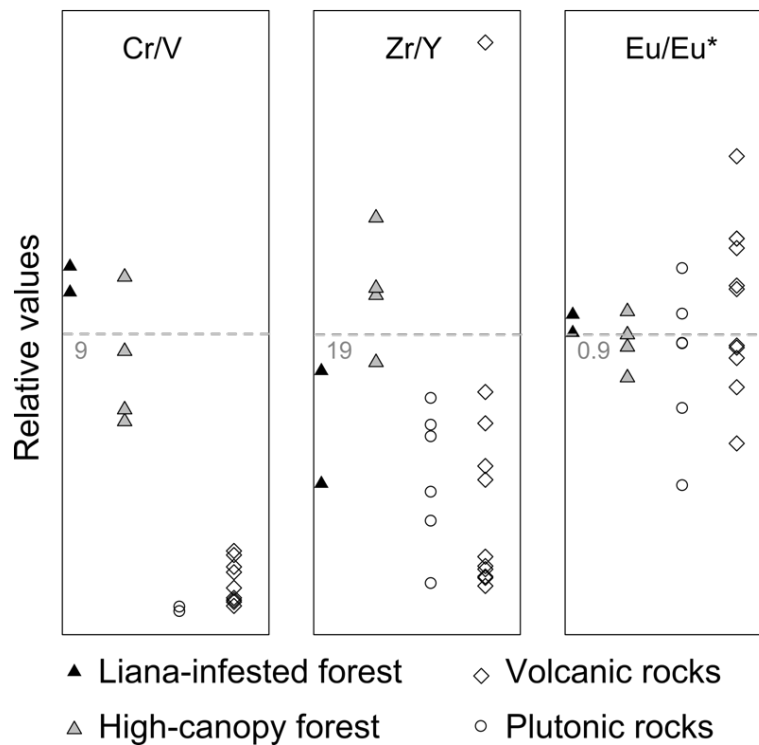


Figure 3: Ratios of trace elements. Averages were calculated for liana-infested and high-canopy forest soil samples. Values were divided by the average value for all measured points (value on the left for each graphics) giving the relative plotted values. These ratios were compared to literature values for rocks present in French Guiana (open symbols ; Vanderhaeghe et al. 1998). Values on the left side of each graphics are averages for all soil samples.

Changes in the spatial footprint of the liana-infested forest

Between 2007 and 2012, the liana-infested area declined by 3.4%, from 23.6 ha to 22.8 ha. In total, 21.1 ha (89.5%) remained in the liana-infested forest class while 2.5 ha (10.5%) was grown over by tall trees, and 1.7 ha was recruited as new liana-infested forest (7.5% of the 2012 liana-infested forest). Losses of liana-infested areas were due to trees outgrowing the height threshold, while gains were due to additional tree falls in the liana-infested transition area.

The unsupervised segmentation of the Landsat 2006 image produced a forest classification where a single class showed a good agreement with the liana-infested area as delineated by the 2007 LiDAR dataset (Fig. 4 & S3). The liana-infested forest was characterized by higher greenness and brightness indices and by a lower wetness index based on tasseled-cap indices (Fig. S3). Over 68% of the liana-infested forest was classified as liana-infested forest type either in the 1988 or in the 1990 Landsat scenes. Our analysis indicates a fair degree of stability of the liana-infested forest for at least 25 years (Fig. 4).

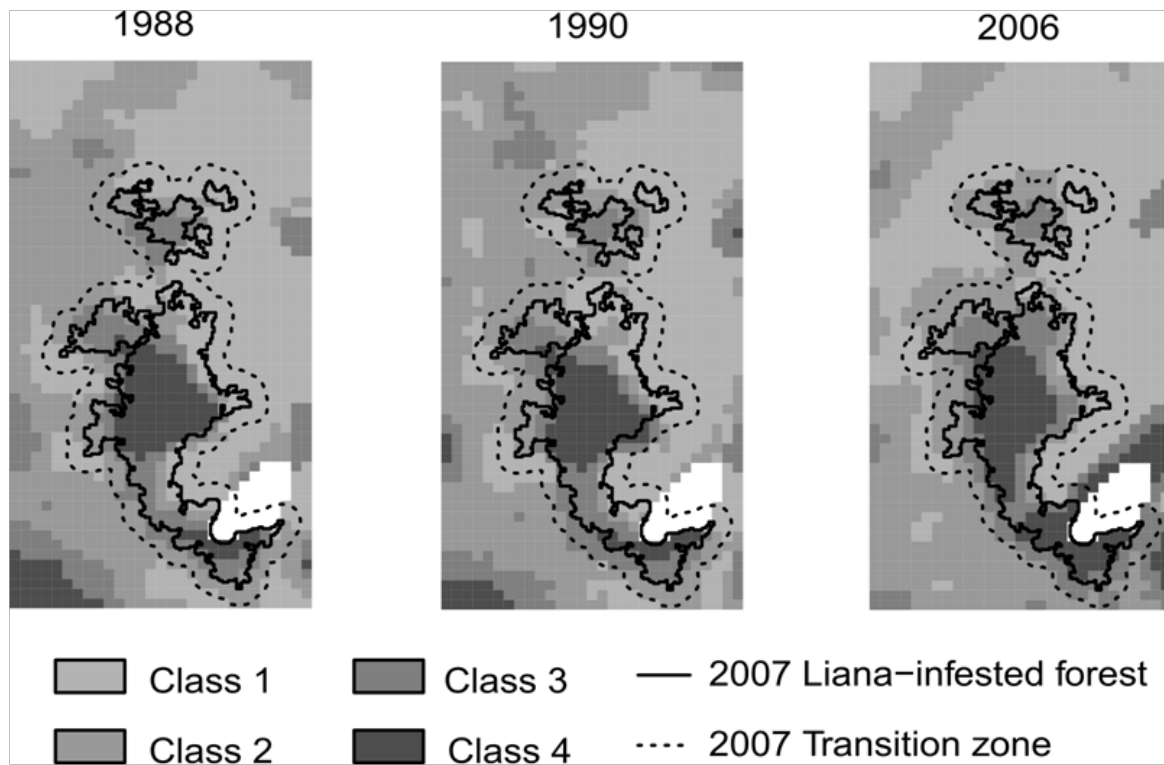


Figure 4: Spatial dynamics of the liana-infested forest. Landsat-derived maps of vegetation, obtained by a unsupervised hierarchical classification (see Methods). The class 4 can be conservatively identified to the liana-infested forest (88% accuracy, 72% precision). Solid line represents the extent of the liana-infested forest as defined from the 2007 LiDAR canopy model (with the transition zone shown as a dotted line, see Fig. 1). The bamboo thicket was removed from the classification (area masked in white).

Discussion

Long-term forest monitoring allowed a detailed analysis of the structure, dynamics, and above-ground net production of a naturally liana-infested tropical formation. At stand level, liana infestation was associated with faster forest dynamics, both in terms of demography and of carbon turnover. Soils in the liana-infested forest were nutrient-poor by Amazonian standards but they were richer in nutrients than high-canopy forest soils. However, the underlying substrates were not detectably different in their chemical composition. Finally, the extent of the liana-infested area was found to be fairly stable over at least the past 25 years. Overall, these results suggest that the liana-infested forest is in an arrested stage of ecological succession. Below, we discuss evidence for this claim and its implications.

Influence of lianas on forest dynamics

We found that lianas have a profound impact on the stand-level dynamics of the liana-infested forest. They induced a faster tree dynamics than in the surrounding high-canopy forest. This was probably due to a greater proportion of fast-growing, high-mortality tree species, which are better at shedding and avoiding lianas (Putz 1984b; Schnitzer & Bongers 2002). Thus, direct competition between trees and lianas probably had a strong influence in favouring the high-turnover dynamics. Because of high tree mortality rate, we also observed more frequent gap openings which is expected to favour liana maintenance and establishment (Dalling et al. 2012; Ledo & Schnitzer 2014).

The liana-infested forest stored 2.4 times less AGB than in the high-canopy forest, a figure comparable to that described by Schnitzer et al (2014) who compared liana-infested and liana-free tree gaps. However, ANPP in the liana-infested forest was similar to that of the surrounding high-canopy forest, in spite of the very different structure and biomass. Also, litterfall production was slightly higher in the liana-infested than in the surrounding high-canopy forest and was greater than typical values for both secondary and old-growth forests (Chave et al. 2010). This was presumably due to a greater allocation of resources to leaves in lianas than in trees. As a result, carbon residence time in the liana-infested forest was half that of the high-canopy forest. At global scales, carbon residence time is strongly controlled by climate (Carvalhais et al. 2014). Yet our findings demonstrate that at landscape scale the biological composition and structure of forests is a strong determinant of carbon residence times in agreement with Malhi et al. (2004).

We were able to study the differential regeneration of trees and lianas in the liana-infested forest, and we found a relative advantage of liana over tree seedlings. This suggests that liana regeneration is promoted in the liana-infested forest environment, either through higher seed availability or more suitable habitat for germination and seedling establishment. In contrast, tree seedling recruitment was lower than liana seedling recruitment in the liana-infested forest (Table 2). This may either be due to lower seed arrival rates, lower seed germination, or to early seedling mortality (i.e. occurring between germination and the census date). In liana-infested tree-fall gaps, Schnitzer & Carson (2010) showed a high seedling recruitment limitation for shade-tolerant tree species but not for pioneer species. We expect the same effect in the Nouragues liana-infested forest and predict that liana infestation should enhance the recruitment of pioneer tree species thus maintaining high

forest turnover (Schnitzer & Bongers 2002b). However, we were unable to assess this prediction quantitatively, because too few seedlings were identified to species in our dataset. We also found that total seedling mortality was higher in the liana-infested forest. Consistently, Norden et al. (2007) found lower seedling survival in sites with higher light availability and higher soil fertility, some conditions met in liana-infested forest as shown in our study. They interpreted this pattern as the consequence of a more intense competition in resource-rich environments. However, higher seedling mortality in the liana-infested forest could also result from the higher leaf litterfall because leaf litter cover seedling and hence lowers their emergence and increase their mortality (Guzman-Grajales & Walker 1991; Dalling & Hubbell 2002).

The liana-infested forest as an arrested stage of succession

A most remarkable feature at Nouragues is that the liana-infested forest appears to be an arrested stage of ecological succession. LiDAR surveys revealed that the liana-infested forest was spatially stable during a five-year interval, with no notable net gain or loss over the surrounding high-canopy forest. This result was extended by an analysis of long-term Landsat series, starting in 1988, and by previous observations by Sabatier & Prévost who mentioned the presence of a liana-infested forest with similar location in 1987 and suggested considering this formation as 'homeostatic' (Sabatier & Prévost 1990). The well-documented spatial stability of the liana-infested forest at Nouragues now provides solid evidence that such forest formations can persist for decades with no apparent evidence of transition towards a different structural state.

One possible explanation for the apparent stability of the liana-dominated forest could be the association of lianas with more fertile soils as found in Asian tropical forests (reviewed in (Schnitzer & Bongers 2002b)). We confirmed that soil in the liana-infested forest was more fertile with higher base saturation and phosphorus than the surrounding forest (Sollins 1998; Phillips et al. 2003; Tuomisto et al. 2003). Because the liana-infested forest has lower AGB, and therefore less nutrient quantities stored in live organs, the amount of nutrients available in the soil would be higher if the soil had the same characteristics. Higher base saturation of the soil in the liana-infested forest than in the high-canopy forest would then be due to differences in forest structure rather than differences in rock weathering.

To disentangle the relative role of rock substrate and above-ground versus below-

ground nutrient storage, we used geological tracers that are typical of substrate type but are not strongly affected by the biochemical cycling over ecological time scales. While there are differences in chemical element contents, tracer ratios, supposed to be more stable through pedogenesis, did not reveal striking differences in the lithology from which the soils derive through weathering (Fig. 3 & Appendix S2). The similar bedrock chemical composition within and without the liana-infested forest shown by tracer analyses suggest that geology is not a causal factor for liana dominance in the study zone.

Overall, our results support the hypothesis of a release of nutrients into the soil due to a past disturbance and maintained by the fast vegetation turnover of the liana-infested forest. Such disturbance may have been either natural (i.e., convectional storm) or human-mediated (i.e., human settlement). The size of the area, its location, and previous knowledge on human settlements in this area all suggest that a human cause is less likely. Surveys found no human artefacts (pottery or charcoal) in the liana-infested forest (B. Hérault, M. van der Bel, S. Barthe, unpublished results). A few years ago, a blow-down of a similar size caused by a micro-tornado was discovered a few km north of the study area (C. Bienaimé, P. Gaucher, pers. comm.). A similar event may have also triggered the establishment of our liana-infested forest. After the completion of this manuscript it has come to our attention that a study conducted in the Imataca Forest Reserve in Eastern Venezuela has proposed the same hypothesis for the origin of a local liana-infested forest (Lozada et al. 2015).

Our analysis focuses on a single patch of liana forest, and therefore lacks replication. It would be useful to compare the dynamics of the liana-infested forest as reported in this study with that of other liana-dominated formations of similar sizes in other parts of the Amazon. However we suspect that many of our findings are likely to extend beyond our study site. In particular, as discussed above, we suspect that the ability of lianas to significantly slow down ecological succession will hold at other sites. Alternative pathways of treefall gap regeneration caused by liana infestation have already been detected at Barro Colorado Island in Panama. Schnitzer et al. (2000) and Schnitzer & Carson (2010) have shown that liana density was positively correlated with pioneer tree density and that canopy height remained low for over 13 years in those gaps. Foster et al. (2008) also showed that liana-infested forests demonstrated that liana-infested patches did not recover even after 14 years, and may therefore be considered as an arrested succession in the Noel Kempff Mercado National Park in eastern Bolivia. Also, it is likely that nutrient-rich soils in liana formations generally are a consequence of pre-liana disturbance rather than be associated to

geomorphology. Finally, we believe the disturbance event that resulted in lianas overtaking this area was not directly related to human occupation. It seems that other liana-dominated forests are of non-anthropogenic origin in the Amazon, but human-induced disturbances are expected to favour lianas infestation (Schnitzer & Bongers 2011). It would be important to better document the extent and origins of liana-infested forests at a regional scale. We conclude by discussing the possible implications of liana dominance at regional scale.

Regional-scale implications of liana dominance

Our results confirm that liana infestation limits the net carbon sequestration capacity of tropical forests (Phillips et al. 2002; van der Heijden et al. 2013; Schnitzer et al. 2014). Lianas have already been found to have increased over recent decades in dominance even in undisturbed Neotropical forests, possibly due to climate or atmospheric changes (Phillips et al. 2002; Laurance et al. 2014). Lianas may also be expected to benefit in coming decades, if tree mortality rates continue to rise (Brienen et al. 2015), and/or if disturbances at regional scale become more frequent because of warming, leading potentially to more frequent extreme events (Davidson et al. 2012). These phenomena could favour the emergence of larger areas of liana-infested forest. Importantly, the transition rate from high-canopy to liana-dominated forests has been understudied, since it is difficult to monitor vast expanses of tropical forest at the appropriate spatial resolution (only one study from Foster et al. 2008). Larger-scale airborne LiDAR surveys combined with the development of new satellite Earth observation technologies may radically transform our vision for this problem. We would be able to provide a much finer-grained detail of the canopy structure and dynamics and potentially directly detect the influence of liana infestation.

Currently, evidence for forest regeneration following deforestation suggests that tropical forests rapidly accumulate carbon during the early stages of regeneration (Brown & Lugo 1990). Typically, for forests growing in the conditions met in our study site, a recovery of 85% of the carbon stock contained in the initial old-growth forest is expected in about 80 year thanks to a carbon accumulation rate close to 5 Mg.ha⁻¹.year⁻¹ (Bonner et al. 2013). By contrast, in the liana-infested forest we studied, carbon stock remained stable at c.a. 40% of the high-canopy forest carbon stock over the past 20 years (Fig.S7). The finding that tropical forests may turn into low-AGB forests for decades is a cautionary tale for carbon cycle modellers because it could have a dramatic impact on the carbon storage ability of

these forests in the future as it was already pointed out by van der Heijden (2013).

Acknowledgments

We thank V. Alt, C. Baghooa, C. Baldeck, C. Baraloto, W. Bétian, V. Bézard, L. Blanc, V. Chama Moscoso, P. Châtelet, M. Delaval, J. Engel, P. Gaucher, T. Gaui, S. Icho, G. Lopez-Gonzalez, A. Monteagudo, P. Pétronelli, G. Pickavance, and J. Ricardo for field data collection and curation. We gratefully acknowledge financial support from CNES (postdoctoral grant to MRM, and TOSCA programme), and from «Investissement d’Avenir» grants managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-25-01; TULIP: ANR-10-LABX-0041; ANAEE-France: ANR-11-INBS-0001) and the Gordon and Betty Moore Foundation and NERC Consortium Grants ‘AMAZONICA’ (NE/F005806/1) who supported the RAINFOR project. O.L.P. is supported by an ERC Advanced Grant and a Royal Society Wolfson Research Merit Award. Finally, we thank the US Geological Survey for providing access to the Landsat data. **Contributions:** BT, MRM and JC designed the study and wrote the paper. BT, MRM, JV and JC analyzed the data. All authors contributed to acquiring the field data and provided input on draft manuscripts. The authors declare no conflict of interest.

3.

EVALUATION DAU AU MICRO-
ENVIRONNEMENT DE SOUS-BOIS
D'UNE FORÊT TROPICALE

Présentation de l'étude

Contexte

La disponibilité en lumière en forêt tropicale est très hétérogène. La canopée reçoit d'intenses radiations solaires mais reflète ou absorbe la majorité de la lumière directe. Au niveau du sol, l'intensité lumineuse représente souvent moins de 1% de celle au dessus de la canopée (Chazdon and Pearcy 1991; Clark et al. 2008).

La lumière est le facteur le plus important limitant la photosynthèse en sous bois. Son intensité et sa composition spectrale sont de toute première importance dans la croissance de la végétation et la germination des graines (Nicotra, Chazdon, and Iriarte 1999). De même, la germination et la croissance des plantules et des jeunes arbres est limitée principalement par la disponibilité en lumière (Garwood 1983; Vazquez-Yanes and Orozco-Segovia 1993). Le signalement par la couleur des fleurs et des fruits est importante pour les oiseaux ou insectes pollinisateurs et pour les animaux disperseurs de graines ; les interactions entre animaux passent aussi par les signaux visuels qui dépendent directement de l'environnement lumineux (Endler 1993; Endler and Thery 1996; Cuthill et al. 2000).

Par ailleurs, une intensité lumineuse plus grande cause une augmentation de la température lors de son absorption par le sol et la végétation. La variabilité de l'intensité lumineuse reçue se reflète donc dans une variabilité de la température en sous-bois en journée. Ces variations de température affectent la cinétique des processus biogéochimiques en sous bois selon la loi d'Arrhenius. Une de ces réactions importante est la respiration du sol par laquelle les organismes qui y vivent oxydent le carbone organique en CO₂ qui repart dans l'atmosphère. Une partie de cette respiration est appelée respiration hétérotrophe, elle concerne les organismes ayant comme source d'énergie le carbone fixé précédemment par les plantes. Avec l'augmentation de température, on s'attend à une accélération de la respiration hétérotrophe et donc de la dégradation de la litière (Reichstein et al. 2003; Atkin et al. 2005; Davidson and Janssens 2006). La pression de vapeur saturante de l'eau qui est

la pression à laquelle l'eau liquide et l'eau gazeuse sont en équilibre augmente exponentiellement avec la température. Cela signifie qu'une augmentation de la température provoque, à pression atmosphérique constante et si l'eau est en excès, une élévation de la pression partielle en eau. Si l'eau est en quantité limitante par contre, l'augmentation de température de l'air réduit la saturation en eau de l'air (équivalent de l'humidité relative). Cela induit un flux d'eau du sol vers l'atmosphère. Si ce phénomène ne compense pas complètement l'augmentation de pression de vapeur saturante on peut s'attendre à des changements d'humidité relative dans l'air. Ces facteurs n'affectent pas seulement les processus biogéochimiques mais créent aussi une diversité de micro-habitats dans lesquels vont pouvoir se développer différents organismes. C'est particulièrement vrai pour les petits organismes inféodés aux milieux humides comme les amphibiens, les insectes, ou les bactéries.

La quantification de la lumière dans les sous bois tropicaux est une tâche délicate. Le soleil se déplace durant la journée et les rayons de lumière interceptent des canopées tropicales à la géométrie complexe (Montgomery and Chazdon 2001; Capers and Chazdon 2004). Les trouées dans la canopée affectent grandement l'intensité et le spectre de la lumière disponible (Endler 1993). Les petites trouées liées à des chutes de branches ou de petits arbres fournissent des flux éphémères mais intenses de lumière appelées « sunfleck » ayant un rôle déterminant dans la physiologie des plantes de sous-bois (Chazdon and Pearcy 1991). Les plus grandes trouées liées à des chutes de gros arbres créent des chablis dans lesquels le spectre lumineux est plus proche de celui du dessus de la canopée (Endler 1993).

Deux avancées majeures ont été faites dans les dernières années. D'une part, des capteurs environnementaux relativement peu onéreux ont été développés. Ils permettent de mesurer la disponibilité en lumière ainsi que d'autres paramètres (température, humidité relative) dans des environnements difficiles tels que les forêts tropicales. Leurs grandes capacités de stockage de données permettent d'effectuer des mesures sur le long terme avec une fréquence très élevée. D'autre part, le développement de LiDAR aéroporté permet de connaître avec précision la structure tridimensionnelle de la canopée et jusqu'à un certain point du sous bois sur de grandes surfaces de forêt tropicale (Lefsky et al. 2002).

L'idée a donc émergé de décrire l'environnement lumineux sur de grandes surfaces de sous bois à partir de données LiDAR. Cependant, les études qui ont été effectuées jusqu'à présent sont fondées sur du LiDAR à large empreinte (Tang et al. 2012) ou concernent les forêts tempérées (Parker, Lefsky, and Harding 2001; Lee et al. 2009; Mücke et al. 2011;

Bode et al. 2014; Peng, Zhao, and Xu 2014). Dans une étude précédente importante pour ce chapitre, Stark et al. (2012; 2015) ont utilisé le LiDAR à petite empreinte pour prédire les profils d'intensité lumineuse en fonction de la hauteur dans deux forêts brésiliennes. Leur estimation de la disponibilité en lumière dérive d'une estimation de l'indice de surface foliaire (Leaf Area Index : LAI) et de mesure de calibration au sol. Ils ne se sont cependant pas intéressés aux variations au sein de chaque forêt ni aux variations temporelles de la lumière. Dans cette étude nous commençons par rendre compte de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la disponibilité en lumière, de la température et de l'humidité relative à partir de données récoltées pendant plus d'un an toutes les 15 minutes sur 47 sites dans un kilomètre carré. Nous proposons ensuite deux méthodes d'estimation de ces variables à partir de données LiDAR aéroportées à petite empreinte et de données météorologiques.

Matériel et méthodes

Quarante sept capteurs de luminosité de type HOBO, mesurant la température, l'humidité relative et la lumière ont été installés dans le sous bois de la Réserve des Nouragues et relevés tous les trois mois. Ils fournissent des mesures toutes les 15 minutes. Les données de luminosité en lux ont été converties en intensité lumineuse ($W.m^{-2}$) grâce à des données récoltées sur place.

Les relevés LiDAR ont permis d'estimer la quantité de lumière que laisse passer la canopée (transmittance) par deux méthodes. Dans les deux méthodes, nous avons supposé qu'à chaque retour LiDAR correspond un objet qui arrête la lumière visible. Chaque rayon peut être arrêté partiellement et donner lieu à plusieurs retours. Nous avons supposé que l'intensité associée à chaque retour est liée à la fraction du faisceau de départ renvoyée. Nous avons ainsi pondéré les retours par leur intensité moyenne. Nous avons aussi supposé que les transferts de la lumière directe et de la lumière diffuse suivaient les mêmes règles.

La première méthode consiste en une simple quantification de la transmittance des rayons laser lors du relevé LiDAR. La quantification de la proportion des retours qui atteignent le sol permet d'estimer la probabilité d'atteindre le sol pour un rayon solaire suivant la même direction. Le nombre de retours est pondéré par la fraction du rayon émis par le laser du LiDAR qu'ils représentent. On note cette mesure le sLPI (simple Light Penetration Index). En supposant que cette probabilité est la même dans toutes les

directions, nous avons relié cette mesure de probabilité pour la lumière d'arriver au sol avec les mesures d'intensité lumineuse par les capteurs environnementaux.

La seconde méthode repose sur les mêmes hypothèses mais est plus complexe. Elle est fondée sur des tracés de rayons dans un espace divisé en cubes de 1m^3 . Dans chacun de ces cubes nous quantifions la transmittance aux rayons laser émis par le LiDAR, définie comme la moyenne de la distance parcourue par les fractions de rayons entrés dans ces cubes divisée par la moyenne de la distance parcourue par les rayons ayant complètement traversé le cube. Pour chaque rayon, la pondération de la distance parcourue par la fraction de faisceaux qu'il représente donne une approximation de la proportion de volume échantillonné sans interception. C'est cette valeur que nous avons définie comme étant la transmittance.

La transmittance sur la journée en chaque point a été calculée en intégrant celle de tous les cubes traversés par les rayons solaires au cours d'une journée. Depuis le point où l'on veut calculer la transmittance, le ciel est un hémisphère. Cet hémisphère a été divisé en 406 secteurs angulaires (secteurs de $2\pi/406=0.015$ sr). Pour chaque secteur angulaire, la transmittance des cubes qu'il contient a été sommée. La transmittance globale en un point a été calculée comme la moyenne pondérée des transmittances par secteur angulaire. La pondération de chaque secteur est la proportion de lumière émise depuis ce secteur au cours d'une journée en fonction de la course solaire et de la proportion de lumière diffuse dans l'atmosphère. Cette mesure est notée vLPI (volumetric Light Penetration Index)

Les deux estimations de transmittance de la canopée ont été ensuite comparées aux mesures sur le terrain divisées par l'irradiation solaire simulées dans le logiciel GRASS en fonction de la course du soleil et des données d'opacité de l'atmosphère. Les indices de pénétration de la lumière ont aussi été comparés aux mesures de température et d'humidité relative. Nous avons aussi exploré l'influence de la hauteur de canopée et de la topographie sur le microclimat

Résultats principaux

Hétérogénéité spatio-temporelle des microclimats mesurés

Sur la période d'étude, l'énergie lumineuse reçue par jour à découvert était en moyenne de 4623 Wh m^{-2} durant la saison sèche et de 3755 Wh m^{-2} durant la saison des pluies (Tableau 1). La durée des jours est environ constant au cours de l'année et les flux les plus importants étaient d'environ 1100 W m^{-2} les jours les plus clairs mais n'étant en moyenne que de 578 W m^{-2}

pendant la saison sèche et 503 W m^{-2} durant la saison des pluies (Tableau 2- p134).

Le LPI estimé à partir des mesures de lumières ($\text{LPI}_{\text{field}}$) était entre 2.9% dans la forêt infestée de lianes et 4.7% dans la forêt basse.

Le meilleur descripteur de la transmittance de la canopée était LPI_v (R^2 ajusté = 0.51 pour LPI_v contre 0.47 for LPI_s ; $p < 0.001$ —Table 1). La température maximal ainsi que l'humidité relative moyenne et minimales étaient aussi significativement corrélées avec les valeurs de transmittance modélisées. Des cartes prédictives des ces variables ont donc put être construite sur toute la zone d'étude (5.4 km^2 - Fig. 3). Elle rendent compte de l'hétérogénéité des conditions micro-environnementales. Les différence entre types forestiers sont importantes , la transmittance de la canopée des forêts basses est deux fois plus importante que celle des forêts hautes ($11.8 \pm 7.6\%$ contre $5.7 \pm 1.1\%$). En conséquence, la température maximal moyenne est plus élevée et l'humidité minimal moyenne plus basse.

Enfin, dans les zones de chablis, la transmittance est en moyenne 4.3 fois plus élevée que dans la forêt environnante sans tenir compte de leur surface. De plus le LPI est positivement corrélé avec la surface des trouées. Cette plus forte transmittance est à l'origine d'une température maximale plus élevée et d'un humidité relative plus faible. Les effets des trouées se font ressentir dans la forêt haute jusqu'à environ 20m de distance de la bordure des trouées.

Par la même méthode, il est aussi possible de déterminer la disponibilité en lumière à différentes hauteurs de la canopée. Cependant, pour avoir des estimations plus justes que les actuelles il faudrait calibrer les modèles avec des capteurs situées à différentes hauteur dans la canopée. C'est un travail que nous envisageons de poursuivre à l'avenir.

Perspectives

Les estimations de lumière telle que nous les proposons peuvent servir à estimer la probabilité de présence de certaines espèces ou étudier leur utilisation de l'habitat (article d'Audrey Garnier, en préparation, à partir de son mémoire de Master 2). On peut aussi relier la disponibilité en lumière, la température et l'humidité relative au peuplement en micro-organismes du sol (travaux de Lucie Zinger et Guilhem Sommeria-Klein en cours).

L'estimation de la quantité de lumière disponible pour la végétation est aussi un élément très important des modèles dynamiques de végétation (travaux d'Isabelle Maréchaux). Les

observations de la structure fine de la canopée et les estimations de la diffusion de la lumière à travers le couvert forestier, de plus en plus mises à disposition des modélisateurs, constituent une source de données précieuse pour la calibration, la validation, et le développement de modèles de dynamiques de végétation de nouvelles générations.

L'hétérogénéité de la lumière au sol est un paramètre important pour la régénération de la forêt. Son abondance dans les trouées et chablis les désigne comme étant le lieu de cette régénération pour beaucoup d'arbres (ref). Cependant, la définition des chablis et trouées ne prend pas forcément en compte cette disponibilité en lumière (Brokaw 1982 mais voir van der Meer 1992). La définition des trouées à partir de données de télédétection n'est pas aisée alors que cette technique permet paradoxalement de repérer ces événements rares grâce à l'échantillonnage de grandes surfaces. Récemment Hunter et al. (2015) ont proposé une définition des trouées à partir de la dynamique, on pourrait en proposer une basée sur l'abondance de lumière.

D'autre part, du fait de réponses variées et non-linéaire de la croissance des plantules à la disponibilité en lumière, la distinction entre trouées et sous-bois pourrait être une sur-simplification (Scanga 2014). Notre méthode permet une estimation plus fine de la quantité de lumière et bénéficierait aux études sur la régénération des forêts tropicales.

Quantifying micro-environmental variation in tropical rainforest understory at landscape scale using high-resolution airborne LiDAR and a distributed sensor network

Authors: Blaise Tymen^a, Elodie Courtois^{c,d}, Grégoire Vincent^b, Julien Heurtebize^b, Jean Dauzat^b, Maxime Réjou-Méchain^{b,e}, Isabelle Maréchaux^a, Jérôme Chave^a

Abstract

Light conditions are highly variable in tropical forest understory. Light quantity and quality are of utmost importance for all biological processes linked with forest regeneration (seed germination, seedling and sapling growth).

Temperature and relative humidity are linked to light flux and are also expected to vary. Their variations can also affect germination and growth of understory plants. They also play a role in mitigating biochemical reactions such as litter degradation.

Light resources and micro-climatic conditions are shaping different habitats for tropical understory organisms.

The well known variations in light availability notably linked with canopy heterogeneity make s micro-environment assessment hard to perform at a large spatial scale. In this study we combine data of nearly 50 environmental sensors set on the forest understory of the Nouragues Ecological station for an entire year and airborne LiDAR data to link canopy structure to understory micro-environment.

Field sensors indicated that daily light flux in the forest understory was between 2.9% and 4.7% of full sunlight. Seasonal variations in mean daily light flux, temperature and relative humidity were equivalent or higher in the high

canopy forest than in the clearing showing no buffer effect on the climate from the forest cover.

Two models of light interaction with canopy were considered and light fluxes assessed were tested against measurement. A volume based model performed better in predicting light interception by canopy than a simpler model easier to apply over wide areas (adjusted $R^2=0.51$ versus 0.47).

Volume based model allowed us to approximate vegetation profile based on LiDAR beam interception in different forest types. And it had the potential to predict maximal temperature and minimal relative humidity. It revealed that the different forest types exhibit consistent differences in average light availability, maximal temperature, and minimal relative humidity.

Finally canopy gaps were shown to receive on average 4.3 times more light than the understory. Maximal temperature was also 15% higher and a minimal relative humidity 25% lower in these areas than in the understory.

Our study demonstrates the ability for ecologists to use aerial LiDAR data to predict key micro-environmental conditions. These spatially explicit predictions open-up opportunities to understand better niche partitioning, habitat use and spatial variations in ecosystem functioning.

^a Laboratoire Evolution et Diversité Biologique UMR 5174, CNRS, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France.

^b IRD, UMR AMAP, TA A-51/PS1, Bd de la Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France

^c Laboratoire Ecologie, évolution, interactions des systèmes amazoniens (LEEISA), Université de Guyane, CNRS, IFREMER, 97300 Cayenne, France

^d Department of Biology, PLECO, University of Antwerp, Universiteitsplein 1, B-2610 Wilrijk, Belgium

^e French Institute of Pondicherry, UMIFRE 21/USR 3330 CNRS-MAEE, Pondicherry, India

Introduction

Canopies absorb or reflect most of the direct light, and on average, ground-level light typically represents 1 to 3% of the above-canopy intensity (Chazdon & Fetcher 1984; Montgomery & Chazdon 2001). Canopy gaps caused by branchfalls or tree death provide an ephemeral and localized, but intense, light source in the understory, controlled by the complex geometry of the canopy (Capers & Chazdon 2004; Chazdon & Pearcy 1991; Smith, Hogan & Idol 1992; Engelbrecht & Herz 2001). As a result light availability at ground level is heterogeneous in both time and space in tropical forests (Canham et al. 1994; Nicotra, Chazdon & Iriarte 1999; Montgomery & Chazdon 2001). It is correlated with forest structure and canopy density, e.g. stem density is a weak predictor of light availability (Montgomery & Chazdon 2001).

Solar irradiance and spectral composition of understory light are both critical for a range of biological processes, from forest regeneration (Ackerly & Bazzaz 1995; Montgomery & Chazdon 2002; Valladares 2003), to the signalling of animals, such as displaying birds or foraging insects (Endler 1993; Endler & Thery 1996; Cuthill et al. 2000). Light quantity and quality is critical to seed germination (Baskin & Baskin 2001; Willis et al. 2014) and is of utmost importance for the growth of young seedlings and saplings within tropical forests (Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1995; Baraloto & Goldberg 2004; Palomaki et al. 2006).

Greater light irradiance also implies increased ground-level air temperature, as predicted by energy balance models (Monteith & Unsworth 2013) and this variability in air temperature is expected to bear on heterotrophic respiration processes in the rainforest soil (Reichstein et al. 2003). Higher rates of litter decomposition and a faster proliferation of micro-organisms are expected as temperature increases. Higher ground temperature also leads to an increased water evaporation and thus affects both soil and air moisture (Marthews et al. 2008). Therefore, the microclimatic variability in forest understory is essential to explain the short-scale fluctuations of biogeochemical cycles.

Recent advances in Earth remote sensing open-up new opportunities for the landscape-scale assessment of forest structure. Airborne LiDAR scanning (ALS) provides fine-grained (i.e. 1-m²) information on the structure and heterogeneity of forest canopies (Lefsky et al. 2002). Also, environmental sensor networks can be deployed to measure environmental variables at many points in space and during long periods of time. Here we seek to infer the fine-grained variability in understory light intensity combining small-footprint ALS and an environmental sensor network in a natural mixed species lowland Neotropical forest.

Previous studies have sought to quantify leaf area index (LAI) using large-footprint ALS (Tang et al. 2012) or in temperate forests (Parker, Lefsky & Harding 2001; Lee et al. 2009; Mücke, Hollaus & others 2011; Bode et al. 2014; Peng, Zhao & Xu 2014). Recently, Stark et al. (2012, 2015) used small-footprint ALS to assess light availability in two tropical forests in Brazil. However, they did not ground-truth the results with field measurements.

Here we quantify the spatial and temporal variation in key forest understory environmental variables. Specifically, we aim to answer the following three questions. (1) How do ALS-based metrics perform in the prediction of ground-level temperature, relative humidity and light availability? (2) What are the variations of micro-environment between different forest types and how do they vary in and around canopy gaps? (3) What are the differences in light availability, temperature and relative humidity between dry and wet season? Do canopy characteristics impact on these differences?

Material and methods

Study site

We selected a study zone of 5.4 km² within the old-growth tropical moist forest centred around one of the Inselberg sites of the Nouragues Ecological Research Station, in central French Guiana (Latitude: 4° 04' 27.986» N, Longitude: 52° 40' 45.107» W). Hills and plateaus reaching 100 to 250 m asl alternate with 60-100 m elevation valleys, with a 450m asl granitic outcrop (inselberg) in the surroundings. Annual rainfall is typical of moist tropical forests with 2861mm year⁻¹ (1992-2012 average) with a two-month dry season (precipitation below 100 mm month⁻¹) in September and October and a shorter dry season in February or March (Fig. S1). Five types of vegetation can be distinguished: high forest, low forest at the margin of the inselberg, low and sparse vegetation on the inselberg, liana forest, and periodically flooded forest (Fig.1). The flora is diverse in the area, with over 1700 angiosperm species recorded in the Natural Reserve (Sabatier & Prévost 1990; van der Meer & Bongers 1996). Nouragues forest is punctuated by canopy gaps caused by tree or branch fall. For this study, after removing the area containing the campsite and the Inselberg, gaps were defined following Brokaw's (1982) definition as area larger than 20m² with a canopy height lower than 2m. On the zone of interest, 81 gaps were detected overall in all forest types. Micro-environmental conditions in these gaps were compared to conditions in the understory.

ALS acquisition

One airborne LiDAR (light detection and ranging) acquisition was conducted in March 2012 by the private company ALTOA (<http://www.altoa.fr/>). A portable Riegl laser rangefinder (LMSQ 560, 200 kHz infra-red laser pulses at 1.5 μm) was flown on a Britten-Norman Islander (BN2) aircraft at ca. 400 m above the ground at about 45m.s⁻¹. The average laser pulse density was ca. 12 pulse m⁻² with a scanning angle of 45° and a beam divergence of 0.5 mrad leading to a footprint of 0.2m. Registration of multiple returns led to a mean density of 20pt m⁻² in the zone of interest with a mean spacing of 0.23m. Two dual-frequency GPS receivers coupled to an inertial navigation system allowed a sub-decimetre differential positioning.

Ground points were filtered with the ‘Ground’ routine of TerraScan (TerraSolid, Helsinki), average ground points density was 0.77m⁻² with 1.14 m spacing. The mean altitude of ground points was taken in 1m² cells using the lasgrid function of LAStools software (Insenburg 2014). This procedure provided a 1m resolution digital elevation model (DEM). Empty cells were filled by a mean value of neighbour cells weighted by the distance to the focal cell.

Light flux modelling

ALS scanning angles range between -23° and +23° from vertical. Solar incoming radiation angle will arise from the whole hemisphere albeit predominantly from above. In the following we consider lidar derived transmittance obtained from sub-vertical sapling to be representative of the canopy transmittance (per unit optical path length) in all directions hence considering that transmittance is isotropic. This is equivalent to considering that foliage elements are small, distributed randomly and with a spherical angle distribution. (Monteith & Unsworth 2013).

LiDAR beams at infrared wavelength (1550nm) penetrate better into the canopy than visible light. However the LiDAR sensor does not register beam fractions directly reflected after diffusion. A laser pulse that encounters multiple reflection surfaces as it travels toward the ground is split into as many returns as there are reflective surfaces. Post-processing of full-waveform LiDAR yields not only the location of the echoes but also the energy backscattered by each reflective surface (Wagner et al. 2006). Assuming the transmittance

of the canopy elements is similar across the forest and that the reflected energy does not depend on the laser incident angle (see Annex 2), backscattered energy should be proportional to the scattering cross-section of each surface. We weighted LiDAR returns based on their rank and the total number of returns in the beam they belong to. Weighting was based on the average relative energy associated to each return in the vegetation (Annex 3).

Volume-based penetration index

To approximate plant area density and light transmittance at different heights in the forest understory, we divided it into cubic cells (voxels). Transmittance of voxels was measured by estimating the difference between the inbound energy the outbound energy. Transmittance for each voxel j was thus calculated as:

$$Tr_{norm} = \frac{\sum_i^n \frac{BFOut_i}{BFEnt_i} * S_i * l_i * BFEnt_i}{\sum_i^n S_i * l_i * BFEnt_i}$$

N is the total number of LiDAR beam entering voxel j ; $BFEnt_i$ and $BFOut_i$ are respectively the inbound and outbound beam fraction for voxel j ; S_i is the beam cross section calculated knowing the distance from source and the beam divergence; l_i is the length of the optical path of the beam in voxel j . PAD was then calculated as :

$$PAD = \min \left(\frac{\log(T_j)}{-0.5}, PAD_{max} \right)$$

PAD_{max} being the maximal plausible value for PAD. PAD max was set to $1m^2/m^3$ but various values were tested.

In our dataset, upto 40% of canopy voxels were not sampled by Lidar due to penetration limitation and sampling irregularity . For unsampled voxels, an average of the PAD in a 3D Moore neighbourhood was assigned. The size of the neighbourhood was set as the smallest neighbourhood which contained at least one sampled voxel.

Based on the above canopy 3D model, we calculated the light transmitted by ray tracing in 406 directions corresponding to a split of the sky hemisphere following the Den Dulk's 'TURTLE' model (Dulk 1989; Dauzat & $E_n I_n = I_o \sum_{\theta}^{406} w_{\theta} \prod_i^{nvox} \exp(-0.5 \times PAD_i \times l_i)$) the forest canopy was calculated using the Beer-Lambert law:

with $I_o w_{\theta}$ the solar radiation in the direction θ considered for a given period.

Solar position and atmospheric conditions were used to weight the contribution of each direction to the global light budget. Transmittance along the pathway for each sampled direction was then multiplied by the top-of-canopy incident light, and this information was used to produce hourly, daily or monthly light budgets. Total radiation was integrated over the day using a linear interpolation among simulation points. LPIv were calculated at 1.5m above ground at a 2m horizontal resolution but in a 1m voxel grid.

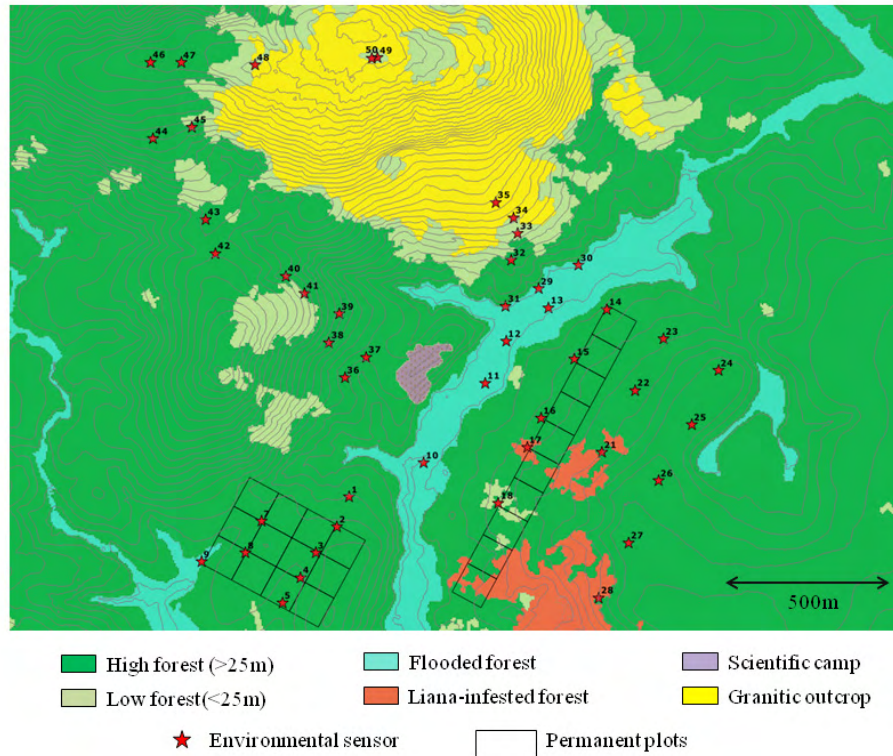


Figure 1: Position of light, temperature and relative humidity sensors. The zone of interest is situated in the north of the Nouragues ecological station.

Surface light penetration index

A simplified quantification of canopy transmittance called Surface light penetration index (sLPI) was derived from LiDAR data. It approximates the probability for a ray to reach the ground, and it was calculated as the number of ground LiDAR echoes divided by the total number of LiDAR echoes per in 5x5m² cells (Bode et al. 2014). Point counts were performed with the LASgrid tool of LAStools (Insenburg 2014). To compensate for the effect of lateral shading and lack of ground points, data were smoothed in cells using a 2D Moore neighbourhood, the average values of the neighbourhood being assigned to the central cell. Thus, we have the following equation: $I_{g(\text{sun})} = I_{\text{top c}(\text{sun})} \times \text{LPI}$ with $I_{g(\text{sun})}$ and $I_{\text{top c}(\text{sun})}$ the direct solar radiation on the ground and atop the canopy, respectively.

If the LiDAR beam intensity dampens within the canopy following the Beer-Lambert law: $I_{n(\text{LiDAR})} = I_{0(\text{LiDAR})} \times \exp(-\tau)$ then, $\text{LPI} = \exp(-\tau)$, τ being the optical depth. Assuming a similar interception of LiDAR beam and solar radiation, $\tau = \text{PAI} \times k$, similarly to our estimate based on ground data.

Ground measurement of the micro-environment

Environmental sensors were established at fifty locations of the Nouragues Ecological Research Station. After removing abnormal measurements and defective sensors, data from 47 sensors were retained for the present study. We coupled two different sensors per site (for sensor location, see Fig. 1). The first sensor measured light and temperature (HOBO Pendant UA-002-64). It was mounted horizontally following the deployment specifications provided by the manufacturer, at the top of a 1-m pod, to avoid disturbance caused by understory animals, and to provide light level at a reference height above the ground vegetation. The second sensor measured temperature and relative air humidity (HOBO U23-001) and it was mounted immediately below the temperature/light sensor. The sensors were deployed in December 2013 and were operated continuously until June 2015. Data were logged at 15 min intervals, and were downloaded every three months and during this operation, each sensor was tested for possible failure.

Temperature measurements were obtained from both sensors and they are reported at a 0.5°C accuracy, according to manufacturer's specifications. To control these values, we compared the two recordings and found that the median percent difference was of 0.41% (95% confidence interval [0.05, 2.92]). This represents a mean difference of 0.08°C (95% confidence interval [0.01, 0.74]). Relative humidity was reported with a 2.5% absolute accuracy.

The most important measurement was that of solar radiation. The HOBO UA-002 light sensor is based on silicon photocells; the technology and the bandwidth of the HOBO UA-002 is similar to that of the LI-COR LI-200SA Pyranometer Sensor with a 150-1200 nm wavelength range. Ross & Sulev (2000) compared the LI-200SA data with the more accurate light irradiance measurements obtained by the LI-COR LI-190SA Quantum Sensor, an accurate silicon photodiode covered with a visible bandpass interference filter and a colored glass filter. They found that the LI-200SA was underestimating light irradiance by up to 20% in high-LAI forests (including reference data from a rainforest understory).

This is due to the narrower wavelength bandpass of the silicon photodiode. Thus, the HOBO sensors systematically underestimate light intensity at high-LAI condition. Yet, these sensors still provide useful information when it comes to measuring the long-term light variability at many points in a natural ecosystem. Long et al. (2012) compared the outputs of a HOBO UA-002 with a LI-193SA PAR radiation sensor in a light chamber experiment, and they showed that the LICOR-measured PAR value could be related to the output of the HOBO sensor. As expected, HOBO sensors are less precise than the LI-193SA (Long et al. 2012). However, Long et al.'s primary focus was to assess the light in underwater environments, so it is difficult to directly use their calibration for our purpose.

We thus performed an independent calibration of the HOBO UA-002 data. We established a HOBO UA-002 a few cm away from a Hukseflux SR11 pyranometer, both placed in full sunlight at the research station. The Hukseflux SR11, has a 285-3000 spectral range and logs the data in $W\ m^{-2}$. Both sensors were logged at 1-min temporal resolution. We found that the light intensity measured every minute from the HOBO UA-002 (in lux) could be related to the net solar radiation measured by the SR11 through a second-order polynomial regression. To reduce the discrepancy due to slight difference in the time of measurement, we applied an average smoothing in a 3 min moving window. We obtained the relation:

$$\text{Radiation}(W.m^{-2}) = 5.15.10^{-3} \times \text{HOBO} - 4.55.10^{-9} \times (\text{HOBO})^2$$
 ($p < 0.001$, RMSE: $33.2\ W/m^2$, df: 5790).

We used this conversion to report all HOBO solar radiation values in W/m^2 (see also Annex 1). We acknowledge that the above formula may be slightly different in forest understories, as explained above.

The *r.sun* function (Hofierka, Suri & others 2002) coded in GRASS 7.0 (GRASS Development Team 2012) was used to simulate the expected radiation on the ground in absence of trees. It takes into account the solar position, atmospheric parameters and a DEM complemented with values of slope and aspect at each position to compute the instantaneous incoming direct and diffuse radiation or time-integrated values. We ran this function every day in 2014 to calculate the average daily top-of-canopy solar radiation. For these calculations, atmospheric turbidity was assumed constant over each month and set according to Remund et al. (2003). The modelled radiation was compared to radiation measured by the meteorological station to correct for cloudiness. The ratio of understory measured radiation to the predicted top of canopy radiation (LPI_{field}) was computed daily.

Statistical analyses

Model validation was assessed by comparing modelled LPI and field data. Values of both modelled LPI values (LPIs and LPIv) were computed for the entire area of interest and extracted at the position of the sensors. Positional error of the sensors was assumed to be homogeneous and to follow a normal distribution centred on 0 and with a standard deviation that was independently assessed based on four positioning recordings for each sensor. Modelled LPI values were extracted for 1000 random choice of position in the distribution of coordinates around the mean position for each sensor and were used to compute the average modelled LPI and standard deviation due to positioning error.

Correlation between yearly average LPI_{field} and both average modelled LPI were tested through ordinary least square regression and through a method of parameters estimation which takes into account errors in measurement of both variables (Deming regression – Linnet 1993; Glaister 2001). We also tested the correlation between modelled LPI values and daily minimal relative humidity, average relative humidity and daily maximal temperature.

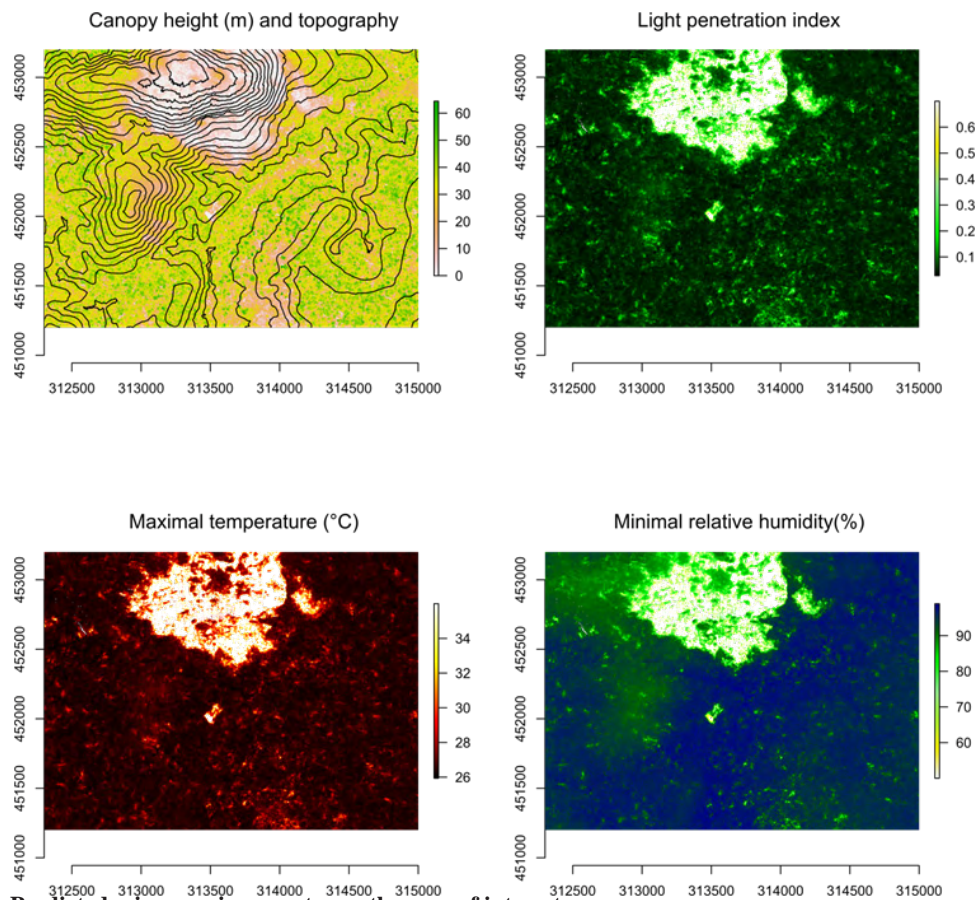


Figure 2: Predicted micro-environment over the area of interest.

Results

Modelling of micro-environmental conditions

LPI_v was a slightly better descriptor of LPI_{field} than LPI_s (adjusted R²= 0.51 for LPI_v versus 0.47 for LPI_s; p< 0.001–Table 1). The use of a method of parameters estimation which takes into account errors in measurement of both variables (Deming regression – Linnet 1993; Glaister 2001) provides estimations of an intercept no different from 0 and a slope no different from 1 for the relation between LPI_v and LPI_{field}. We then consider LPI_v as an estimator of LPI_{field}.

Mean temperature was not correlated with LPI values. In contrast, annual average of daily maximal temperature was positively related to LPI_v (R²=0.51, p<0.001 – Table 1). Daily average and minimal relative humidity were both negatively related to LPI (R²=0.15, p=0.005 & R²=0.25, p<0.001 – Table 1). Considering topography improved the prediction of mean relative humidity (R²=0.39, p<0.001) and minimal relative humidity (R²=0.52, p<0.001) but had no effect on the other predicted variables. Interaction effects between topography and LPI_v did not improve significantly the model.

Table 1: Linear relation between measured environmental variables and LPI_v computed using ordinary least square regression methods

	Intercept	Slope	RSE	adjusted R ²	LOO MSE
Measured variable					
LPI _{field}	0.039±0.006	0.843±0.122	0.02	0.51	0.00043
Mean relative humidity	99.6±0.41	-22.7±8.35	1.17	0.15	1.83
Minimal relative humidity	98.1±1.35	-97.4±27.3	3.82	0.25	19.7
Maximal Temperature	26.0±0.18	22.8±3.66	0.51	0.51	0.36

Spatial variability of the micro-environment

Maps of light availability, maximal temperature and minimal relative humidity were built based on the best models as described above (Fig 2). Micro-environmental conditions differed the most between high-canopy forest (mean LPI: 5.7±1.1%) and low-canopy forest (11.8 ± 7.6%; Table S3). Average daily maximal temperature varied from 26.5 ± 0.2 °C and 27.7 ± 1.5 °C and minimal relative humidity from 98.3 ± 1 % and 93 ± 6.7 % (Annex 4-Table S2).

Micro-environmental variation at ground-level was associated with difference in canopy structure. Notably the vertical profiles of plant area density were different between forest types (Fig.3).

Within forest type, micro-environmental conditions were heterogeneous notably because of canopy gaps. In canopy gaps, regardless of their size LPI was on average 4.3 times higher than in mature forests ($25.9 \pm 0.3\%$ versus $6.1 \pm 0.01\%$). Moreover LPI was positively related to gap area (slope: $0.2\% \cdot m^{-2}$, adjusted $R^2: 0.15, p < 0.001$). Average daily maximal temperature was also higher in canopy gaps ($30.5 \pm 0.07 \text{ } ^\circ\text{C}$ versus $26.6 \pm 0.002 \text{ } ^\circ\text{C}$) and minimal and mean relative humidity were both lower in canopy gaps ($73.1 \pm 0.4\%$ versus $97.2 \pm 0.01\%$ and $98.4 \pm 0.02\%$ versus 100%). These variations in micro-environmental condition were still noticeable within approximately 20m around the gaps (Fig. 4 & S7).

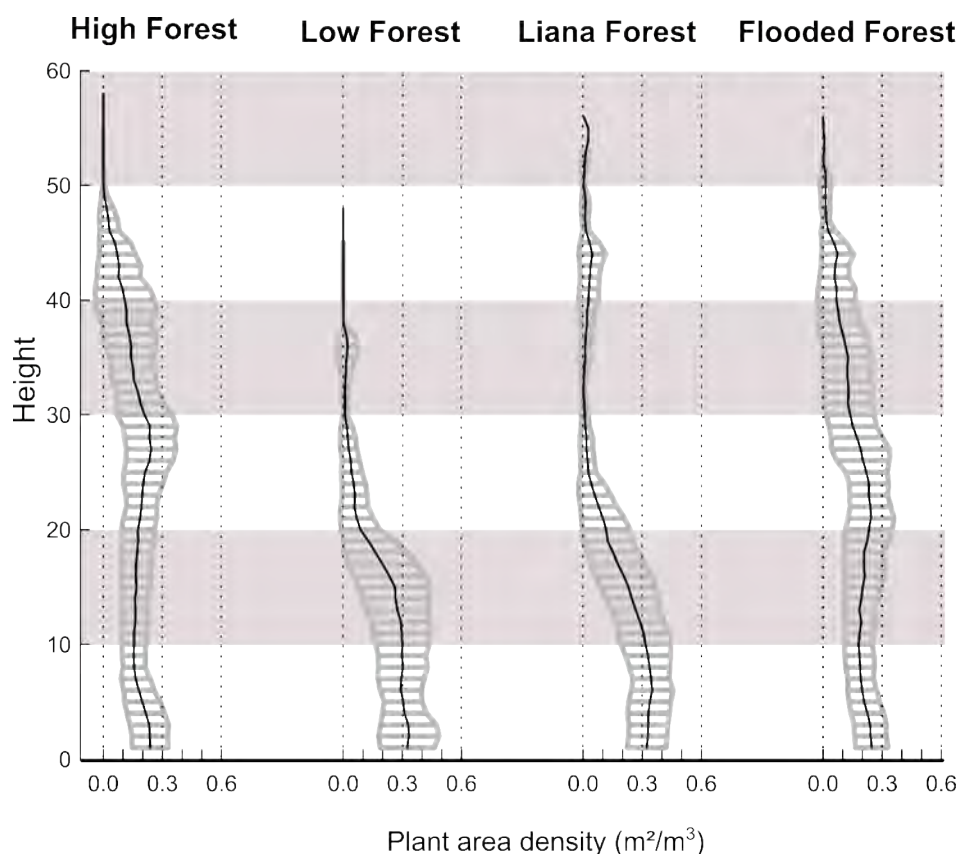


Figure 3: Plant area density profile along the height from the ground. Values of PAD at a resolution of 1m were averaged at every height in 225m^2 windows around 30 positions randomly selected in each forest type.

Variability of the micro-environment between dry and rainy season

Measured daily energy in the understory was 2-3.5.% of the above-canopy average in the wet and the dry seasons for the high forest, respectively. Light availability was on average about 18% higher during the dry season than during the wet season in the open area while it

was 32% higher in the high forest (Table2). Temperature was 1.88% higher in the clearing and 2.03 % higher in the high forest. Finally relative humidity was 2.7 % lower in the clearing and only 1.9% lower in the high canopy forest during the dry season (Table 2). See annex 6 for information on other forest types.

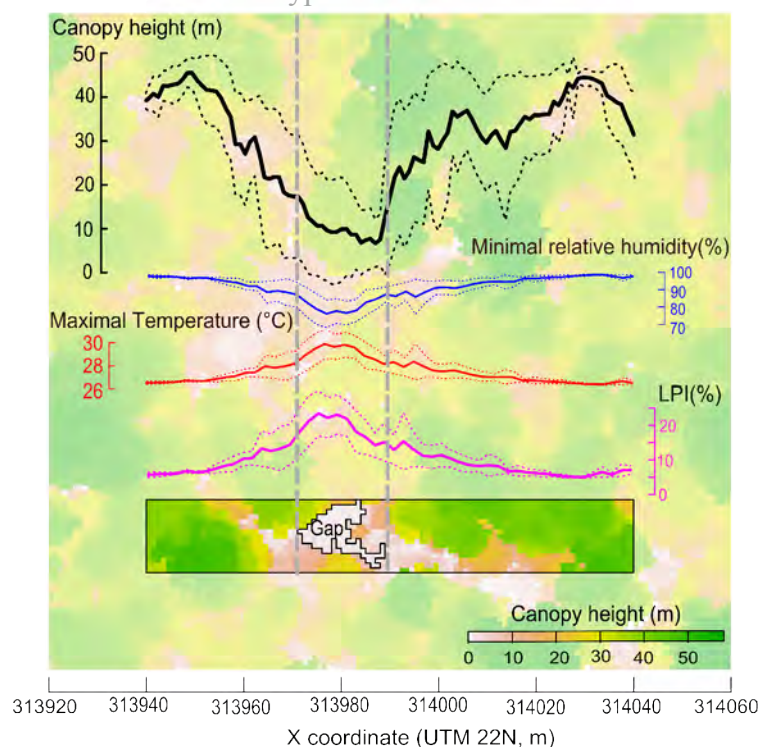


Figure 4: Example of a gap in the high canopy forest. Values of all parameters were averaged by meters on a 10m wide and 100m long transect.

Table 2: Variation of mean radiant energy, mean temperature and mean relative humidity between dry and rainy season. Differences are indicated as percentage of rainy season radiant energy. Comparisons were made per forest type between rainy season and dry season values were performed through a Wilcoxon test. Significance is indicated as follow: -no significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

	High-canopy forest	Clearing
Daily energy (Wh/m²)		
Dry season	151±14	4366±148
Rainy season	114±10	3711±71
Difference	32%	18%
Temperature (°C)		
Dry season	24.4±0.1	24.9
Rainy season	23.9±0.1	24.4
Difference	2.03%	1.88%
Relative humidity (%)		
Dry season	97.2	92.3
Rainy season	99.1	94.8
Difference	-1.9%	-2.7%
N	27	1

Discussion

Our measurements quantify micro-environmental heterogeneity in the forest understory and we show the possibility to model it over large area using aerial LiDAR data. Most previous studies were based on LAI and gap fraction estimation and have thus considered vertical light flux when modelling light environment in tropical forest understory (Stark et al. 2012, 2015; Heiskanen et al. 2015). Volume based method presented here (LPIv) allows overtaking this problem.

Capturing natural micro-environment heterogeneity through modelling

Our study confirms the existence of consistent micro-environmental differences in the understory following forest types. This suggests that definition of forest types is useful not only for forestry purposes but also because differences in micro-environmental conditions will potentially impact forest dynamic, ecosystem processes and composition in habitat.

Environmental conditions in canopy gaps and its immediate surroundings were also shown to be dramatically different from forest understory further away from gaps. In canopy gaps and around, temperature and light availability are higher which is supposed to favour germination and growth. Conversely, air relative humidity was lower in canopy gaps and around which can lower soil moisture and then seed survival and germination rates (Marthews et al. 2008).

In this study we focussed on ground level predictions but the volume based model allows to assess vegetation density and micro-environmental conditions in three dimensions in the canopy. Profiles of vegetation density can be easily converted in profiles of light abundance for instance.

Limitations and sources of error

On average, standard deviation of LPIfield through the year is 47% of its mean in our study while we assume a constant value. These variations were partly due to phenological variation of canopy such as leaf loss. Besides that, at least two sources of measurement errors responsible for variation through the year can be identified. First, sensor sensibility can vary as it was designed only for relative light measurement.

Secondly, local variations in atmospheric conditions were not corrected in our estimation of the top of canopy light if they were not detected at the meteorological station (small clouds for instance). Variations throughout the year justify our attempt to model light penetration through canopy averaged at a year scale instead of a day scale.

Another issue of our measurements is that sensors used in this study do not directly measure radiant energy and do not give information on the measured radiation spectrum. The transformation performed to provide values of radiant energy may not hold in the understory (as explained in the Methods section). The main issue is that the introduced bias is dependent on the light environment itself. Light spectrum is modified by canopy leaves when penetrating in the understory (Lee 1987; Endler 1993). The interaction with canopy changes the relation between light intensity and radiant energy (Long et al. 2012). On another hand, a significant portion of the light contributing to our measures may pass as sunflecks through small openings in the canopy (Bone, Lee & Norman 1985) and is not altered by canopy filtering. The radiations values found in the understory of less than 5% of full sunlight values, are commensurate to, albeit maybe slightly higher than previously published observations (Chazdon & Fetcher 1984; Bongers et al. 2001)

We estimated photosynthetically active radiation (PAR) using Lee's work (Annex 5). Maximal radiation for typical days are then between 0.65W/m^2 (0.7% of full sunlight PAR) in the liana-infested forest during the rainy season and 4.46W/m^2 in the low-canopy forest during the dry season (4.2% of full sunlight PAR). Heterogeneity is amplified when considering PAR radiation.

Linking measures to modelled values of LPI are subject to errors due to inaccurate sensor positioning by GPS. The potential error may vary between sensors, depending on local conditions (canopy density in particular). Considering the positioning error follows a normal distribution in Y and X coordinates, standard deviation of LPI is on average 24% of its mean value.

In our model, we neglect possible anisotropy of canopy transmittance. This is equivalent to assuming a spherical leaf distribution in the canopy (Monteith & Unsworth 2013) while neglecting the contribution of woody components to light interception. According to Heiskanen et al. (2015), the leaf angle distribution is likely to be planophile in tropical forests. Data from TLS collected in another forest site in French Guiana also suggest that transmittance is anisotropic (G. Vincent personal observation).

Hence the PAI profiles given here should be considered with caution. Their value

rests in that they provide a mean of comparing forest vegetation structure through normalised profiles. A true PAI should consider possible transmittance anisotropy during inversion. To obtain a LAI estimate would further require separating foliage from wood.

However, our study is a first step toward the description at landscape scale of micro-environmental variables necessary to understand better tropical forest functioning. We think it can be used advantageously in other places than the Nouragues station.

Implications for forest dynamics

In this study we measured and modelled ambient light and micro-climatic conditions in the understory of an old growth tropical forest. Ambient light and notably its diffuse component has been shown to impact directly plant demographic rates (Scanga 2014) but also plant germination (Baskin & Baskin 2001).

It is expected that light availability is of crucial importance for seedling and sapling growth, both in canopy gaps and in the understory (Nicotra et al. 1999; Dalling & Hubbell 2002; Montgomery & Chazdon 2002).

Canopy gap were shown to be zones of high forest regeneration with a high density of seedlings and saplings (Hubbell et al. 1999). However, air humidity is lower in forest gaps and soil moisture is also expected to be lower. Our modelling of environmental conditions shows that gaps edges are also warmer and receive more light than average understory. This could explain partly their important role in regeneration (Svenning et al. 2004).

Ground-level light availability maps derived from ALS could also provide better predictive underpinnings for the demographic studies of understory plants (Ackerly & Bazzaz 1995; Tinoco-Ojanguren & Percy 1995; Baraloto & Goldberg 2004).

Implications for ecosystem processes

Our measures of light flux give us estimations of the transmittance of the different forests canopies. These measures are related with the plant area index and the leaf area index. If we assume similar leaf area distribution and similar proportion in wood and leaves in the PAI, we assume a leaf surface per area lower in the low forest than in the liana infested forest and flooded forest. The high canopy forest being the place where leaf area would be bigger. Similar productivity has been measured between liana-infested and high canopy forests.

The lower leaf area indicates a faster leaf turnover rate. This is consistent with litter fall measurement realized at the Nouragues station (Tymen et al. 2016).

Temperature is directly linked with metabolic processes, such as heterotrophic soil respiration and it thus alters biogeochemical processes. We therefore predict that in areas of higher temperature we should observe higher decomposition rates and higher evapotranspiration. Locations where temperature and light are high but relative humidity stay high are expected to favour litter decomposition (Reichstein et al. 2003; Salinas et al. 2011).

The volume-based model also gives the opportunity to approximate micro-environmental variables anywhere in canopy. This might help predicting photosynthesis levels, gas fluxes and other physiological processes in tall structurally complex forests.

Implications for understory diversity

Light availability has been shown to be the main factor limiting productivity of the forest herbaceous layer in temperate European forests (Axmanová et al. 2012). The same can be expected in the tropics and for the understory layer. Productivity is expected to be higher in high light availability sites. This is visible in the vegetation density profile for the low and liana infested forest (Fig. 4). Species composition of the understory also varies with differences in micro-environmental conditions (see for instance Dirzo et al. 1992; Svenning 2001). Seedling are also more or less dependent on light availability and regeneration of certain species will be favoured or unfavoured according to that (e.g. Álvarez-Loayza et al. 2011 but see Hubbell et al. 1999).

Modelling light environment could also prove useful for animal studies. Light quantity and quality is an important aspect in the detection of visual signal displaying birds or foraging insects (Endler 1993; Endler & Thery 1996; Cuthill et al. 2000). For instance, at our study site a cock-of-the-rock (*Rupicola rupicola*) lek has been studied (Thery & Larpin 1993). It is situated at ground level but in the low forest, so that light incidence is high. Together with topographic information, our model of ambient light could allow to detect potential habitats for this or other species.

More generally, our fine-scale prediction of the microclimate could be of interest for niche modelling. For instance, micro-climatic conditions and especially fog occurrence and relative humidity have been shown to be of great importance in determining epiphytes

biomass and biodiversity in the Nouragues forest (Gehrig-Downie et al. 2011; Obregon et al. 2011).

Aknowledgment:

We thank Lætitia Proux, Guillaume Robert and Guilhem Sommeria-Klein for their help collecting data on the field. We gratefully acknowledge financial support from CNES (TOSCA programme), and from «Investissement d’Avenir» grants managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-25-01; TULIP: ANR-10-LABX-0041; ANAEE-France: ANR-11-INBS-0001). Contributions: BT, GV, EC and JC designed the study analyzed the data and wrote the paper. JH, JD and GV realized the informatics tool for LPI modelling. BT and EC contributed to acquiring the field data. All authors provided input on draft manuscripts. The authors declare no conflict of interest.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

« Toute la nature organique est une preuve ininterrompue de l'identité ou de l'indissolubilité de la forme et du contenu. Les phénomènes morphologiques et physiologiques, la forme et la fonction se conditionnent réciproquement. »

Friedrich Engels
Dialectique de la nature.

L'étude de la structure et de la dynamique fine de la forêt des Nouragues m'amène à discuter dans la suite des six thèmes principaux de cette étude, des résultats apportés et des perspectives qui leur sont associées. Je finirai par une ouverture un peu plus générale.

1. Mesures de la biomasse grâce au LiDAR aéroporté

Le premier chapitre de cette thèse montre à la fois le potentiel du LiDAR aéroporté (ALS) dans la cartographie de la biomasse aérienne (AGB) et ses limites. La différence entre les estimations au sol et par ALS est de 13.5% à 1ha. Dans les autres études qui existent, les variations sont environ similaires pour les études disposant de larges parcelles de terrain (Mascaro *et al.* 2011; Meyer *et al.* 2013) ou plus grandes dans le cas de parcelles de plus faibles surfaces (voir par exemple Hansen *et al.* 2015). Mauya *et al.* (2015) montrent, dans une étude portant sur la Tanzanie et une AGB moyenne de 321 Mg ha⁻¹, une diminution de moitié de la différence d'estimation de la biomasse entre terrain et ALS en passant de parcelles de calibration de 200 à 3000 m². Cela montre bien l'importance d'avoir de bonnes données sur le terrain dans des parcelles de grande taille permettant de limiter les effets de bords pour avoir de bonnes estimations de la biomasse (Zolkos, Goetz & Dubayah 2013; Rejou-Mechain *et al.* 2014).

Toutes les différences d'estimation ne sont cependant pas dues aux effets de bord et à l'échantillonnage biaisé. Sur le terrain, le diamètre est mesuré et la biomasse est estimée grâce à des relations allométriques liant le diamètre au volume global des arbres (Chave *et al.* 2005, 2014; Feldpausch *et al.* 2010). Au contraire l'ALS et les techniques de télédétections aériennes et satellitaires donnent une image de la canopée. La première technique permet de bien identifier le nombre d'arbres, et la contribution de leur tronc à l'AGB du peuplement.

Elle permet aussi de bien prendre en compte les variations dues aux différences de densité de bois spécifiques. Elle ne donne par contre pas accès à la structure des houppiers ce que permet dans une certaine mesure l'ALS grâce à la détection de petites trouées.

Une meilleure correspondance entre ces deux types de données peut passer par une meilleure identification des arbres individuels par ALS à travers des techniques de segmentation de couronnes (Popescu, Wynne & Nelson 2003). Ce sont des techniques en cours de développement dans les forêts tempérées (voir par exemple Leckie *et al.* 2003; Falkowski *et al.* 2006; Vega *et al.* 2014) mais qui restent rares pour les forêts tropicales denses (voir cependant Lee & Lucas 2007; Féret & Asner 2012). Cela pourrait donner des informations sur le nombre de tiges des peuplements forestiers (ou au moins le nombre de tiges contribuant à l'étage supérieur) ainsi que sur la taille des couronnes des arbres (Popescu *et al.* 2003). A partir de ces couronnes on peut calculer la biomasse (Popescu *et al.* 2003). La relation statistique existant entre diamètre du tronc et taille de la couronne (Feldpausch *et al.* 2010) pourrait être améliorée aussi par de telles approches (Broadbent *et al.* 2008).

Une meilleure connaissance de l'architecture des arbres pourrait aussi améliorer les allométries entre diamètre et volume des arbres et les rendre plus spécifiques aux conditions environnementales. Le LiDAR a déjà été utilisé pour mesurer la biomasse de pin à l'échelle individuelle (Popescu 2007). C'est plutôt le LiDAR terrestre qui semble le plus adapté à ces mesures cependant. Comme c'est une mesure non destructive et demandant moins d'effort que la coupe et la pesée des arbres, elle pourrait apporter une grande quantité de données permettant d'améliorer les allométries. Des modèles d'architecture des arbres sont aussi développés dans ce sens là.

L'utilisation de la simulation peut aussi aider à mieux interpréter les données de LiDAR et d'autres techniques de télédétection. Il est possible de modéliser des forêts de manière informatique puis de simuler le transfert radiatif en leur sein pour générer des données LiDAR (Kim *et al.* 2009; Yin *et al.* 2013; Gastellu-Etchegorry *et al.* 2015). Cette approche permet de relier des signaux reçus avec des paramètres forestiers maîtrisés et donc permettra de mieux détecter les signatures de ces paramètres forestiers dans les vrais relevés LiDAR.

2. Répartition hétérogène de la biomasse

Les chapitres 1 et 2 mettent en évidence des variations de stocks de biomasse entre différentes forêts. À l'heure actuelle, les forêts tropicales sont considérées comme relativement homogènes car les moyens ne sont pas vraiment disponibles pour détecter des hétérogénéités autres que relativement grossières.

La segmentation en types de forêts permettrait probablement une meilleure estimation de la biomasse si on connaît par ailleurs les caractéristiques propres de ces forêts (allométries spécifiques, densité en arbre, surface terrière). Durant cette thèse j'ai essayé, en collaboration avec Pol Kennel, de segmenter la forêt des Nouragues en fonction de la texture du modèle de canopée. Cette approche a été fructueuse dans l'étude de Kennel *et al.* (2013) mais sur notre site d'étude il s'est avéré que les différents indices de texture essayés (ondelettes, transformées de Fourier, indices d'Haralick, GLCM-gray level co-occurrence matrix) ne permettait pas une segmentation de la forêt plus pertinente que la hauteur de canopée. Récemment, Hansen *et al.* (2015) ont aussi essayé d'améliorer leur estimation de la biomasse à partir de la hauteur de canopée mesurée par LiDAR en intégrant des indices de texture. Ils n'ont pas non plus trouvé d'amélioration.

Les variables liées à la hauteur de canopée étaient celle prédisant le mieux la biomasse dans notre étude. Et aujourd'hui c'est elles qui sont largement utilisées. Néanmoins Palace *et al.* (2015) proposent à partir d'une étude mêlant simulation et observation sur le terrain d'utiliser des variables de répartition des points LiDAR dans le nuage de points (par exemple l'entropie de Shannon) pour accéder aux caractéristiques structurales de la forêt. En plus des textures de canopée nous avons aussi essayé d'exploiter la répartition des retours LiDAR dans le nuage de points en reliant le type de forêt au profil vertical de points. Là non plus les résultats n'étaient pas concluants mais nous n'avons pas testé les indices proposés par Palace *et al.* (2015). Le LiDAR aéroporté permet de distinguer des différences de structure fine comme nous l'avons montré dans le chapitre 1 mais sa combinaison avec d'autres sources de données de télédétection est encore plus prometteuse notamment pour la segmentation en types forestiers (voir Xu, Morgenroth & Manley 2015).

La compréhension des liens entre structure forestière et environnement permettront aussi de meilleures prédictions de la biomasse à grande échelle. La forêt des Nouragues est située dans une zone connaissant peu de perturbations par rapport au reste de l'Amazonie

(ter Steege *et al.* 2006). Cela pourrait expliquer les stocks de carbone importants qu'elle contient. Les variations à l'échelle du paysage constatées dans le chapitre 1 ne peuvent néanmoins pas être expliquées par ce gradient de perturbation à l'échelle du continent. Nous montrons dans la chapitre 1 le lien avec la topographie. Rejou-Mechain *et al.* (2014) conseillent de prendre en compte la topographie pour améliorer les prédictions de biomasse. D'autres facteurs environnementaux auto-corrélés tels que le type de forêt doivent probablement être aussi considérés lors des extrapolations (Nelson *et al.* 2008). Les contraintes climatiques causant des perturbations (par exemple le vent) pourraient expliquer les différences de statures entre forêts (Coomes *et al.* 2012).

La composition spécifique des forêts est aussi importante. La combinaison de plusieurs sources de données (optique multi spectrale, hyper spectrale, lidar multifréquences, radar interférométriques) peut potentiellement permettre de reconnaître les arbres au niveau du genre ou de la famille (Holmgren, Persson & Söderman 2008; Ghosh *et al.* 2014). Au-delà de l'avancée majeure que cela permettrait dans l'étude de la biodiversité et de sa répartition, cela permettrait aussi une meilleure caractérisation de la structure forestière. (Popescu *et al.* 2003; Féret & Asner 2013; Fricker *et al.* 2015).

3. Un stockage différent causé par un fonctionnement différent

Le chapitre 3 montre l'importance de la composition de la forêt et de son évolution. L'infestation par des lianes déplace l'équilibre vers un état où deux fois moins de carbone est stocké que dans la forêt haute. La stabilité n'est pas démontrée sur le long terme mais en tout cas elle est assez grande pour poser des problèmes quant au cycle du carbone. Le plus faible stockage est lié à une dynamique plus grande de cette forêt. Les espèces sont aussi probablement plutôt des espèces pionnières. La présence des lianes elles-mêmes qui ont une grande surface foliaire mais des parties boisées peu volumineuses et peu denses contribue à ce faible stock. L'existence des autres types de forêt (forêt basse de l'inselberg, cambrousse dominée par des bambous, pinotières) est aussi le reflet fonctionnements alternatifs à celui de la forêt haute de plateau car elles semblent présentes depuis longtemps sur le site (Poncy *et al.* 2001).

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer les variations de biomasse entre forêt.

Le sol semble jouer un rôle, les forêts sur sol riches en nutriments ayant une stature plus faible par exemple en Amazonie. Des contraintes biophysiques sont peut-être à l'origine de la limitation des stocks de biomasse. La conduction de la sève demande de plus en plus d'énergie au fur et à mesure que les arbres grandissent, du fait de la résistivité des conduits qui augmente légèrement avec la taille du réseaux (Savage *et al.* 2010) et surtout parce qu'il faut lutter contre la gravité. Cela pourrait être responsable de la limitation de la taille des arbres et d'une diminution de la productivité relative avec la taille des arbres (Ryan & Yoder 1997; Ryan *et al.* 2004). L'allocation d'une part croissante des ressources à la constitution de tissus de soutien peut aussi être évoquée pour expliquer la limitation de la taille des arbres. Les variations de hauteur et donc de stock de biomasse entre forêts tropicales peuvent en partie être expliquées par des compositions spécifiques différentes. Les différentes espèces ayant des limitations particulières en taille.

Une relation négative entre NPP et longévité (Stephenson *et al.* 2011) pourrait aussi expliquer que les forêts les plus productives (attendues sur sol plus riche) soient de plus petite stature. Le chapitre 3 de cette étude montre que la forêt de lianes a un stock d'AGB deux à trois fois plus faible que la forêt haute pour une productivité environ équivalente. Le sol semble aussi plus fertile dans cette zone mais c'est sans comparaison avec la fertilité des sols du piémont Andin. Dans la forêt de lianes, c'est la composition spécifique qui cause une plus faible accumulation de carbone. La présence des lianes empêche l'établissement d'une canopée haute. Cet effet des lianes sur la biomasse a été constaté en d'autres lieux (van der Heijden, Phillips & Schnitzer 2015).

4. La variation de biomasse est difficile à quantifier à partir du Lidar

Sur notre site d'étude où la forêt est mature et ne connaît pas de perturbations anthropiques la dynamique de la biomasse est difficile à détecter par télédétection (voir chapitre 1). La forêt est en équilibre ou proche de l'équilibre et les variations de biomasse liées aux trouées sont très localisées. A fine échelle (0.25ha) il est possible de les détecter mais à plus grande échelle on constate un équilibre entre croissance faible répartie largement et trouées provoquant de fortes pertes de biomasse ponctuelles. La première limitation à la quantification des variations de biomasse est bien sur la précision des mesures de stocks de biomasse. Cependant, d'autres pistes peuvent être explorées pour détecter les différences de productivité entre forêts qui peuvent déboucher sur des variations de stock de biomasse

différentes.

La quantification de la productivité doit passer par les mesures de flux écosystémiques car les autres types de mesure négligent forcément les flux de carbone vers le sol (racines et radicules) et ceux prélevés par les herbivores (Jansson *et al.* 2010). La combinaison avec les mesures de parcelle permanentes et de télédétection permettra certainement de trouver des bons descripteurs de la productivité. Aujourd'hui le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) et l'EVI (Enhanced Vegetation Index) sont par exemple utilisés assez largement dans le domaine de la télédétection optique par satellite. A plus fine échelle, le LiDAR aéroporté doit pouvoir fournir des mesures de la productivité. Notamment à travers une quantification du LAI (Leaf Area Index). L'approche que nous avons eu dans le chapitre 3a déjà été utilisée pour estimer le LAI dans de nombreuses forêts (Lefsky *et al.* 2002; Morsdorf *et al.* 2006; Tang *et al.* 2012; Detto *et al.* 2015; Heiskanen *et al.* 2015). Le lien avec la dynamique forestière peut apporter des réponses à la compréhension du fonctionnement forestier. En utilisant cette approche sur deux forêts brésiliennes, (Stark *et al.* 2012, 2015) ont par exemple montré que l'incrément de diamètre des arbres était lié à la structure de la canopée et notamment à son éclaircissement. Ils ne trouvaient cependant pas de lien avec le LAI qu'ils avaient estimé.

En fait il semble que l'on puisse détecter plutôt le PAI (Plant Area Index) car on ne distingue pas les branches des feuilles. La dynamique du PAI est aussi une piste intéressante. Elle permettrait de quantifier en partie la productivité si on arrive à la relier à la production de litière. De plus il serait intéressant d'étudier la phénologie des arbres tropicaux par ce biais. On s'attend à une dynamique saisonnière due principalement au changement de feuillage (même dans les forêts sempervirentes, il y a des variations de quantité de feuilles au cours de l'année). Une variation liée à la dynamique d'ouverture et de fermeture de la canopée est aussi à attendre (Uriarte *et al.* 2009; Coomes *et al.* 2012).

Pour la dynamique de la biomasse, la mesure du PAI dans un volume donné appelé PAD (plant area density) permettrait de mieux décrire la dynamique liée aux chutes de branches et d'arbres qui créent des ouvertures dans la canopée non détectables par l'étude des modèles de canopée.

D'autre part, on peut relier la disponibilité en lumière modélisée au chapitre 3 à la dynamique forestière. On s'attend à ce que les endroits où la disponibilité en lumière au sol est la plus faible soient des lieux de forte productivité. En effet, la lumière est, à ces endroits, plus complètement arrêtée par la végétation et on peut supposer que cela reflète une plus

grande absorption et une photosynthèse plus importante (Monsi & Saeki 2005).

Enfin le repérage d'espèce particulière peut nous aider à modéliser la productivité, si ces espèces sont connues par exemple pour leurs caractéristiques physiologiques. La combinaison de données LIDAR et de relevé hyperspectraux présente aussi des opportunités pour la mesure des concentrations chimiques dans les feuilles par télédétection. Les taux de chlorophylle et d'azotes qui sont déterminant pour les niveaux de photosynthèse pourraient notamment être mesurés (Nevalainen *et al.* 2014; Du *et al.* 2016). Ces mesures permettraient aussi de tester l'hypothèse d'allocation optimale des nutriments.

5. Hétérogénéité de la productivité et des temps de résidence du carbone

Le chapitre 3 montre un temps de résidence du carbone deux fois plus faible dans la forêt de lianes que dans la forêt haute. Les relevés LiDAR nous ont permis de mettre en évidence un fonctionnement de la canopée différent avec beaucoup plus de petites trouées qui s'étaient ouvertes entre 2007 et 2012 que dans la forêt haute adjacente. Cette dynamique de la canopée est liée à une plus grande mortalité des arbres en forêt de lianes. Le LiDAR est bien capable là de mettre en évidence des flux de carbone différents. L'étude menée montre aussi une plus grande abondance de litière, et des taux de germination plus faible. Ces mesures issues d'un travail de terrain important gagneraient à être détectées grâce au LiDAR.

Les autres types de forêt ont aussi probablement des temps de résidence du carbone spécifiques.

La MSTF (Metabolic Scaling Theory of Forests – West, Enquist & Brown 2009) prédit une productivité indépendante du stock de biomasse mais lié à la température (voir Coomes *et al.* 2012). L'écart entre les prédictions de cette théorie et les observations (Muller-Landau *et al.* 2006; Coomes, Lines & Allen 2011) montrent l'importance d'étudier les causes des variations de productivité. Une augmentation de la productivité avec la biomasse est attendue si la croissance des arbres maximise leur surface foliaire exposée et les flux de carbone (Hirose & Werger 1987; Hollinger 1989). Enfin une diminution peut être attendue du fait des contraintes biophysiques qui augmentent avec la taille des arbres : gravité dans le transport des fluides, résistivité du réseau (Ryan & Yoder 1997; Magnani, Grace & Borghetti 2002). L'étude de la productivité dans les différents types de forêt pourrait permettre de quantifier l'importance des ces différents phénomènes.

La quantification du turnover lié aux trouées gagnerait aussi probablement à être

posée dans des forêts spécifiques. Les approches liant la distribution en taille des trouées avec la dynamique de la forêt gagneraient aussi à être menées dans plusieurs types de forêt où la dynamique est connue pour être différente. C'est quelque chose qui a déjà été fait par (Kellner & Asner 2009; Kellner *et al.* 2011) qui montraient que la fréquence des trouées en fonction de leur tailles pouvait être modélisée suivant le même type de loi. Ils décrivaient assez classiquement ces distributions par des lois puissance dont les exposants variaient selon le type de forêt. A partir de ce genre d'étude on peut estimer les vitesses de turnover des différents types de forêt. Dans notre étude sur la forêt de lianes, la dynamique et le temps de résidence du carbone ont été inférés à partir des données de terrain. Cependant, nous avons des données de LiDAR précises sur cette forêt et il serait probablement possible de rapprocher la dynamique observée par ALS avec la production de litière d'une part et la dynamique démographique d'autre part. Il serait intéressant de comparer le turnover estimé à partir de la distribution des trouées avec celui que nous avons estimé à partir des données démographiques dans la forêt de lianes et avec ceux que l'on peut estimer dans les autres types de forêts.

Les trouées sont aussi des lieux de régénération et de croissance de la canopée. Hunter *et al.* (2015) ont proposé de la repérer comme cela grâce au LIDAR. Ils définissent les trouées comme étant des zones d'au moins 10m² où la végétation est inférieure à 10m et où la canopée a significativement plus grandi en quatre ans que la moyenne de la forêt. Cette approche pourrait être menée au Nouragues pour comparer les surfaces concernées par les trouées. Une définition complémentaire des trouées est liée à disponibilité en lumière. L'estimation de la disponibilité en lumière à partir des relevés ALS nous permet de définir des trouées à partir de ce paramètre. La correspondance entre ces deux méthodes de détection serait intéressante à étudier.

6. Variations des conditions microclimatiques entre types de forêt

L'approche de modélisation du microenvironnement climatique peut aussi donner des pistes dans les modèles de régénération forestière.

La lumière n'est pas forcément abondante uniquement dans les trouées détectables par l'étude du modèle de canopée. Il y a une certaine dé-corrélation intéressante entre humidité relative d'une part et température et disponibilité en lumière de l'autre. Cela permet d'imaginer des zones bien éclairées mais assez humides et donc permettant une

photosynthèse importante ce qui les rendraient plus favorable à la régénération que les larges trouées. Il ya aussi des évidences de régénération en dehors des trouées pour les espèces tolérantes à l'ombre (Vincent *et al.* 2011). Mais même pour les celles-ci, un peu plus de lumière augmente le taux de croissance et la probabilité de survie (Nicotra, Chazdon & Iriarte 1999). En utilisant les données de luminosité simulées dans le chapitre trois je n'ai pas trouvé de relation significative avec la croissance, la mortalité ou la régénération des plantules. Je n'ai pas non plus trouvé de liens avec la densité en tige dont le diamètre est entre 1cm et 10cm. Cette densité n'a cependant été mesurée que sur 8000m² dans une zone prédite par le modèle comme étant assez homogène en termes de lumière disponible.

La température a un effet sur la respiration et la dégradation de la litière. On s'attend à ce que les zones plus chaudes aient une respiration plus forte et une dégradation de litière plus rapide. Il serait intéressant de tester cette hypothèse expérimentalement par des mesures d'échange de gaz très localisées ou par des mesures de dégradation de la litière.

La quantification du micro environnement permet la description d'habitats de sous-bois. Cela offre une perspective intéressante pour la détection d'habitats potentiels pour les espèces vivant en forêt tropicales.

Cette utilisation est déjà d'actualité (voir par exemple (Hyde *et al.* 2005; Vierling *et al.* 2011; Palminteri *et al.* 2012; Nijland *et al.* 2015; Hill & Hinsley 2015; Vihervaara *et al.* 2015) , elle semble très prometteuse car le LiDAR aéroporté fournit des informations sur l'environnement à une bien plus large échelle que les observations de terrain (voir la revue de (Davies & Asner 2014). D'une manière plus générale, les données de télédétection vont être de plus en plus utilisées pour modéliser les habitats ainsi que pour caractériser la complexité des écosystèmes qui semble reliée à la biodiversité (voir (Tuanmu & Jetz 2015) .

Une étude menée par Audrey Garnier à laquelle j'ai collaboré pendant ma thèse est d'ailleurs en cours. Nous y montrons que les variables issues de relevés de LiDAR aéroporté permettent d'expliquer la présence de quatre espèces de primates, de rongeurs et d'oiseaux mieux que ne le permettent les données d'habitat relevées sur le terrain. Ils permettent même de réaliser des cartes de prédiction de la distribution de ces espèces. Une estimation de leur pertinence est nécessaire pour valider la méthode mais c'est une approche prometteuse.

A plus petite échelle, les communautés bactérienne et fongique du sol répondent à des conditions micro-environnementales. A travers l'estimation du contenu en eau des sols, de la lumière disponible et de la température, l'ALS peut permettre d'expliquer les

variations de communautés bactériennes au Nouragues (G. Sommeria Klein travaux en cours). Des liens avec la dynamique de la litière sont à attendre aussi notamment pour les communautés fongiques et là encore, une meilleure estimation à partir des données d'ALS peut fournir des informations intéressantes.

Conclusion générale : Intégrer l'échelle métrique au fonctionnement global.

L'étude de la structure de la forêt des Nouragues et de sa dynamique a été réalisée à trois échelles dans cette thèse. Nous sommes partis de l'échelle du paysage (chapitre 2) pour arriver à celle du microenvironnement (chapitre 4) en passant par l'échelle du peuplement (chapitre 3). Le fait de commencer par l'échelle la plus large a été inspiré par la nature des données de LiDAR aéroporté ainsi que par le contexte globale dans lequel s'inscrit cette étude. Les besoins de prédiction de la dynamique globale des forêts tropicales sont le principal moteur de l'écologie tropicale aujourd'hui. L'hétérogénéité de la biomasse à l'échelle du paysage nous a amené à étudier le fonctionnement de la forêt à l'échelle plus petite d'une portion de forêt particulière : la forêt infestée de lianes. Pour expliquer cette dynamique, nous avons fait appel à des arguments mécanistes ayant trait aux relations entre organismes. Le microenvironnement climatique créé par la structure particulière de la forêt de liane était l'un de ces arguments. Cela nous a poussé à étudier plus précisément les variations de microenvironnement liées aux diverses structures forestières. Nous sommes encore descendus à une échelle plus fine. Dans le même temps nous nous sommes éloignés du particularisme de la forêt de lianes en proposant une méthode d'évaluation du micro environnement potentiellement applicable à toutes les forêts. Ces allers-retours entre différentes échelles sont liés à la nécessité d'étudier la dynamique de la forêt à l'échelle métrique pour comprendre des patrons globaux.

Historiquement, la compréhension du fonctionnement des forêts tropicales passe par deux approches, d'une part l'approche physiologique qui s'intéresse aux échanges au niveau des feuilles et essaie de transposer les résultats à l'échelle de l'écosystème et d'autre part l'approche démographique. Ces deux approches sont de plus en plus combinées pour former une compréhension la plus complète possible du fonctionnement forestier. Cette compréhension nécessite d'avoir des données à de multiples échelles. Il est aussi nécessaire de combiner les observations venant de domaines variés de la biologie (physiologie, écologie de communautés) pour pouvoir modéliser la croissance forestière. Les résultats de ces modèles peuvent ensuite être confrontés à différentes échelles aux observations de terrain. Cette

démarche est celle réalisée notamment par Isabelle Maréchaux au sein de notre équipe. Les résultats obtenus pendant ma thèse pourront servir à paramétrer son modèle et à vérifier le réalisme de ses prédictions.

BIBLIOGRAPHIE

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H.-J., Bodart, C., Brink, A., Carboni, S., Desclée, B., Donnay, F., Eva, H.D., Lupi, A., Raši, R., Seliger, R. & Simonetti, D. (2014) Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, **20**, 2540–2554.
- Ackerly, D.D. & Bazzaz, F.A. (1995) Seedling Crown Orientation and Interception of Diffuse Radiation in Tropical Forest Gaps. *Ecology*, **76**, 1134–1146.
- Agrawal, A., Nepstad, D. & Chhatre, A. (2011) Reducing emissions from deforestation and forest degradation. *Annual Review of Environment and Resources*, **36**, 373–396.
- Aldred, A.H. & Bonner, G.M. (1985) Application of airborne laser to forest surveys, Chalk River.
- Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545–1548.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 9130–9135.
- Álvarez-Loayza, P., Jr, J.F.W., Torres, M.S., Balslev, H., Kristiansen, T., Svenning, J.-C. & Gil, N. (2011) Light Converts Endosymbiotic Fungus to Pathogen, Influencing Seedling Survival and Niche-Space Filling of a Common Tropical Tree, *Iriartea deltoidea*. *PLOS ONE*, **6**, e16386.
- Anadón, J.D., Sala, O.E. & Maestre, F.T. (2014) Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical Americas. *Journal of Ecology*, **102**, 1363–1373.
- Andersen, H.-E., Reutebuch, S.E., McGaughey, R.J., d' Oliveira, M.V.N. & Keller, M. (2014) Monitoring selective logging in western Amazonia with repeat lidar flights. *Remote Sensing of Environment*, **151**, 157–165.
- Anderson, A.B. (1981) White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, **13**, 199–210.
- Anderson-Teixeira, K.J., Davies, S.J., Bennett, A.C., Gonzalez-Akre, E.B., Muller-Landau, H.C., Joseph Wright, S., Abu Salim, K., Almeyda Zambrano, A.M., Alonso, A., Baltzer, J.L. & others. (2015) CTFS-ForestGEO: a worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global change biology*, **21**, 528–549.
- Aragão, L., Malhi, Y., Metcalfe, D.B., Silva-Espejo, J.E., Jiménez, E., Navarrete, D., Almeida, S., Costa, A.C.L., Salinas, N., Phillips, O.L. & others. (2009) Above-and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, **6**, 2759–2778.
- Aragão, L.E.O.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S., Anderson, L.O. & Shimabukuro, Y.E. (2007) Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Research Letters*, **34**, (07).

- Arp, H. & Tranarg, C.A. (1982) Mapping in tropical forests: a new approach using the laser APR [Airborne Profile Recorder]. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, **48**.
- Asner, G.P., Broadbent, E.N., Oliveira, P.J.C., Keller, M., Knapp, D.E. & Silva, J.N.M. (2006) Condition and fate of logged forests in the Brazilian Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 12947–12950.
- Asner, G.P., Clark, J.K., Mascaró, J., Vaudry, R., Chadwick, K.D., Vieilledent, G., Rasamoelina, M., Balaji, A., Kennedy-Bowdoin, T., Maatoug, L. & others. (2012a) Human and environmental controls over aboveground carbon storage in Madagascar. *Carbon balance and management*, **7**.
- Asner, G.P., Hughes, R.F., Varga, T.A., Knapp, D.E. & Kennedy-Bowdoin, T. (2008) Environmental and biotic controls over aboveground biomass throughout a tropical rain forest. *Ecosystems*, **12**, 261–278.
- Asner, G.P., Keller, M. & Silva, J.N. (2004) Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology*, **10**, 765–783.
- Asner, G.P., Kellner, J.R., Kennedy-Bowdoin, T., Knapp, D.E., Anderson, C. & Martin, R.E. (2013) Forest canopy gap distributions in the southern Peruvian Amazon. *PLoS ONE*, **8**, e60875.
- Asner, G.P., Knapp, D.E., Broadbent, E.N., Oliveira, P.J.C., Keller, M. & Silva, J.N. (2005) Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science*, **310**, 480–482.
- Asner, G.P. & Mascaró, J. (2014) Mapping tropical forest carbon: Calibrating plot estimates to a simple LiDAR metric. *Remote Sensing of Environment*, **140**, 614–624.
- Asner, G.P., Mascaró, J., Anderson, C., Knapp, D.E., Martin, R.E., Kennedy-Bowdoin, T., Breugel, M. van, Davies, S., Hall, J.S., Muller-Landau, H.C., Potvin, C., Sousa, W., Wright, J. & Bermingham, E. (2013b) High-fidelity national carbon mapping for resource management and REDD+. *Carbon Balance and Management*, **8**, 1–14.
- Asner, G., Mascaró, J., Muller-Landau, H., Vieilledent, G., Vaudry, R., Rasamoelina, M., Hall, J. & van Breugel, M. (2012b) A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, **168**, 1147–1160.
- Asner, G.P., Powell, G.V.N., Mascaró, J., Knapp, D.E., Clark, J.K., Jacobson, J., Kennedy-Bowdoin, T., Balaji, A., Paez-Acosta, G., Victoria, E., Secada, L., Valqui, M. & Hughes, R.F. (2010) High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 16738–16742.
- Axmanová, I., Chytrý, M., Zelený, D., Li, C.-F., Vymazalová, M., Danihelka, J., Horsák, M., Kočí, M., Kubešová, S., Lososová, Z., Otýpková, Z., Tichý, L., Martynenko, V.B., Baisheva, E.Z., Schuster, B. & Diekmann, M. (2012) The species richness–productivity relationship in the herb layer of European deciduous forests. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 657–667.

- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, William F., Lewis, Simon L., Monteagudo, Abel, Neill, David A., Nuñez Vargas, Percy, Pitman, Nigel C.A., Silva, J. Natalino M. & Vasquez Martinez, Rodolfo. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **359**, 353–365.
- Baltsavias, E.P. (1999) Airborne laser scanning: basic relations and formulas. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, **54**, 199–214.
- Banin, L., Feldpausch, T.R., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., Arets, E.J.M.M., Berry, N.J., Bradford, M., Brienen, R.J.W., Davies, S., Drescher, M., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Hladik, A., Iida, Y., Salim, K.A., Kassim, A.R., King, D.A., Lopez-Gonzalez, G., Metcalfe, D., Nilus, R., Peh, K.S.-H., Reitsma, J.M., Sonké, B., Taedoumg, H., Tan, S., White, L., Wöll, H. & Lewis, S.L. (2012) What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1179–1190.
- Baraloto, C. & Goldberg, D.E. (2004) Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, **141**, 701–712.
- Baraloto, C., Molto, Q., Rabaud, S., Héroult, B., Valencia, R., Blanc, L., Fine, P.V.A. & Thompson, J. (2013) Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across neotropical forests: a comparison of field inventory methods. *Biotropica*, **45**, 288–298.
- Baskerville, G.L. (1972) Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, **2**, 49–53.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2001) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier.
- Beard, J.S. (1955) The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology*, **36**, 89–100.
- Béchemel, F.-J.B. *Journal du Voyage que les Pères Jean Grillet et François Béchemel ont Fait dans la Guyane en 1674*. Claude Barbin, Paris
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rödenbeck, C., Arain, M.A., Baldocchi, D., Bonan, G.B., Bondeau, Alberte, Cescatti, Alessandro, Lasslop, Gitta, Lindroth, Anders, Lomas, Mark, Luysaert, Sebastiaan, Margolis, Hank, Oleson, Keith W., Rouspard, Olivier, Veenendaal, Elmar, Viovy, Nicolas, Williams, Christopher, Woodward, F. Ian & Papale, Dario. (2010) Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, **329**, 834–838.
- Belmaker, J. & Jetz, W. (2015) Relative roles of ecological and energetic constraints, diversification rates and region history on global species richness gradients. *Ecology Letters*, **18**, 563–571.
- Betts, R.A., Cox, P.M., Collins, M., Harris, P.P., Huntingford, C. & Jones, C.D. (2004) The role of ecosystem-atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation

- decrease and forest dieback under global climate warming. *Theoretical and applied climatology*, **78**, 157–175.
- Bode, C.A., Limm, M.P., Power, M.E. & Finlay, J.C. (2014) Subcanopy Solar Radiation model: Predicting solar radiation across a heavily vegetated landscape using LiDAR and GIS solar radiation models. *Remote Sensing of Environment*, **154**, 387–397.
- Bollandsås, O.M., Gregoire, T.G., Næsset, E. & Øyen, B.-H. (2013) Detection of biomass change in a Norwegian mountain forest area using small footprint airborne laser scanner data. *Statistical Methods & Applications*, **22**, 113–129.
- Bone, R.A., Lee, D.W. & Norman, J.M. (1985) Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. *Applied Optics*, **24**, 1408.
- Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.-M., Théry, M. (2001) *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Bonner, M.T., Schmidt, S. & Shoo, L. P. (2013) A meta-analytical global comparison of biomass accumulation between tropical secondary forests and monoculture plantations. *Forest Ecology and Management*, **291**, 73–86.
- Brenning, A. (2007) RSAGA: SAGA geoprocessing and terrain analysis in R. *R package version 0.9*.
- 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., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard, G.A.C., Bánki, O.S., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Boot, R.G.A., Camargo, J.L.C., Castilho, C.V., Chama, V., Chao, K.J., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo Valverde, F., da Costa, L., de Oliveira, E.A., Di Fiore, A., Erwin, T.L., Fauset, S., Forsthofer, M., Galbraith, D.R., Grahame, E.S., Groot, N., Hérault, B., Higuchi, N., Honorio Coronado, E.N., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Laurance, S., Licona, J., Magnussen, W.E., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza, C., Neill, D.A., Nogueira, E.M., Núñez, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada, A., Pardo-Molina, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Pickavance, G.C., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Restrepo, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R.P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., Stropp, J., Talbot, J., Steege, H. ter, Teran-Aguilar, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., Toledo, M., Torello-Raventos, M., Umetsu, R.K., van der Heijden, G.M.F., van der Hout, P., Guimarães Vieira, I.C., Vieira, S.A., Vilanova, E., Vos, V.A. & Zagt, R.J. (2015) Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, **519**, 344–348.
- Brokaw, N.V.L. (1982) The Definition of Treefall Gap and Its Effect on Measures of Forest Dynamics. *Biotropica*, **14**, 158–160.
- Brown, J.H. (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, **41**, 8–22.

- Brown, S. & Lugo, A.E. (1990) Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. *Plant and Soil*, **124**, 53–64.
- Bugmann, H. & Bigler, C. (2010) Will the CO₂ fertilization effect in forests be offset by reduced tree longevity? *Oecologia*, **165**, 533–544.
- Caballé, G. (1978) Essai sur la géographie forestière du Gabon. *Adansonia*, **17**, 425–440.
- Campbell, G.S. (1986) Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology*, **36**, 317–321.
- Campos-Arceiz, A. & Blake, S. (2011) Megagardeners of the forest—the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica*, **37**, 542–553.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W. & Burbank, D.H. (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 337–349.
- Capers, R.S. & Chazdon, R.L. (2004) Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **123**, 177–185.
- Carvalhais, N., Forkel, M., Khomik, M., Bellarby, J., Jung, M., Migliavacca, M., Mu, M., Saatchi, S., Santoro, M., Thurner, M. & others. (2014) Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature*. **514**, 213–217.
- Cernusak, L.A., Winter, K., Dalling, J.W., Holtum, J.A., Jaramillo, C., Körner, C., Leakey, A.D., Norby, R.J., Poulter, B., Turner, B.L. & Wright, S. Joseph. (2013) Tropical forest responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research. *Functional Plant Biology*, **40**, 531–551.
- Chahine, M.T. (1992) The hydrological cycle and its influence on climate. *Nature*, **359**, 373–380.
- Chambers, J.Q., Negrón-Juárez, R.I., Hurtt, G.C., Marra, D.M. & Higuchi, N. (2009) Lack of intermediate-scale disturbance data prevents robust extrapolation of plot-level tree mortality rates for old-growth tropical forests. *Ecology Letters*, **12**, E22–E25.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. & Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, **145**, 87–99.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, **12**, 351–366.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Ter Steege, H. & Webb, C.O. (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, **16**, 2356–2367.

- Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., Alvarez, E., Aragão, L.E., Bonal, D., Châtelet, P., Silva-Espejo, J.E., Goret, J.-Y., Hildebrand, P. von, Jimenez, E., Patiño, S., Peñuela, M.C., Phillips, O.L., Stevenson, P. & Malhi, Y. (2010) Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, **7**, 43–55.
- Chave, J., Olivier, J., Bongers, F., Châtelet, P., Forget, P.-M., van der Meer, P., Norden, N., Riéra, B. & Charles-Dominique, P. (2008) Above-ground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology*, **24**, 355–366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G. & Vieilledent, G. (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, **20**, 3177–3190.
- Chave, J., Riéra, B. & Dubois, M.-A. (2001) Estimation of biomass in a Neotropical forest of French Guiana: Spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 79–96.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. (1984) Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**, 553–564.
- Chazdon, R.L. & Pearcy, R.W. (1991) The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *BioScience*, **41**, 760–766.
- Chen, S. & Ravallion, M. (2010) The developing world is poorer than we thought, but no less successful in the fight against poverty. *The Quarterly Journal of Economics*, **125**, 1577–1625.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J. & Holland, E.A. (2001) Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological applications*, **11**, 371–384.
- Clark, M.L., Clark, D.B. & Roberts, D.A. (2004) Small-footprint lidar estimation of sub-canopy elevation and tree height in a tropical rain forest landscape. *Remote Sensing of Environment*, **91**, 68–89.
- Clark, D.B. & Kellner, J.R. (2012) Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 1191–1196.
- Clark, D.B., Olivas, P.C., Oberbauer, S.F., Clark, D.A. & Ryan, M.G. (2008) First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*, **11**, 163–172.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, Helene C., Losos, Elizabeth & Hubbell, Stephen P. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.
- Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, **298**, 312.

- da Costa, A.C.L., Galbraith, D., Almeida, S., Portela, B.T.T., da Costa, M., de Athaydes Silva Junior, J., Braga, A.P., de Gonçalves, P.H.L., de Oliveira, A.A., Fisher, R., Phillips, O.L., Metcalfe, D.B., Levy, P. & Meir, P. (2010) Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*, **187**, 579–591.
- Coudreau, H. (1893) *Chez nos Indiens : quatre années dans la Guyane française (1887-1891)*. Hachette , Paris.
- Cox, P.M., Pearson, D., Booth, B.B., Friedlingstein, P., Huntingford, C., Jones, C.D. & Luke, C.M. (2013) Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. *Nature*, **494**, 341–344.
- Crist, E.P. & Cicone, R.C. (1984) A physically-based transformation of thematic mapper data—The TM tasseled cap. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions On*, 256–263.
- Cucumo, M., Kaliakatsos, D. & Marinelli, V. (2000) A calculation method for the estimation of the Linke turbidity factor. *Renewable Energy*, **19**, 249–258.
- Cushman, K.C., Muller-Landau, H.C., Condit, R.S. & Hubbell, S.P. (2014) Improving estimates of biomass change in buttressed trees using tree taper models. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 573–582.
- Cuthill, I.C., Partridge, J.C., Bennett, A.T., Church, S.C., Hart, N.S. & Hunt, S. (2000) Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior*, **29**, 159–214.
- Dalling, J.W. & Hubbell, S.P. (2002) Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**, 557–568.
- Dalling, J.W., Schnitzer, S.A., Baldeck, C., Harms, K.E., John, R., Mangan, S.A., Lobo, E., Yavitt, J.B. & Hubbell, S.P. (2012) Resource-based habitat associations in a neotropical liana community. *Journal of Ecology*, **100**, 1174–1182.
- Davidson, E.A., de Araújo, A.C., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., C. Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M. & Wofsy, S.C. (2012) The Amazon basin in transition. *Nature*, **481**, 321–328.
- Davies, A.B. & Asner, G.P. (2014) Advances in animal ecology from 3D-LiDAR ecosystem mapping. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 681–691.
- Dauzat, J. & Eroy, M.N. (1997) Simulating light regime and intercrop yields in coconut based farming systems. *European Journal of Agronomy*, **7**, 63–74.
- DeFries, R.S., Houghton, R.A., Hansen, M.C., Field, C.B., Skole, D. & Townshend, J. (2002) Carbon emissions from tropical deforestation and regrowth based on satellite observations for the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 14256–14261.

- Detto, M., Asner, G.P., Muller-Landau, H.C. & Sonnentag, O. (2015) Spatial variability in tropical forest leaf area density from multireturn LiDAR and modeling. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2014JG002774.
- DeWalt, S.J. & Chave, J. (2004) Structure and biomass of four lowland Neotropical Forests. *Biotropica*, **36**, 7–19.
- DeWalt, S.J., Maliakal, S.K. & Denslow, J.S. (2003) Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, **182**, 139–151.
- Dirzo, R., Horvitz, C.C., Quevedo, H. & Lopez, M.A. (1992) The Effects of Gap Size and Age on the Understorey Herb Community of a Tropical Mexican Rain Forest. *Journal of Ecology*, **80**, 809–822.
- Drake, J.B., Dubayah, R.O., Clark, D.B., Knox, R.G., Blair, J.B., Hofton, M.A., Chazdon, R.L., Weishampel, J.F. & Prince, S. (2002) Estimation of tropical forest structural characteristics using large-footprint lidar. *Remote Sensing of Environment*, **79**, 305–319.
- Drake, J.B., Knox, R.G., Dubayah, R.O., Clark, D.B., Condit, R., Blair, J.B. & 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**, 147–159.
- Dubayah, R.O., Sheldon, S.L., Clark, D.B., Hofton, M.A., Blair, J.B., Hurtt, G.C. & Chazdon, R.L. (2010) Estimation of tropical forest height and biomass dynamics using lidar remote sensing at La Selva, Costa Rica. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **115**, n/a–n/a.
- Dulk, J.A. den. (1989) *The Interpretation of Remote Sensing: A Feasibility Study*. Landbouwwuniversiteit te Wageningen.
- Duraiappah, A.K. (1998) Poverty and environmental degradation: a review and analysis of the nexus. *World development*, **26**, 2169–2179.
- Eltahir, E.A. & Bras, R.L. (1994) Precipitation recycling in the Amazon basin. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **120**, 861–880.
- Emmons, L.H. & Gentry, A.H. (1983) Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *American Naturalist*, **121**, 513–524.
- Endler, J.A. (1993) The Color of Light in Forests and Its Implications. *Ecological Monographs*, **63**, 2–27.
- Endler, J.A. & Thery, M. (1996) Interacting Effects of Lek Placement, Display Behavior, Ambient Light, and Color Patterns in Three Neotropical Forest-Dwelling Birds. *The American Naturalist*, **148**, 421–452.
- Engelbrecht, B.M.J. & Herz, H.M. (2001) Evaluation of Different Methods to Estimate Understorey Light Conditions in Tropical Forests. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 207–224.

- Englhart, S., Keuck, V. & Siegert, F. (2011) Aboveground biomass retrieval in tropical forests — The potential of combined X- and L-band SAR data use. *Remote Sensing of Environment*, **115**, 1260–1271.
- Englhart, S., Jubanski, J. & Siegert, F. (2013) Quantifying dynamics in tropical peat swamp forest biomass with multi-temporal lidar datasets. *Remote Sensing*, **5**, 2368–2388.
- Eva, H.D., Belward, A.S., De Miranda, E.E., Di Bella, C.M., Gond, V., Huber, O., Jones, S., Sgrenzaroli, M. & Fritz, S. (2004) A land cover map of South America. *Global Change Biology*, **10**, 731–744.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. von & Berry, J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, **149**, 78–90.
- Fauset, S., Johnson, M.O., Gloor, M., Baker, T.R., M, A.M., Brienen, R.J.W., Feldpausch, T.R., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Steege, H. ter, Pitman, N.C.A., Baraloto, C., Engel, J., Pétronelli, P., Andrade, A., Camargo, J.L.C., Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Chave, J., Allie, E., Vargas, P.N., Terborgh, J.W., Ruokolainen, K., Silveira, M., C, G.A.A., Arroyo, L., Bonal, D., Ramirez-Angulo, H., Araujo-Murakami, A., Neill, D., Hérault, B., Dourdain, A., Torres-Lezama, A., Marimon, B.S., Salomão, R.P., Comiskey, J.A., Réjou-Méchain, M., Toledo, M., Licona, J.C., Alarcón, A., Prieto, A., Rudas, A., van der Meer, P.J., Killeen, T.J., Marimon Junior, B.-H., Poorter, L., Boot, R.G.A., Stergios, B., Torre, E.V., Costa, F.R.C., Levis, C., Schiatti, J., Souza, P., Groot, N., Arets, E., Moscoso, V.C., Castro, W., Coronado, E.N.H., Peña-Claros, M., Stahl, C., Barroso, J., Talbot, J., Vieira, I.C.G., van der Heijden, G., Thomas, R., Vos, V.A., Almeida, E.C., Davila, E.Á., Aragão, L.E.O.C., Erwin, T.L., Morandi, P.S., de Oliveira, E.A., Valadão, M.B.X., Zagt, R.J., van der Hout, P., Loayza, P.A., Pipoly, J.J., Wang, O., Alexiades, M., Cerón, C.E., Huamantupa-Chuquimaco, I., Di Fiore, A., Peacock, J., Camacho, N.C.P., Umetsu, R.K., de Camargo, P.B., Burnham, R.J., Herrera, R., Quesada, C.A., Stropp, J., Vieira, S.A., Steininger, M., Rodríguez, C.R., Restrepo, Z., Muelbert, A.E., Lewis, S.L., Pickavance, G.C. & Phillips, O.L. (2015) Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications*, **6**.
- Fearnside, P.M. (2015) Environment: Deforestation soars in the Amazon. *Nature*, **521**, 423–423.
- Feldpausch, T.R., Banin, L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lewis, S.L., Quesada, C.A., Affum-Baffoe, K., Arets, E.J.M.M., Berry, N.J., Bird, M., Brondizio, E.S., de Camargo, P., Chave, J., Djangbletey, G., Domingues, T.F., Drescher, M., Fearnside, P.M., França, M.B., Fyllas, N.M., Lopez-Gonzalez, G., Hladik, A., Higuchi, N., Hunter, M.O., Iida, Y., Salim, K.A., Kassim, A.R., Keller, M., Kemp, J., King, D.A., Lovett, J.C., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Lenza, E., Marshall, A.R., Metcalfe, D.J., Mitchard, E.T.A., Moran, E.F., Nelson, B.W., Nilus, R., Nogueira, E.M., Palace, M., Patiño, S., Peh, K.S.-H., Raventos, M.T., Reitsma, J.M., Saiz, G., Schrodte, F., Sonké, B., Taedoumg, H.E., Tan, S., White, L., Wöll, H. & Lloyd, J. (2011) Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, **8**, 1081–1106.
- Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Lewis, S.L., Brienen, R.J.W., Gloor, M., Monteagudo Mendoza, A., Lopez-Gonzalez, G., Banin, L., Abu Salim, K., Affum-Baffoe, K., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Araujo Murakami, A., Arets,

- E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Bánki, O.S., Berry, N.J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J.A., Alvarez, E., de Oliveira, A., Di Fiore, A., Djangbletey, G., Domingues, T.F., Erwin, T.L., Fearnside, P.M., França, M.B., Freitas, M.A., Higuchi, N., E. Honorio C., Iida, Y., Jiménez, E., Kassim, A.R., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lovett, J.C., Malhi, Y., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Lenza, E., Marshall, A.R., Mendoza, C., Metcalfe, D.J., Mitchard, E.T.A., Neill, D.A., Nelson, B.W., Nilus, R., Nogueira, E.M., Parada, A., Peh, K.S.-H., Pena Cruz, A., Peñuela, M.C., Pitman, N.C.A., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Reitsma, J.M., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R.P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H.E., Tan, S., ter Steege, H., Terborgh, J., Torello-Raventos, M., van der Heijden, G.M.F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V.A., White, L., Willcock, S., Woell, H. & Phillips, O.L. (2012) Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, **9**, 3381–3403.
- Feldpausch, T.R., Rondon, M.A., Fernandes, E.C.M., Riha, S.J. & Wandelli, E. (2004) Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central amazonia. *Ecological Applications*, **14**, 164–176.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski, P. (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, **281**, 237–240.
- Fischer, A.G. (1960) Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, **14**, 64–81.
- Fleming, T.H., Breitwisch, R. & Whitesides, G.H. (1987) Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 91–109.
- Food Agriculture Organization of the United Nations. (2010) *Global Forest Resources Assessment 2010: Main Report*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Foster, J.R., Townsend, P.A. & Zganjar, C.E. (2008) Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat Thematic Mapper. *Remote Sensing of Environment*, **112**, 2104–2117.
- Galbraith, D., Levy, P.E., Sitch, S., Huntingford, C., Cox, P., Williams, M. & Meir, P. (2010) Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. *New Phytologist*, **187**, 647–665.
- Galbraith, D., Malhi, Y., Affum-Baffoe, K., Castanho, A.D.A., Doughty, C.E., Fisher, R.A., Lewis, S.L., Peh, K.S.-H., Phillips, O.L., Quesada, C.A., Sonké, B. & Lloyd, J. (2013) Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecology & Diversity*, **6**, 139–157.
- Gehrig-Downie, C., Obregón, A., Bendix, J. & Gradstein, S.R. (2011) Epiphyte biomass and canopy microclimate in the tropical lowland cloud forest of French Guiana. *Biotropica*, **43**, 591–596.
- Gerwing, J.J., Schnitzer, S.A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S.J., Ewango, C.E.N., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Pérez-Salícup, D.R., Putz, F.E. & Thomas, D.W. (2006) A standard protocol for liana censuses. *Biotropica*, **38**, 256–261.

- Gibbs, H.K., Rausch, L., Munger, J., Schelly, I., Morton, D.C., Noojipady, P., Soares-Filho, B., Barreto, P., Micol, L. & Walker, N.F. (2015) Brazil's soy moratorium. *Science*, **347**, 377–378.
- Glaister, P. (2001) 85.13 Least Squares Revisited. *The Mathematical Gazette*, **85**, 104–107.
- Goetz, S.J., Steinberg, D., Betts, M.G., Holmes, R.T., Doran, P.J., Dubayah, R. & Hofton, M. (2010) Lidar remote sensing variables predict breeding habitat of a Neotropical migrant bird. *Ecology*, **91**, 1569–1576.
- Good, P., Jones, C., Lowe, J., Betts, R., Booth, B. & Huntingford, C. (2011) Quantifying environmental drivers of future tropical forest extent. *Journal of Climate*, **24**, 1337–1349.
- Granados, J. & Körner, C. (2002) In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology*, **8**, 1109–1117.
- Granier, A., Bréda, N., Longdoz, B., Gross, P. & Ngao, J. (2008) Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Annals of Forest Science*, **65**, 1.
- Granville, J.-J. de. (1988) Phytogeographical Characteristics of the Guianan Forests. *Taxon*, **37**, 578–594.
- GRASS Development Team. (2012) *Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software*. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Grillet, J. & Béchamel, F. (1682) *Journal du voyage que les pères jean grillet et françois béchamel ont fait dans la goyane, l'an 1674*. C.Barbin, Paris.
- Guzman-Grajales, S.M. & Walker, L.R. (1991) Differential seedling responses to litter after hurricane Hugo in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. *Biotropica*, **23**, 407–413.
- Hagar, J.C., Eskelson, B.N.I., Haggerty, P.K., Nelson, S.K. & Vesely, D.G. (2014) Modeling marbled murrelet (*Brachyramphus marmoratus*) habitat using LiDAR-derived canopy data. *Wildlife Society Bulletin*, **38**, 237–249.
- 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., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O. & Townshend, J.R.G. (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, **342**, 850–853.
- Harding, D.J., Lefsky, M.A., Parker, G.G. & Blair, J.B. (2001) Laser altimeter canopy height profiles: methods and validation for closed-canopy, broadleaf forests. *Remote Sensing of Environment*, **76**, 283–297.
- Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.

- Harris, N.L., Brown, S., Hagen, S.C., Saatchi, S.S., Petrova, S., Salas, W., Hansen, M.C., Potapov, P.V. & Lotsch, A. (2012) Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, **336**, 1573–1576.
- van der Heijden, G.M.F., Feldpausch, T.R., Herrero, A. de la F., van der Velden, N.K. & Phillips, O.L. (2010) Calibrating the liana crown occupancy index in Amazonian forests. *Forest Ecology and Management*, **260**, 549–555.
- van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L. & Schnitzer, S.A. (2015) Impacts of lianas on forest-level carbon storage and sequestration. *Ecology of Lianas* (eds S.A. Schnitzer, F. Bongers, R.J. Burnham & F.E. Putz), pp. 164–174. John Wiley & Sons, Ltd.
- van der Heijden, G.M.F. & Phillips, O.L. (2009) Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist forest. *Biogeosciences*, **6**, 2217–2226.
- van der Heijden, G.M.F., Schnitzer, S.A., Powers, J.S. & Phillips, O.L. (2013) Liana impacts on carbon cycling, storage and sequestration in tropical forests. *Biotropica*, **45**, 682–692.
- Heimann, M. & Reichstein, M. (2008) Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, **451**, 289–292.
- Heiskanen, J., Korhonen, L., Hietanen, J. & Pellikka, P.K.E. (2015) Use of airborne lidar for estimating canopy gap fraction and leaf area index of tropical montane forests. *International Journal of Remote Sensing*, **36**, 2569–2583.
- Hendershot, W.H., Lalonde, H. & Duquette, M. (1993) Ion exchange and exchangeable cations. *Soil Sampling and Methods of Analysis*, **19**, 167–176.
- Hill, R.A. (1999) Image segmentation for humid tropical forest classification in Landsat TM data. *International Journal of Remote Sensing*, **20**, 1039–1044.
- Hill, R.A. & Hinsley, S.A. (2015) Airborne LiDAR for woodland habitat quality monitoring: exploring the significance of LiDAR data characteristics when modelling organism-habitat relationships. *Remote Sensing*, **7**, 3446–3466.
- Hill, R.A., Hinsley, S.A. & Broughton, R.K. (2014) Assessing Habitats and Organism-Habitat Relationships by Airborne Laser Scanning. *Forestry Applications of Airborne Laser Scanning, Managing Forest Ecosystems* (eds M. Maltamo, E. Næsset & J. Vauhkonen), pp. 335–356. Springer Netherlands.
- Hofierka, J., Suri, M. & others. (2002) The solar radiation model for open source GIS: implementation and applications. *Proceedings of the Open source GIS-GRASS users conference*, pp. 1–19.
- Holdridge, L.R. (1967) *Life Zone Ecology*, revised. Tropical Science Center, Costa Rica.
- Hortal, J., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Rangel, T.F., Hawkins, B.A. & Lobo, J.M. (2011) Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, **14**, 741–748.

- Hosoi, F. & Omasa, K. (2006) Voxel-based 3-D modeling of individual trees for estimating leaf area density using high-resolution portable scanning lidar. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on*, **44**, 3610–3618.
- Houghton, J.T. (1985) *The Global Climate*, reprinted. CUP Archive.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, **13**, 201–228.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J. & De Lao, S.L. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**, 554–557.
- Hudak, A.T., Strand, E.K., Vierling, L.A., Byrne, J.C., Eitel, J.U.H., Martinuzzi, S. & Falkowski, M.J. (2012) Quantifying aboveground forest carbon pools and fluxes from repeat LiDAR surveys. *Remote Sensing of Environment*, **123**, 25–40.
- Humphries, M.M. & McCann, K.S. (2014) Metabolic ecology. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 7–19.
- Hunter, M.O., Keller, M., Morton, D., Cook, B., Lefsky, M., Ducey, M., Saleska, S., de Oliveira, R.C., Jr & Schiatti, J. (2015) Structural dynamics of tropical moist forest gaps. *PLoS ONE*, **10**, e0132144.
- Huntingford, C., Zelazowski, P., Galbraith, D., Mercado, L.M., Sitch, S., Fisher, R., Lomas, M., Walker, A.P., Jones, C.D., Booth, B.B.B., Malhi, Y., Hemming, D., Kay, G., Good, P., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Atkin, O.K., Lloyd, J., Gloor, E., Zaragoza-Castells, J., Meir, P., Betts, R., Harris, P.P., Nobre, C., Marengo, J. & Cox, P.M. (2013) Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. *Nature Geoscience*, **6**, 268–273.
- Hurlbert, A.H. (2006) Linking species–area and species–energy relationships in *Drosophila* microcosms. *Ecology letters*, **9**, 287–294.
- Hyde, P., Dubayah, R., Peterson, B., Blair, J.B., Hofton, M., Hunsaker, C., Knox, R. & Walker, W. (2005) Mapping forest structure for wildlife habitat analysis using waveform lidar: Validation of montane ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, **96**, 427–437.
- Hyde, P., Dubayah, R., Walker, W., Blair, J.B., Hofton, M. & Hunsaker, C. (2006) Mapping forest structure for wildlife habitat analysis using multi-sensor (LiDAR, SAR/InSAR, ETM+, Quickbird) synergy. *Remote Sensing of Environment*, **102**, 63–73.
- Ingwell, L.L., Wright J., S., Becklund, K.K., Hubbell, S.P. & Schnitzer, S.A. (2010) The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology*, **98**, 879–887.
- Insenburg, M. (2014) *LAStools - Efficient LiDAR Processing Software*.

- Jablonski, D. (1993) The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature*, **364**, 142–144.
- Jablonski, D., Roy, K. & Valentine, J.W. (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, **314**, 102–106.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Jetz, W. & Fine, P.V.A. (2012) Global gradients in vertebrate diversity predicted by historical area-productivity dynamics and contemporary environment. *PLoS Biol*, **10**, e1001292.
- Jetz, W., Kreft, H., Ceballos, G. & Mutke, J. (2009) Global associations between terrestrial producer and vertebrate consumer diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **276**, 269–278.
- Jubanski, J., Ballhorn, U., Kronseder, K., J Franke & Siegert, F. (2013) Detection of large above-ground biomass variability in lowland forest ecosystems by airborne LiDAR. *Biogeosciences*, **10**, 3917–3930.
- Kellner, J.R. & Asner, G.P. (2009) Convergent structural responses of tropical forests to diverse disturbance regimes. *Ecology Letters*, **12**, 887–897.
- Kellner, J.R., Asner, G.P., Vitousek, P.M., Tweiten, M.A., Hotchkiss, S. & Chadwick, O.A. (2011) Dependence of forest structure and dynamics on substrate age and ecosystem development. *Ecosystems*, **14**, 1156–1167.
- Kim, D.-H., Sexton, J.O. & Townshend, J.R. (2015) Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. *Geophysical Research Letters*, **42**, 2014GL062777.
- Kleidon, A. & Heimann, M. (2000) Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. *Climate Dynamics*, **16**, 183–199.
- Klopfer, P.H. & MacArthur, R.H. (1961) On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *The American Naturalist*, **95**, 223–226.
- Kobayashi, H., Baldocchi, D.D., Ryu, Y., Chen, Q., Ma, S., Osuna, J.L. & Ustin, S.L. (2012) Modeling energy and carbon fluxes in a heterogeneous oak woodland: A three-dimensional approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, **152**, 83–100.
- Körner, C. (2004) Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **359**, 493–498.
- Kraft, N.J., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., Stegen, J.C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M.J. & others. (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, **333**, 1755–1758.
- LaFrankie, J.V., Ashton, P.S., Chuyong, G.B., Co, L., Condit, R., Davies, S.J., Foster, R., Hubbell, S.P., Kenfack, D., Lagunzad, D. & others. (2006) Contrasting structure and

- composition of the understory in species-rich tropical rain forests. *Ecology*, **87**, 2298–2305.
- Lahtinen, R. (2000) Archaean–proterozoic transition: geochemistry, provenance and tectonic setting of metasedimentary rocks in central Fennoscandian shield, Finland. *Precambrian Research*, **104**, 147–174.
- Laurance, W.F., Andrade, A.S., Magrach, A., Camargo, J.L.C., Valsko, J.J., Campbell, M., Fearnside, P.M., Edwards, W., Lovejoy, T.E. & Laurance, S.G. (2014) Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology*, **95**, 1604–1611.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T.E. (2000) Conservation: Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, **404**, 836–836.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E.L., Capretz, R.L. & Fearnside, P.M. (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, **87**, 469–482.
- Laurance, W.F., Pérez-Salicrup, D., Delamônica, P., Fearnside, P.M., D'Angelo, S., Jerozolinski, A., Pohl, L. & Lovejoy, T.E. (2001) Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, **82**, 105–116.
- Ledo, A. & Schnitzer, S.A. (2014) Disturbance and clonal reproduction determine liana distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. *Ecology*, **95**, 2169–2178.
- Lee, D.W. (1987) The Spectral Distribution of Radiation in Two Neotropical Rainforests. *Biotropica*, **19**, 161–166.
- Lee, H., Slatton, K.C., Roth, B.E. & Cropper, W.P. (2009) Prediction of forest canopy light interception using three-dimensional airborne LiDAR data. *International Journal of Remote Sensing*, **30**, 189–207.
- Lefsky, M.A., Cohen, W.B., Parker, G.G. & Harding, D.J. (2002) Lidar Remote Sensing for Ecosystem Studies Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience*, **52**, 19–30.
- Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. (2012) Life history traits of lianas during tropical forest succession. *Biotropica*, **44**, 720–727.
- Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F. & Nepstad, D. (2011) The 2010 Amazon Drought. *Science*, **331**, 554–554.
- Lewis, S.L., Edwards, D.P. & Galbraith, D. (2015) Increasing human dominance of tropical forests. *Science*, **349**, 827–832.
- Lewis, S.L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E.T.A. & Laurance, W.F. (2009) Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 529–549.

- Lewis, S.L. & Maslin, M.A. (2015) Defining the Anthropocene. *Nature*, **519**, 171–180.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W.F., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Lezama, A.T., Martinez, R.V., Brown, S., Chave, J., Kuebler, C., Vargas, P.N. & Vinceti, B. (2004) Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **359**, 421–436.
- Lewis, S.L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S.K., Lopez-Gonzalez, G., van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Baker, T.R., Banin, L., Bastin, J.-F., Beeckman, H., Boeckx, P., Bogaert, J., Cannière, C.D., Chezeaux, E., Clark, C.J., Collins, M., Djangbletey, G., Djuikouo, M.N.K., Droissart, V., Doucet, J.-L., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Foli, E.G., Gillet, J.-F., Hamilton, A.C., Harris, D.J., Hart, T.B., Haulleville, T. de, Hladik, A., Hufkens, K., Huygens, D., Jeanmart, P., Jeffery, K.J., Kearsley, E., Leal, M.E., Lloyd, J., Lovett, J.C., Makana, J.-R., Malhi, Y., Marshall, A.R., Ojo, L., Peh, K.S.-H., Pickavance, G., Poulsen, J.R., Reitsma, J.M., Sheil, D., Simo, M., Steppe, K., Taedoung, H.E., Talbot, J., Taplin, J.R.D., Taylor, D., Thomas, S.C., Toirambe, B., Verbeeck, H., Vleminckx, J., White, L.J.T., Willcock, S., Woell, H. & Zemagho, L. (2013) Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **368**, 20120295.
- Lieth, H. (1975) Primary production of the major vegetation units of the world. *Primary Productivity of the Biosphere*, Ecological Studies (eds H. Lieth & R.H. Whittaker), pp. 203–215. Springer Berlin Heidelberg.
- Lim, K., Treitz, P., Wulder, M., St-Onge, B. & Flood, M. (2003) LiDAR remote sensing of forest structure. *Progress in Physical Geography*, **27**, 88–106.
- Linnet, K. (1993) Evaluation of regression procedures for methods comparison studies. *Clinical Chemistry*, **39**, 424–432.
- Lloyd, J. & Farquhar, G.D. (2008) Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **363**, 1811–1817.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J. & Brown, J.H. (2010) *Biogeography, Sunderland, Massachusetts*. Sinauer Associates, Inc.
- Long, M.H., Rheuban, J.E., Berg, P. & Zieman, J.C. (2012) A comparison and correction of light intensity loggers to photosynthetically active radiation sensors. *Limnology and Oceanography: Methods*, **10**, 416–424.
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M., Baker, T.R. & Phillips, O.L. (2009) Forestplots. net database. *University of Leeds, Leeds, UK*. Available at: <http://www.forestplots.net/> (accessed 13 June 2013).
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M. & Phillips, O.L. (2011) ForestPlots. net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 610–613.

- Lozada, J.R., Hernández, C., Soriano, P. & Costa, M. (2015) An assessment of the floristic composition, structure and possible origin of a liana forest in the Guayana Shield. *Plant Biosystems -An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, **0**, 1–10.
- Lu, D. (2006) The potential and challenge of remote sensing-based biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, **27**, 1297–1328.
- Luckman, A., Baker, J., Honzák, M. & Lucas, R. (1998) Tropical forest biomass density estimation using JERS-1 SAR: Seasonal variation, confidence limits, and application to image mosaics. *Remote Sensing of Environment*, **63**, 126–139.
- Malhi, Y., Amézquita, F.F., Doughty, C.E., Silva-Espejo, J.E., Girardin, C.A.J., Metcalfe, D.B., Aragão, L.E.O.C., Huaraca-Quispe, L.P., Alzamora-Taype, I., Eguiluz-Mora, L., Marthews, T.R., Halladay, K., Quesada, C.A., Robertson, A.L., Fisher, J.B., Zaragoza-Castells, J., Rojas-Villagra, C.M., Pelaez-Tapia, Y., Salinas, N., Meir, P. & Phillips, O.L. (2014) The productivity, metabolism and carbon cycle of two lowland tropical forest plots in south-western Amazonia, Peru. *Plant Ecology & Diversity*, **7**, 85–105.
- Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L., Chave, J., Czimczik, C.I., Fiore, A.D., Higuchi, N. & others. (2004) The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, **10**, 563–591.
- Malhi, Y., Nobre, A.D., Grace, J., Kruijt, B., Pereira, M.G., Culf, A. & Scott, S. (1998) Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres (1984–2012)*, **103**, 31593–31612.
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W. & Nobre, C.A. (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, **319**, 169–172.
- Malhi, Y., Wood, D., Baker, T.R., Wright, J., Phillips, O.L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Monteagudo, A., Neill, D.A., Vargas, P.N., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Salomão, R., Silva, J.N.M., Lezama, A.T., Terborgh, J., Martínez, R.V. & Vinceti, B. (2006) The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, **12**, 1107–1138.
- Marín-Spiotta, E., Silver, W.L. & Ostertag, R. (2007) Long-term patterns in tropical reforestation: plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecological Applications*, **17**, 828–839.
- Marthews, T.R., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R., Yangüez, F. & Mullins, C.E. (2008) Soil drying in a tropical forest: Three distinct environments controlled by gap size. *Ecological Modelling*, **216**, 369–384.
- Mascaro, J., Asner, G.P., Davies, S., Dehgan, A. & Saatchi, S. (2014) These are the days of lasers in the jungle. *Carbon Balance and Management*, **9**, 7.
- Mascaro, J., Asner, G.P., Muller-Landau, H.C., Van Breugel, M., Hall, J. & Dahlin, K. (2011a) Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado Island, Panama. *Biogeosciences*, **8**, 1615–1629.

- Mascaro, J., Detto, M., Asner, G.P. & Muller-Landau, H.C. (2011b) Evaluating uncertainty in mapping forest carbon with airborne LiDAR. *Remote Sensing of Environment*, **115**, 3770–3774.
- McGaughey, R.J. (2012) FUSION/LDV: Software for LIDAR data analysis and visualization. *US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station: Seattle, WA, USA*, **123**.
- McLennan, S.M., Hemming, S., McDaniel, D.K. & Hanson, G.N. (1993) Geochemical approaches to sedimentation, provenance, and tectonics. *Geological Society of America Special Papers*, **284**, 21–40.
- van der Meer, P.J. & Bongers, F. (1996) Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in french guiana. *Journal of Ecology*, **84**, 19–29.
- Mermoz, S., Réjou-Méchain, M., Villard, L., Le Toan, T., Rossi, V. & Gourlet-Fleury, S. (2015) Decrease of L-band SAR backscatter with biomass of dense forests. *Remote Sensing of Environment*, **159**, 307–317.
- Meyer, V., Saatchi, S.S., Chave, J., Dalling, J.W., Bohlman, S., Fricker, G.A., Robinson, C., Neumann, M. & Hubbell, S. (2013) Detecting tropical forest biomass dynamics from repeated airborne lidar measurements. *Biogeosciences*, **10**, 5421–5438.
- Miranda, D.L.C. de, Sanquetta, C.R., Costa, L.G. da S. & Corte, A.P.D. (2012) Biomassa e carbono em Euterpe oleracea Mart. na ilha do Marajó - PA. *Floresta e Ambiente*, **19**, 336–343.
- Mitchard, E.T.A., Feldpausch, T.R., Brien, R.J.W., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo, A., Baker, T.R., Lewis, S.L., Lloyd, J., Quesada, C.A., Gloor, M., Steege, H. ter, Meir, P., Alvarez, E., Araujo-Murakami, A., Aragão, L.E.O.C., Arroyo, L., Aymard, G., Banki, O., Bonal, D., Brown, S., Brown, F.I., Cerón, C.E., Chama Moscoso, V., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo, F., Corrales Medina, M., Da Costa, L., Costa, F.R.C., Di Fiore, A., Domingues, T.F., Erwin, T.L., Frederickson, T., Higuchi, N., Honorio Coronado, E.N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Levis, C., Magnusson, W.E., Marimon, B.S., Marimon Junior, B.H., Mendoza Polo, I., Mishra, P., Nascimento, M.T., Neill, D., Núñez Vargas, M.P., Palacios, W.A., Parada, A., Pardo Molina, G., Peña-Claros, M., Pitman, N., Peres, C.A., Poorter, L., Prieto, A., Ramirez-Angulo, H., Restrepo Correa, Z., Roopsind, A., Roucoux, K.H., Rudas, A., Salomão, R.P., Schiatti, J., Silveira, M., de Souza, P.F., Steininger, M.K., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., van Andel, T.R., van der Heijden, G.M.F., Vieira, I.C.G., Vieira, S., Vilanova-Torre, E., Vos, V.A., Wang, O., Zartman, C.E., Malhi, Y. & Phillips, O.L. (2014) Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 935–946.
- Monteith, J. & Unsworth, M. (2013) *Principles of Environmental Physics: Plants, Animals, and the Atmosphere*. Academic Press.
- Montgomery, R.A. & Chazdon, R.L. (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, **82**, 2707–2718.

- Montgomery, R. & Chazdon, R. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, **131**, 165–174.
- Moorcroft, P.R., Hurtt, G.C. & Pacala, S.W. (2001) A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ed). *Ecological Monographs*, **71**, 557–586.
- Mücke, W., Hollaus, M. & others. (2011) Modelling light conditions in forests using airborne laser scanning data. *Proceedings of the SilviLaser*.
- Muller-Landau, H.C. (2004) Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, **36**, 20–32.
- Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Chave, J., Thomas, S.C., Bohlman, S.A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K.E., Hart, T., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kassim, A.R., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Makana, J.-R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I.-F., Nur Supardi, M.N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., Muñoz, G.V., Wills, C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H.S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez, C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H.S., Thomas, D., Vallejo, M.I. & Ashton, P. (2006) Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, **9**, 575–588.
- Næsset, E., Bollandsås, O.M., Gobakken, T., Gregoire, T.G. & Ståhl, G. (2013) Model-assisted estimation of change in forest biomass over an 11 year period in a sample survey supported by airborne LiDAR: A case study with post-stratification to provide “activity data.” *Remote Sensing of Environment*, **128**, 299–314.
- Nelson, R., Krabill, W. & Tonelli, J. (1988) Estimating forest biomass and volume using airborne laser data. *Remote sensing of environment*, **24**, 247–267.
- Nepstad, D., Lefebvre, P., Lopes da Silva, U., Tomasella, J., Schlesinger, P., Solorzano, L., Moutinho, P., Ray, D. & Guerreira Benito, J. (2004) Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: A basin-wide analysis. *Global Change Biology*, **10**, 704–717.
- Nepstad, D., McGrath, D., Stickler, C., Alencar, A., Azevedo, A., Swette, B., Bezerra, T., DiGiano, M., Shimada, J., da Motta, R.S., Armijo, E., Castello, L., Brando, P., Hansen, M.C., McGrath-Horn, M., Carvalho, O. & Hess, L. (2014) Slowing Amazon deforestation through public policy and interventions in beef and soy supply chains. *Science*, **344**, 1118–1123.
- Nepstad, D.C., Tohver, I.M., Ray, D., Moutinho, P. & Cardinot, G. (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, **88**, 2259–2269.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908–1926.
- Nijland, W., Coops, N.C., Nielsen, S.E. & Stenhouse, G. (2015) Integrating optical satellite data and airborne laser scanning in habitat classification for wildlife management.

International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, **38**, 242–250.

- Norden, N., Chave, J., Belbenoit, P., Caubère, A., Châtelet, P., Forget, P.-M., Riéra, B., Viers, J. & Thébaud, C. (2009) Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 Neotropical woody species. *Journal of Ecology*, **97**, 186–197.
- Norden, N., Chave, J., Caubère, A., Châtelet, P., Ferroni, N., Forget, P.-M. & Thébaud, C. (2007) Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*, **95**, 507–516.
- Obregon, A., Gehrig-Downie, C., Gradstein, S.R., Rollenbeck, R. & Bendix, J. (2011) Canopy level fog occurrence in a tropical lowland forest of French Guiana as a prerequisite for high epiphyte diversity. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 290–300.
- Olivares, I., Svenning, J.-C., van Bodegom, P.M. & Balslev, H. (2015) Effects of warming and drought on the vegetation and plant diversity in the Amazon basin. *The Botanical Review*, **81**, 42–69.
- D' Oliveira, M.V.N., Reutebuch, S.E., McGaughey, R.J. & Andersen, H.-E. (2012) Estimating forest biomass and identifying low-intensity logging areas using airborne scanning lidar in Antimary State Forest, Acre State, Western Brazilian Amazon. *Remote Sensing of Environment*, **124**, 479–491.
- Palomaki, M.B., Chazdon, R.L., Arroyo, J.P. & Letcher, S.G. (2006) Juvenile tree growth in relation to light availability in second-growth tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 223–226.
- 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. & others. (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, **333**, 988–993.
- Parker, G.G., Lefsky, M.A. & Harding, D.J. (2001) Light transmittance in forest canopies determined using airborne laser altimetry and in-canopy quantum measurements. *Remote Sensing of Environment*, **76**, 298–309.
- Peng, S., Zhao, C. & Xu, Z. (2014) Modeling spatiotemporal patterns of understory light intensity using airborne laser scanner (LiDAR). *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, **97**, 195–203.
- Pérez-Salicrup, D.R. (2001) Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology*, **82**, 389–396.
- Phillips, O.L., Aragão, L.E., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A. & others. (2009) Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, **323**, 1344–1347.
- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Vargas, P.N., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Martinez, R.V., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J.,

- Comiskey, J.A., Czimczik, C.I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Olivier, J., Palacios, W., Patino, S., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Salidas, M., Lezama, A.T. & Vinceti, B. (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **359**, 381–407.
- Phillips, O.L. & Gentry, A.H. (1994) Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, **263**, 954–958.
- Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.-E.C., Sánchez, W.G., Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.
- Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., Arroyo, L., Baker, T.R., Killeen, T., Lewis, S.L., Malhi, Y., Monteagudo Mendoza, A., Neill, D., Núñez Vargas, P., Alexiades, M., Cerón, C., Di Fiore, A., Erwin, T., Jardim, A., Palacios, W., Saldías, M. & Vinceti, B. (2002) Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, **418**, 770–774.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**, 33–46.
- Porté, A. & Bartelink, H.H. (2002) Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling*, **150**, 141–188.
- Price, C.A., Weitz, J.S., Savage, V.M., Stegen, J., Clarke, A., Coomes, D.A., Dodds, P.S., Etienne, R.S., Kerkhoff, A.J., McCulloh, K., Niklas, K.J., Olf, H. & Swenson, N.G. (2012) Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology Letters*, **15**, 1465–1474.
- Putz, F.E. (1983) Liana biomass and leaf area of a “tierra firme” forest in the Rio Negro basin, Venezuela. *Biotropica*, **15**, 185–189.
- Putz, F.E. (1984a) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, **65**, 1713–1724.
- Putz, F.E. (1984b) How trees avoid and shed lianas. *Biotropica*, **16**, 19–23.
- Putz, F.E. & Romero, C. (2014) Futures of tropical forests (sensu lato). *Biotropica*, **46**, 495–505.
- Ramade, F. (2009) *Eléments D'écologie: Ecologie Fondamentale-4e édition*. Dunod.
- Reay, D.S., Dentener, F., Smith, P., Grace, J. & Feely, R.A. (2008) Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, **1**, 430–437.
- Reichstein, M., Rey, A., Freibauer, A., Tenhunen, J., Valentini, R., Banza, J., Casals, P., Cheng, Y., Grünzweig, J.M., Irvine, J., Joffre, R., Law, B.E., Loustau, D., Miglietta, F., Oechel, W., Ourcival, J.-M., Pereira, J.S., Peressotti, A., Ponti, F., Qi, Y., Rambal, S., Rayment, M., Romanya, J., Rossi, F., Tedeschi, V., Tirone, G., Xu, M. & Yakir, D. (2003) Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles*, **17**, 1104.

- Reindl, D.T., Beckman, W.A. & Duffie, J.A. (1990) Diffuse fraction correlations. *Solar Energy*, **45**, 1–7.
- Réjou-Méchain, M., Muller-Landau, H.C., Detto, M., Thomas, S.C., Le Toan, T., Saatchi, S.S., Barreto-Silva, J.S., Bourg, N.A., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Brockelman, W.Y., Cao, M., Cárdenas, D., Chiang, J.-M., Chuyong, G.B., Clay, K., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies, S.J., Duque, A., Esufali, S., Ewango, C., Fernando, R.H.S., Fletcher, C.D., Gunatilleke, I.A.U.N., Hao, Z., Harms, K.E., Hart, T.B., Hérault, B., Howe, R.W., Hubbell, S.P., Johnson, D.J., Kenfack, D., Larson, A.J., Lin, L., Lin, Y., Lutz, J.A., Makana, J.-R., Malhi, Y., Marthews, T.R., McEwan, R.W., McMahon, S.M., McShea, W.J., Muscarella, R., Nathalang, A., Noor, N.S.M., Nytech, C.J., Oliveira, A.A., Phillips, R.P., Pongpattananurak, N., Punchi-Manage, R., Salim, R., Schurman, J., Sukumar, R., Suresh, H.S., Suwanvecho, U., Thomas, D.W., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Vicentini, A., Wolf, A.T., Yap, S., Yuan, Z., Zartman, C.E., Zimmerman, J.K. & Chave, J. (2014) Local spatial structure of forest biomass and its consequences for remote sensing of carbon stocks. *Biogeosciences*, **11**, 6827–6840.
- Réjou-Méchain, M., Tymen, B., Blanc, L., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Monteagudo, A., Phillips, O.L., Richard, H. & Chave, J. (2015) Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. *Remote Sensing of Environment*, **169**, 93–101.
- Remund, J., Wald, L., Lefevre, M., Ranchin, T. & Page, H., John. (2003) Worldwide Linke turbidity information. *ISES Solar World Congress 2003*, p. 13 p. International Solar Energy Society (ISES), Göteborg, Sweden.
- Ross, J. & Sulev, M. (2000) Sources of errors in measurements of PAR. *Agricultural and Forest Meteorology*, **100**, 103–125.
- R Core Team. (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Saatchi, S.S., Harris, N.L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E.T.A., Salas, W., Zutta, B.R., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M. & Morel, A. (2011) Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 9899–9904.
- Sabatier, D. & Prévost, M.-F. (1990a) Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle: le cas de la station des Nouragues en Guyane Française.
- Sabatier, D., & Prévost, M. F. (1990b) Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, **219**, 31-55.
- Salinas, N., Malhi, Y., Meir, P., Silman, M., Roman Cuesta, R., Huaman, J., Salinas, D., Huaman, V., Gibaja, A., Mamani, M. & Farfan, F. (2011) The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist*, **189**, 967–977.

- van der Sande, M.T., Poorter, L., Schnitzer, S.A. & Markesteijn, L. (2013) Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for the role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits. *Oecologia*, **172**, 961–972.
- Scanga, S.E. (2014) Population dynamics in canopy gaps: nonlinear response to variable light regimes by an understory plant. *Plant Ecology*, **215**, 927–935.
- Schnitzer, S.A. (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist*, **166**, 262–276.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 223–230.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. (2011) Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters*, **14**, 397–406.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. (2010) Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters*, **13**, 849–857.
- Schnitzer, S.A., Dalling, J.W. & Carson, W.P. (2000) The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, **88**, 655–666.
- Schnitzer, S.A., DeWalt, S.J. & Chave, J. (2006) Censusing and measuring lianas: a quantitative comparison of the common methods. *Biotropica*, **38**, 581–591.
- Schnitzer, S.A., van der Heijden, G., Mascaró, J. & Carson, W.P. (2014) Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology*, **95**, 3008–3017.
- Schnitzer, S.A., Mangan, S.A., Dalling, J.W., Baldeck, C.A., Hubbell, S.P., Ledo, A., Muller-Landau, H., Tobin, M.F., Aguilar, S., Brassfield, D., Hernandez, A., Lao, S., Perez, R., Valdes, O. & Yorke, S.R. (2012) Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS ONE*, **7**, e52114.
- Schwertfeger, D.M. & Hendershot, W.H. (2009) Determination of effective cation exchange capacity and exchange acidity by a one-step BaCl method. *Soil Science Society of America Journal*, **73**, 737–743.
- Sheil, D. & May, R.M. (1996) Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, **84**, 91–100.
- Skole, D. & Tucker, C. (1993) Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon. Satellite data from 1978 to 1988. *Science*, **260**, 1905–1910.
- Skowronski, N.S., Clark, K.L., Gallagher, M., Birdsey, R.A. & Hom, J.L. (2014) Airborne laser scanner-assisted estimation of aboveground biomass change in a temperate oak–pine forest. *Remote Sensing of Environment*, **151**, 166–174.
- Slik, J.W.F., Arroyo-Rodríguez, V., Aiba, S.-I., Alvarez-Loayza, P., Alves, L.F., Ashton, P., Balvanera, P., Bastian, M.L., Bellingham, P.J., van den Berg, E., Bernacci, L., Bispo, P. da C., Blanc, L., Böhning-Gaese, K., Boeckx, P., Bongers, F., Boyle, B., Bradford, M., Brearley, F.Q., Hockemba, M.B.-N., Bunyavejchewin, S., Matos, D.C.L., Castillo-

Santiago, M., Catharino, E.L.M., Chai, S.-L., Chen, Y., Colwell, R.K., Chazdon, R.L., Clark, C., Clark, D.B., Clark, D.A., Culmsee, H., Damas, K., Dattaraja, H.S., Dauby, G., Davidar, P., DeWalt, S.J., Doucet, J.-L., Duque, A., Durigan, G., Eichhorn, K.A.O., Eisenlohr, P.V., Eler, E., Ewango, C., Farwig, N., Feeley, K.J., Ferreira, L., Field, R., Filho, A.T. de O., Fletcher, C., Forshed, O., Franco, G., Fredriksson, G., Gillespie, T., Gillet, J.-F., Amarnath, G., Griffith, D.M., Grogan, J., Gunatilleke, N., Harris, D., Harrison, R., Hector, A., Homeier, J., Imai, N., Itoh, A., Jansen, P.A., Joly, C.A., Jong, B.H.J. de, Kartawinata, K., Kearsley, E., Kelly, D.L., Kenfack, D., Kessler, M., Kitayama, K., Kooyman, R., Larney, E., Laumonier, Y., Laurance, S., Laurance, W.F., Lawes, M.J., do Amaral, I.L., Letcher, S.G., Lindsell, J., Lu, X., Mansor, A., Marjokorpi, A., Martin, E.H., Meilby, H., Melo, F.P.L., Metcalfe, D.J., Medjibe, V.P., Metzger, J.P., Millet, J., Mohandass, D., Montero, J.C., Valeriano, M. de M., Mugerwa, B., Nagamasu, H., Nilus, R., Ochoa-Gaona, S., Onrizal, Page, N., Parolin, P., Parren, M., Parthasarathy, N., Paudel, E., Permana, A., Piedade, M.T.F., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Poulsen, A.D., Poulsen, J., Powers, J., Prasad, R.C., Puyravaud, J.-P., Razafimahaimodison, J.-C., Reitsma, J., Santos, J.R. dos, Spironello, W.R., Romero-Saltos, H., Rovero, F., Rozak, A.H., Ruokolainen, K., Rutishauser, E., Saiter, F., Saner, P., Santos, B.A., Santos, F., Sarker, S.K., Satdichanh, M., Schmitt, C.B., Schöngart, J., Schulze, M., Suganuma, M.S., Sheil, D., Pinheiro, E. da S., Sist, P., Stevart, T., Sukumar, R., Sun, I.-F., Sunderland, T., Suresh, H.S., Suzuki, E., Tabarelli, M., Tang, J., Targhetta, N., Theilade, I., Thomas, D.W., Tchouto, P., Hurtado, J., Valencia, R., van Valkenburg, J.L.C.H., Do, T.V., Vasquez, R., Verbeeck, H., Adekunle, V., Vieira, S.A., Webb, C.O., Whitfeld, T., Wich, S.A., Williams, J., Wittmann, F., Wöll, H., Yang, X., Yao, C.Y.A., Yap, S.L., Yoneda, T., Zahawi, R.A., Zakaria, R., Zang, R., Assis, R.L. de, Luize, B.G. & Venticinque, E.M. (2015) An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 7472–7477.

Smith, A.P., Hogan, K.P. & Idol, J.R. (1992) Spatial and Temporal Patterns of Light and Canopy Structure in a Lowland Tropical Moist Forest. *Biotropica*, **24**, 503–511.

Smith, B., Prentice, I.C. & Sykes, M.T. (2001) Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 621–637.

Sollins, P. (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, **79**, 23–30.

Spies, T.A. (1998) Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest science*, **72**, 34–36.

Stark, S.C., Enquist, B.J., Saleska, S.R., Leitold, V., Schiatti, J., Longo, M., Alves, L.F., Camargo, P.B. & Oliveira, R.C. (2015) Linking canopy leaf area and light environments with tree size distributions to explain Amazon forest demography. *Ecology Letters*, **18**, 636–645.

Stark, S.C., Leitold, V., Wu, J.L., Hunter, M.O., de Castilho, C.V., Costa, F.R.C., McMahon, S.M., Parker, G.G., Shimabukuro, M.T., Lefsky, M.A., Keller, M., Alves, L.F., Schiatti, J., Shimabukuro, Y.E., Brandão, D.O., Woodcock, T.K., Higuchi, N., de Camargo, P.B., de Oliveira, R.C. & Saleska, S.R. (2012) Amazon forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. *Ecology Letters*, **15**, 1406–1414.

- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P. & Vásquez, R. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, **443**, 444–447.
- ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Andel, T.V., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A. de, Ek, R., Lilwah, R., Maas, P. & Mori, S. (2000) An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana shield. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 801–828.
- Stegen, J.C., Swenson, N.G., Enquist, B.J., White, E.P., Phillips, O.L., Jørgensen, P.M., Weiser, M.D., Monteagudo Mendoza, A. & Núñez Vargas, P. (2011) Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 744–754.
- Stephenson, N.L., van Mantgem, P.J., Bunn, A.G., Bruner, H., Harmon, M.E., O’Connell, K.B., Urban, D.L. & Franklin, J.F. (2011) Causes and implications of the correlation between forest productivity and tree mortality rates. *Ecological Monographs*, **81**, 527–555.
- Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American naturalist*, **133**, 240–256.
- Svenning, J.-C. (2001) On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). *Botanical Review*, **67**, 1–53.
- Svenning, J.-C., Kinner, D.A., Stallard, R.F., Engelbrecht, B.M.J. & Wright, S.J. (2004) Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, **85**, 2526–2538.
- Swinton, S.M., Escobar, G. & Reardon, T. (2003) Poverty and environment in Latin America: concepts, evidence and policy implications. *World Development*, **31**, 1865–1872.
- Tang, H., Dubayah, R., Swatantran, A., Hofton, M., Sheldon, S., Clark, D.B. & Blair, B. (2012) Retrieval of vertical LAI profiles over tropical rain forests using waveform lidar at La Selva, Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*, **124**, 242–250.
- Taylor, P., Asner, G., Dahlin, K., Anderson, C., Knapp, D., Martin, R., Mascaro, J., Chazdon, R., Cole, R., Wanek, W., Hofhansl, F., Malavassi, E., Vilchez-Alvarado, B. & Townsend, A. (2015) Landscape-scale controls on aboveground forest carbon stocks on the osa peninsula, costa rica. *PLoS ONE*, **10**, e0126748.
- Thery, M. & Larpin, D. (1993) Seed Dispersal and Vegetation Dynamics at a Cock-of-the-Rock’s Lek in the Tropical Forest of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **9**, 109–116.
- Terborgh, J. & Andresen, E. (1998) The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 645–664.
- Thomas, S.C. & Martin, A.R. (2012) Carbon Content of Tree Tissues: A Synthesis. *Forests*, **3**, 332–352.

- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W. (1995) A Comparison of Light Quality and Quantity Effects on the Growth and Steady-State and Dynamic Photosynthetic Characteristics of Three Tropical Tree Species. *Functional Ecology*, **9**, 222–230.
- Le Toan, T., Quegan, S., Davidson, M.W.J., Balzter, H., Paillou, P., Papathanassiou, K., Plummer, S., Rocca, F., Saatchi, S., Shugart, H. & Ulander, L. (2011) The BIOMASS mission: Mapping global forest biomass to better understand the terrestrial carbon cycle. *Remote Sensing of Environment*, **115**, 2850–2860.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W. (1995) A Comparison of Light Quality and Quantity Effects on the Growth and Steady-State and Dynamic Photosynthetic Characteristics of Three Tropical Tree Species. *Functional Ecology*, **9**, 222–230.
- Trenberth, K.E. (1999) Atmospheric moisture recycling: Role of advection and local evaporation. *Journal of Climate*, **12**, 1368–1381.
- Tuomisto, H., Poulsen, A.D., Ruokolainen, K., Moran, R.C., Quintana, C., Celi, J. & Cañas, G. (2003) Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, **13**, 352–371.
- Turner, B.L. & Romero, T.E. (2009) Short-term changes in extractable inorganic nutrients during storage of tropical rain forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, **73**, 1972.
- Vaglio Laurin, G., Chen, Q., Lindsell, J.A., Coomes, D.A., Frate, F.D., Guerriero, L., Pirotti, F. & Valentini, R. (2014) Above ground biomass estimation in an African tropical forest with lidar and hyperspectral data. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, **89**, 49–58.
- Valladares, F. (2003) Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. *Progress in botany*, pp. 439–471. Springer Berlin Heidelberg.
- Vanderhaeghe, O., Ledru, P., Thiéblemont, D., Egal, E., Cocherie, A., Tegye, M. & Milési, J.-P. (1998) Contrasting mechanism of crustal growth: Geodynamic evolution of the Paleoproterozoic granite–greenstone belts of French Guiana. *Precambrian Research*, **92**, 165–193.
- van der Meer, P.J. & Bongers, F. (1996) Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in french guiana. *Journal of Ecology*, **84**, 19–29.
- Vierling, K.T., Bäessler, C., Brandl, R., Vierling, L.A., Weiß, I. & Müller, J. (2011) Spinning a laser web: predicting spider distributions using LiDAR. *Ecological Applications*, **21**, 577–588.
- Vihervaara, P., Mononen, L., Auvinen, A.-P., Virkkala, R., Lü, Y., Pippuri, I., Packalen, P., Valbuena, R. & Valkama, J. (2015) How to integrate remotely sensed data and biodiversity for ecosystem assessments at landscape scale - Springer. , **30**, 501–516.
- Vincent, G., Sabatier, D., Blanc, L., Chave, J., Weissenbacher, E., Péliissier, R., Fonty, E., Molino, J.-F. & 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.
- Wagner, F., Rutishauser, E., Blanc, L. & Herault, B. (2010) Effects of plot size and census interval on descriptors of forest structure and dynamics. *Biotropica*, **42**, 664–671.
- Wagner, W., Ullrich, A., Ducic, V., Melzer, T. & Studnicka, N. (2006) Gaussian decomposition and calibration of a novel small-footprint full-waveform digitising airborne laser scanner. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, **60**, 100–112.
- Webster, G.L., Churchill, S.P., Balslev, H., Forero, E., Luteyn, J.L. & others. (1995) The panorama of Neotropical cloud forests. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proceedings of a symposium, New York Botanical Garden, 21-26 June 1993.*, pp. 53–77. New York Botanical Garden.
- Weishampel, J.F., Blair, J.B., Knox, R.G., Dubayah, R. & Clark, D.B. (2000) Volumetric lidar return patterns from an old-growth tropical rainforest canopy. *International Journal of Remote Sensing*, **21**, 409–415.
- Whittaker, R.H. (1975) *Communities and Ecosystems*, 2nd revised. Macmillian, USA.
- Willis, C.G., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Auld, J.R., Venable, D.L., Cavender-Bares, J., Donohue, K., Rubio de Casas, R. & The NESCent Germination Working Group. (2014) The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist*, **203**, 300–309.
- Wolf, A., Ciais, P., Bellassen, V., Delbart, N., Field, C.B. & Berry, J.A. (2011) Forest biomass allometry in global land surface models. *Global Biogeochemical Cycles*, **25**, GB3015.
- Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A. & Paton, S. (2004) Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, **85**, 484–489
- Wulder, M.A., White, J.C., Nelson, R.F., Nelson, E., Ørka, H.O., Coops, N.C., Hilker, T., Bater, C.W. & Gobakken, T. (2012) Lidar sampling for large-area forest characterization: A review. *Remote Sensing of Environment*, **121**, 196–209.
- Xia, J., Niu, S., Ciais, P., Janssens, I.A., Chen, J., Ammann, C., Arain, A., Blanken, P.D., Cescatti, A., Bonal, D., Buchmann, N., Curtis, P.S., Chen, S., Dong, J., Flanagan, L.B., Frankenberg, C., Georgiadis, T., Gough, C.M., Hui, D., Kiely, G., Li, J., Lund, M., Magliulo, V., Marcolla, B., Merbold, L., Montagnani, L., Moors, E.J., Olesen, J.E., Piao, S., Raschi, A., Rouspard, O., Suyker, A.E., Urbaniak, M., Vaccari, F.P., Varlagin, A., Vesala, T., Wilkinson, M., Weng, E., Wohlfahrt, G., Yan, L. & Luo, Y. (2015) Joint control of terrestrial gross primary productivity by plant phenology and physiology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 2788–2793.
- Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K., Eastman, J.M., Smith, S.A., FitzJohn, R.G., McGlenn, D.J., O'Meara, B.C., Moles, A.T., Reich, P.B., Royer, D.L., Soltis, D.E., Stevens, P.F., Westoby, M., Wright, I.J., Aarssen, L., Bertin, R.I., Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, M.R., Oleksyn, J., Soltis, P.S., Swenson,

- N.G., Warman, L. & Beaulieu, J.M. (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, **506**, 89–92.
- Zhang, K., de Almeida Castanho, A.D., Galbraith, D.R., Moghim, S., Levine, N.M., Bras, R.L., Coe, M.T., Costa, M.H., Malhi, Y., Longo, M., Knox, R.G., McKnight, S., Wang, J. & Moorcroft, P.R. (2015) The fate of Amazonian ecosystems over the coming century arising from changes in climate, atmospheric CO₂, and land use. *Global Change Biology*, **21**, 2569–2587.
- Zolkos, S.G., Goetz, S.J. & Dubayah, R. (2013) A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, **128**, 289–298.

ANNEXES
Suppléments au chapitre 1

Procedure implemented in case of change in the point of measurement between two field campaigns.

Because biomass equations are based on above-buttress tree diameters, and because buttresses or any bole irregularity have a faster radial increment than the rest of the trunk, measuring diameter above buttresses is critical (Clark 2002). However, in long term censuses, the point of measurement (POM) of the diameter has sometimes to be moved between two censuses, in anticipation of future buttress growth above the original POM. In our study site, if a tree had a POM change between the 2008 and 2012 censuses (n=359 trees; 2.3% of all trees) we measured the diameter both at the old POM (the 2008 one) and at the new POM (the 2012 one). We then estimated the diameter at the new POM for the 2008 census using the ratio of the diameter at the new POM and diameter at the original POM from the 2012 census (i.e. DBH3 in Rainfor protocol; Lopez-Gonzalez *et al.* 2011). Hence, for those trees, the DBH measured at the new POM in 2012 was used for the 2012 census (i.e. DBH1) and the DBH estimated at the new POM in 2008 was used for the 2008 census (i.e. DBH3). For all other trees, the diameter at the original POM was retained in both censuses (i.e. DBH1).

Biomass equations for *Euterpe oleracea* Mart.

We used the destructive sampling data of Miranda *et al.* (2012) for 13 *Euterpe oleracea* palms to construct specific biomass equations. We constructed new equations because of a problem detected in Miranda *et al.* (2012). Stem, edible part, leaves, fruits and bunches were weighted to give the total above ground dry biomass (AGB, in kg). The diameter at breast height (D) ranged from 4.6 cm to 12.0 cm, the total height from 4.0 m to 15.6 m and AGB from 1.8 kg to 25.2 kg.

A first equation considering only the diameter (D , cm) as predictor was fitted using a log-log linear model (AIC=8.68 while a quadratic form gave an AIC of 9.98) of the form:

$$\ln(AGB) = a + b \times \ln(D)$$

Such model may be used to estimate AGB only if the residuals are normally distributed. However, the log-transformation of the data introduce a bias in the final AGB estimate. To correct for this bias we used the correction factor proposed by Baskerville (1972):

$$CF = \sigma^2 / 2$$

where σ is the residual standard error of the log-log model. This correction factor should be used during the back-transformation of the data:

$$AGB = \exp(a + CF + b \times \ln(D))$$

The final biomass equation, applying the Baskerville correction was:

$$AGB = \exp(-3.863 + 2.987 \times \ln(D))$$

The residual standard error of the log-log linear model was 0.292, the intercept $a=-3.906$ and the slope $b=2.987$ (see also Fig S3a).

A second equation considering both the diameter and the height (H , m) as predictors was fitted using a log-log linear model (AIC=-0.48) of the form:

$$\ln(AGB) = a + b \times \ln(D^2 \times H)$$

The final biomass equation, applying the Baskerville correction, was:

$$AGB = \exp(-3.290 + 0.879 \times \ln(D^2 \times H))$$

The residual standard error of the log-log linear model was 0.205, the intercept $a=-3.311$ and the slope $b=0.879$ (see also Fig S3b).

Linking forest structure and dynamics with terrain-derived variables.

Environmental variation at the landscape scale is expected to control the variability of AGB stocks (Laurance *et al.* 1999; Clark & Clark 2000), but it is difficult to assess this dependence from ground-based studies, because large contiguous permanent plots are typically less than 1 km², and truly randomly distributed tree plots over the landscape are rare (Clark & Clark 2000; Clark & Kellner 2012). We thus considered four terrain-derived variables as potential predictors of spatial variation in AGB and in AGB change: elevation, wetness, slope and curvature. These variables were estimated from the DEM constructed from the LiDAR bare earth points, as described in the method section, at 5-m resolution. Soil wetness was derived using routines implemented in RSAGA (Brenning 2007): the closed surface depressions in the elevation model were filled using the algorithm of Wang & Liu (2006) and preserving a minimum slope gradient of 0.5° between 5x5 m cells. The SAGA wetness index was calculated using this depression-free DEM. This index is similar to the commonly used topographic wetness index but provides a more realistic, higher potential soil wetness in the valley floors characterized by a small vertical distance to a channel (Böhner *et al.* 2002). Elevation and the SAGA wetness index were then averaged at coarser resolution depending on the analyses (see below). Because slope and curvature both depend on the spatial grain, we estimated independent slopes and curvatures at each spatial grain using the mean elevation at that grain. Both slope and curvature were calculated using an algorithm due to Zevenbergen & Thorne (1987) and implemented in RSAGA, where topographic indices are related to the central point of a 3x3 elevation submatrix using a polynomial of degree two.

We assessed the significance of the associations between H_{50} , or H_{50} changes (ΔH_{50}), and terrain-derived variables at different spatial grains in order to assess the scale-dependency of these associations. We used H_{50} instead of the LiDAR's AGB because it was impossible to construct an independent and reliable LiDAR-AGB model at each spatial grain. To test the significance of these associations, we used a torus translation test (Harms *et al.* 2001), i.e. a randomization of the relative position of two maps, assuming closed boundary conditions, such that the opposite edges of a map are wrapped into a torus (donut-like) shape. This procedure preserves the spatial autocorrelation within both maps, yet randomizes their relative positions. For each terrain-derived variables, four maps were considered, the real map, a 180° rotated map, a mirror map, and a 180° rotated and mirror map. These manipulations increase the number of unique torus translations. A maximum of 10,000 randomizations were carried out for each test. The degree of association was quantified using Spearman's ρ coefficient of correlation between H_{50} , or H_{50} changes, and each of the terrain-derived variables. Because Spearman's correlation is a ranked test, and there exists a positive and monotonic relation between H_{50} and AGB in our LiDAR-AGB model, the reported correlations are expected to be strictly identical with a correlation that would consider the LiDAR-derived AGB instead of H_{50} . The null hypothesis of no terrain effect on H_{50} , or H_{50} change, was assessed by computing the proportion of simulated correlation values exceeding the values estimated from the observed data (it is a P-value; since correlation can be positive or negative, we performed

a two-tailed test). For this analysis, we discarded all pixels that were (i) disturbed by research activities (field stations, 3.7 ha), (ii) located on large rivers (28.7 ha), (iii) located on the granitic outcrop of the Inselberg (112.4 ha) and (iv) for which the LiDAR point density was too low in 2007/8 (the area concerned depends on the spatial resolution of the analysis; Fig. S1a).

Spatial variation in forest structure was primarily related to elevation with a positive correlation between AGB and elevation (Fig. S5a). This is consistent with the results from Castilho *et al.* (2006) and Ferry *et al.* (2010), in Amazonian forests, and with the results from McEwan *et al.* (2011) in Taiwanese forests. By contrast, Detto *et al.* (2013), working in a Panamanian forest landscape, found that canopy height was higher in valleys, near river streams. The most likely explanation for such a discrepancy is that the climate and/or the drainage contexts differ across these study areas. In Panama, trees are more drought-stressed than in our study landscape (Engelbrecht *et al.* 2007). In contrast, the valleys of our study area are characterized by a shallow water table and are regularly flooded, thus offer anoxic conditions for tree roots during at least part of the year (see also Ferry *et al.* 2010). Such harsh anoxic conditions may constitute a strong limitation to tree growth and to deep rooting, limiting maximum tree height due to the structural vulnerability and thus limiting the ability of forests to store AGB in valleys. Both wetness index and curvature confirmed that canopy height, and thus AGB, was higher in the driest (and most convex) areas. Consistent with Castilho *et al.* (2006) but contrary to Mascaro *et al.* (2011) and Ferry *et al.* (2010), slope was not significantly related to AGB at most scales in our study area. In the light of this discussion, it is reasonable to propose that environmental controls on AGB stocks, which at first sight appear idiosyncratic across regions, may be controlled by complex edaphic processes, such as the depth of the water table, soil structure and the bedrock depth (Emilio *et al.* 2013). A representative AGB sampling design should be implemented in close regard to the local topography, but should also seek a better understanding of these outstanding issues.

Contrary to Ferry *et al.* (2010), we found no statistical effect of our terrain derived indices on canopy dynamics (Fig S5b). It is possible that terrain variation may not be pronounced enough at our site to significantly affect this dynamics, at least over the time window of our study. We however observed some trends, like higher canopy change on steeper slope, but the high stochasticity in treefall gap formation have probably generated noise in such relation.

TABLES

Table S1. Coefficients of height-diameter allometries. All models were fitted using power-law models of the form $\ln(H) = a + b \times \ln(D) + c \times \ln(D)^2 + \varepsilon$. N is the number of trees; Dmax is maximum tree DBH; Hmax is maximum tree height; *a*, *b* and *c* are the model coefficients; *RSE* is the residual standard error of the model.

Plot	N	Dmax	Hmax	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>RSE</i>
General	2212	160	56	0.782	0.870	-0.050	0.213
<i>Euterpe</i> plots	135	90	44	0.005	1.277	-0.113	0.262
Grand plateau	478	123.2	56	0.491	0.995	-0.059	0.208
Low forest	226	54.4	22.5	0.801	1.054	-0.130	0.149
Parare	435	120.3	48	-0.305	1.574	-0.155	0.203
Petit plateau	443	160	50	0.595	0.960	-0.059	0.197
Ringler	495	116.2	42	0.378	1.259	-0.129	0.195

Table S2. Performance comparisons of several LiDAR metrics to infer *AGB* at 1-ha resolution. All metrics were calculated from the LiDAR cloud dataset except the two last metrics (Lorey's height analogue and H_{50} canopy model) which were calculated based on the canopy model, itself derived from the LiDAR cloud data. The Lorey's height analogue (L) was derived from the Lorey's height, where tree height is weighted by basal area, and was calculated as $L = \sum H \times H^2 / \sum H^2$ where H is the pixel height of the canopy model. H_{50} turned out to be the most efficient metric to infer *AGB*. For comparison purpose, linear models were fitted with an intercept. Power models were fitted as in the present study with no intercept for biological reasons (see methods in the main paper). All metrics, except the Lorey's height analogue and the H_{50} canopy model, were calculated directly with the FUSION software (see methods).

LiDAR metrics	Linear Model		Power model	
	RSE	R ²	RSE	R ²
Maximum height	80.2	0.02	80.2	0.03
Mean height	59.3	0.46	59.3	0.48
Mode of height distribution	56.1	0.52	56.1	0.51
Skewness of height distribution	58.1	0.48	*	*
5 th Percentile	75.9	0.12	75.9	0.16
10 th Percentile	69.6	0.26	69.3	0.31
20 th Percentile	63.2	0.39	63.1	0.42
30 th Percentile	59.5	0.46	59.5	0.47
40 th Percentile	58.2	0.48	58.2	0.49
50 th Percentile	56.6	0.51	56.6	0.52
60 th Percentile	57.0	0.50	57.0	0.51
70 th Percentile	57.6	0.49	57.6	0.50
80 th Percentile	61.0	0.43	61.0	0.44
90 th Percentile	70.4	0.24	70.3	0.25
95 th Percentile	77.1	0.09	77.2	0.08
Canopy relief ratio (((mean - min) / (max - min)))	57.9	0.49	58.2	0.51
Lorey's height	67.4	0.30	67.2	0.30
H50 canopy model	54.7	0.54	54.7	0.55

* impossible to fit the model due to negative values

Table S3. Results from the model selection approach using H_{50} and any other of the additional LiDAR-based metrics described in Table S2 in a linear model of the form $AGB = a + b \times H_{50} + c \times X$, where X is the additional metric tested given in the table. RSE: Residual Standard Error, AIC: Akaike Information Criterion.

Models	RSE	Adjusted R ²	AIC	AIC weights
AGB~H50	54.7	0.52	318.3	0.06
AGB~H50+Maximum height	53.7	0.54	318.1	0.06
AGB~H50+Mean height	55.6	0.51	320.2	0.02
AGB~H50+Mode of height distribution	54.5	0.53	319.1	0.04
AGB~H50+Skewness of height distribution	54.9	0.52	319.5	0.03
AGB~H50+5 th Percentile	55.7	0.51	320.3	0.02
AGB~H50+10 th Percentile	55.6	0.51	320.2	0.02
AGB~H50+20 th Percentile	55.7	0.51	320.3	0.02
AGB~H50+30 th Percentile	55.7	0.51	320.3	0.02
AGB~H50+40 th Percentile	55.6	0.51	320.2	0.02
AGB~H50+50 th Percentile	55.7	0.51	320.3	0.02
AGB~H50+60 th Percentile	55.5	0.51	320.1	0.02
AGB~H50+70 th Percentile	55.7	0.51	320.3	0.02
AGB~H50+80 th Percentile	55.6	0.51	320.2	0.02
AGB~H50+90 th Percentile	55.2	0.52	319.7	0.03
AGB~H50+95 th Percentile	55.4	0.51	320.0	0.02
AGB~H50+Canopy relief ratio (((mean - min) / (max - min)))	54.1	0.54	318.6	0.05
AGB~H50+Lorey's height	55.4	0.51	319.9	0.02

Table S4 Area and mean LiDAR-based canopy height and above ground biomass (AGB) and change per vegetation units. The 50-m resolution LiDAR- AGB map was used. Grids of 50 m x50 m were assumed to belong to the vegetation type containing their center.

Forest type	Tall forests	Low forests	Flooded area	Marantaceae, Heliconiaceae or Bamboo	Liana forest	Granitic outcrop
Area (ha)	1740.7	216.5	310	42.7	23.5	70.2
Mean canopy height (m)	36.2	18.9	31.1	6.9	18.8	4.7
Mean AGB (Mg.ha⁻¹)	382.0	167.7	310.3	40.3	154.3	17.9
Mean ΔAGB (Mg.ha⁻¹.yr⁻¹)	-0.80	-1.81	-0.37	-0.86	-0.56	0.36

Table S5. Field plot-based measures used in the Asner and Mascaro’s (2014) regionally-adjusted approach at the 1-ha scale. Field AGB: field above ground biomass; BA: basal area; BA-weighted WD: Basal area-weighted wood density; TCH: Top-of-canopy height (i.e. mean height of the canopy model).

Field AGB (Mg.ha ⁻¹)	BA (m ² ha ⁻¹)	BA-weighted WD (g cm ⁻³)	TCH (m)
435.851	33.316	0.674	31.958
408.286	31.173	0.669	33.416
425.544	32.134	0.650	34.675
460.996	34.203	0.703	32.466
428.731	32.639	0.683	34.001
372.095	29.720	0.666	32.463
373.528	28.268	0.684	31.849
371.732	27.653	0.689	32.409
277.978	23.483	0.660	28.508
498.848	35.111	0.711	34.887
386.824	29.466	0.686	33.665
403.960	30.035	0.697	33.977
432.718	30.861	0.680	33.551
462.056	31.937	0.695	33.523
573.791	34.941	0.716	34.122
358.252	26.359	0.660	30.206
296.772	24.386	0.626	26.293
298.655	22.773	0.653	25.843
269.059	22.310	0.632	24.935
321.541	25.308	0.649	28.099
267.069	23.832	0.599	24.588
283.933	22.641	0.646	21.872
480.790	34.332	0.671	31.618
486.860	38.028	0.629	29.855
423.844	33.332	0.624	33.690
465.724	37.528	0.631	28.102
491.912	36.958	0.656	31.864
402.381	31.525	0.638	30.763
343.125	27.887	0.726	25.282

Table S6. Field plot-based measures used in the Asner and Mascaro's (2014) regionally-adjusted approach at the 0.25-ha scale. Field AGB: field above ground biomass; BA: basal area; BA-weighted WD: Basal area weighted wood density; TCH: Top-of-canopy height (i.e. mean height of the canopy model).

Field AGB (Mg.ha ⁻¹)	BA (m ² ha ⁻¹)	BA-weighted WD (g cm ⁻³)	TCH (m)
363.779	28.143	0.687	30.469
449.262	35.238	0.676	32.524
501.634	36.495	0.682	33.729
428.565	33.351	0.652	31.032
395.521	30.977	0.687	31.297
361.280	29.000	0.654	35.164
351.988	26.762	0.666	32.314
524.355	37.954	0.669	34.821
437.558	32.884	0.657	31.031
425.603	32.739	0.642	36.106
411.660	31.518	0.663	33.486
425.158	31.084	0.639	38.075
470.863	33.572	0.731	30.121
477.008	37.358	0.666	37.871
474.401	35.477	0.703	32.458
419.968	30.136	0.716	29.665
408.593	29.535	0.723	35.343
547.537	37.262	0.729	35.327
409.695	34.285	0.628	35.271
348.462	29.386	0.649	30.060
359.468	27.885	0.709	30.759
408.847	31.856	0.667	30.840
358.166	29.306	0.655	31.391
360.866	29.691	0.637	36.861
431.776	31.110	0.683	32.366
309.273	25.860	0.664	30.272
418.860	31.041	0.669	33.578
333.739	24.984	0.725	31.165
326.976	27.694	0.649	29.931
354.896	27.110	0.696	32.033
350.346	25.638	0.700	32.978
453.827	29.994	0.711	34.693
223.797	19.881	0.651	25.417
247.555	21.348	0.666	26.977
358.887	28.825	0.673	28.083
280.369	23.702	0.646	33.556
472.425	33.242	0.736	33.828
593.821	41.254	0.710	36.238
406.448	31.522	0.679	33.690

Table S6 (Continued)

521.833	34.295	0.718	35.868
380.627	27.345	0.716	34.312
534.237	37.719	0.715	38.720
312.780	25.811	0.660	31.940
313.072	26.351	0.639	29.540
388.762	30.266	0.675	31.979
419.552	29.859	0.714	34.538
353.934	26.604	0.701	37.933
444.443	32.554	0.700	31.540
504.329	37.113	0.671	34.391
474.192	30.305	0.699	36.892
294.811	22.152	0.691	29.418
456.954	33.757	0.665	33.420
413.100	30.323	0.661	32.149
420.019	30.514	0.678	37.624
561.352	36.278	0.701	34.084
453.289	30.569	0.739	30.506
615.993	37.028	0.726	38.094
796.534	44.196	0.710	33.955
361.345	24.676	0.695	30.624
520.523	33.768	0.729	33.812
408.051	29.228	0.652	30.983
424.841	30.021	0.656	31.283
276.680	21.916	0.648	26.753
322.695	24.163	0.685	31.806
301.880	24.355	0.637	29.938
266.201	25.083	0.589	23.367
189.948	19.178	0.593	25.019
282.187	22.197	0.652	26.847
266.595	22.215	0.632	23.721
328.135	25.204	0.633	30.658
390.736	25.380	0.695	28.610
208.934	18.260	0.647	20.374
390.483	28.474	0.644	26.846
165.044	15.410	0.649	22.745
175.522	17.524	0.589	20.982
335.180	26.540	0.648	29.391
394.872	29.946	0.633	31.268
195.600	18.150	0.604	28.171
229.539	18.999	0.705	27.870
458.468	33.308	0.659	25.316
195.376	18.664	0.596	19.253
224.545	21.020	0.624	21.455
282.759	25.337	0.574	27.470
361.523	29.853	0.604	30.384

Table S6 (Continued)

258.376	20.916	0.611	18.573
361.712	25.774	0.681	25.183
287.047	22.400	0.685	21.130
225.707	21.121	0.598	22.679
439.516	34.740	0.632	29.790
343.315	27.496	0.621	32.758
712.186	47.160	0.685	36.751
428.515	27.991	0.745	27.118
467.267	36.039	0.642	33.513
671.351	51.232	0.609	31.986
474.558	33.933	0.698	26.779
304.388	27.654	0.574	27.233
363.755	30.492	0.597	32.513
367.839	30.211	0.593	34.736
417.012	32.158	0.638	31.345
532.531	39.254	0.656	36.204
343.364	29.486	0.637	23.564
422.737	34.234	0.622	28.870
491.150	37.226	0.648	32.993
589.090	47.315	0.623	26.640
518.522	37.988	0.659	31.595
534.328	37.752	0.684	33.144
453.774	35.350	0.639	32.789
461.238	36.776	0.638	29.999
501.773	36.450	0.648	35.410
404.264	30.966	0.636	34.250
383.962	31.069	0.627	26.592
316.460	27.252	0.639	26.974
363.769	28.968	0.715	24.723
268.288	23.196	0.715	24.740
380.853	31.195	0.751	24.721
375.125	29.721	0.716	26.913
172.462	29.458	0.507	19.284
259.520	29.358	0.565	25.583
227.140	30.400	0.696	17.604

FIGURES

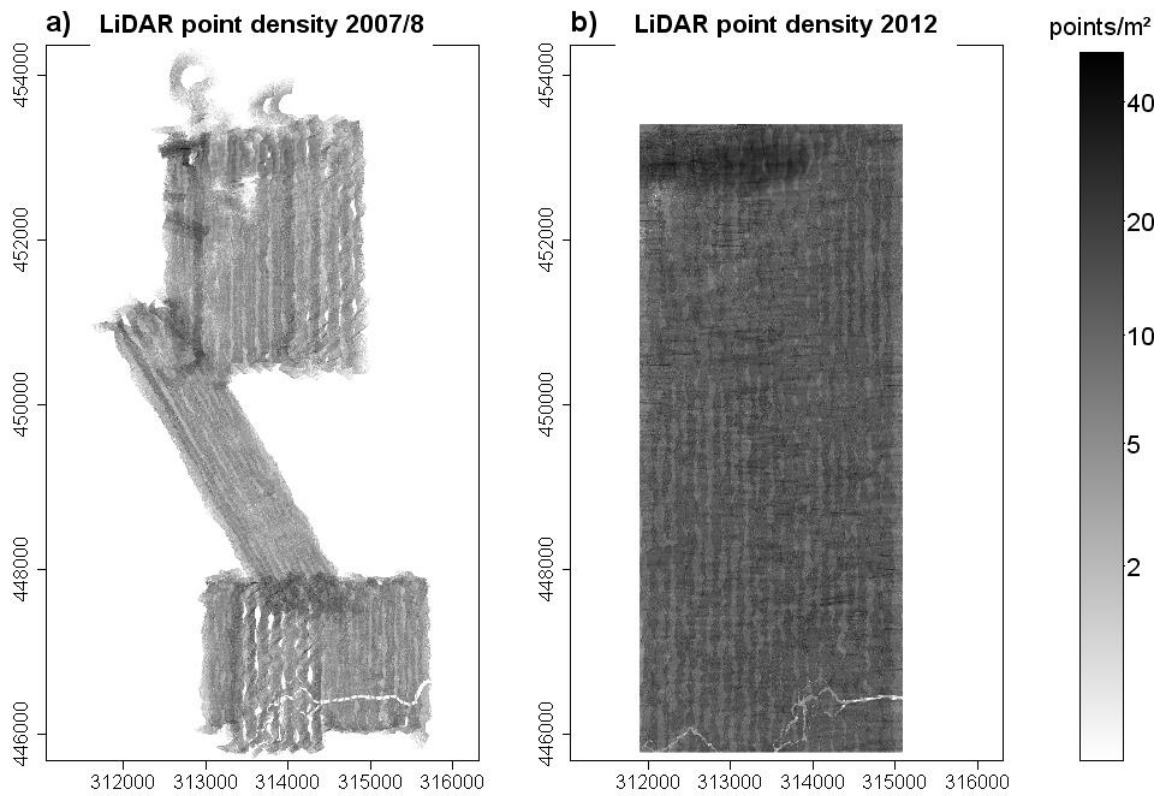


Figure S1: LiDAR point density (points/m²) over the study area. The number of points per m² at 5 m resolution was calculated using the FUSION software and only considering the last returns from the 2007/8 LiDAR cover (a) and the 2012 LiDAR cover (b). Colors follow a log +1 transform gradient. Geographic coordinates are in WGS84, UTM 22N.

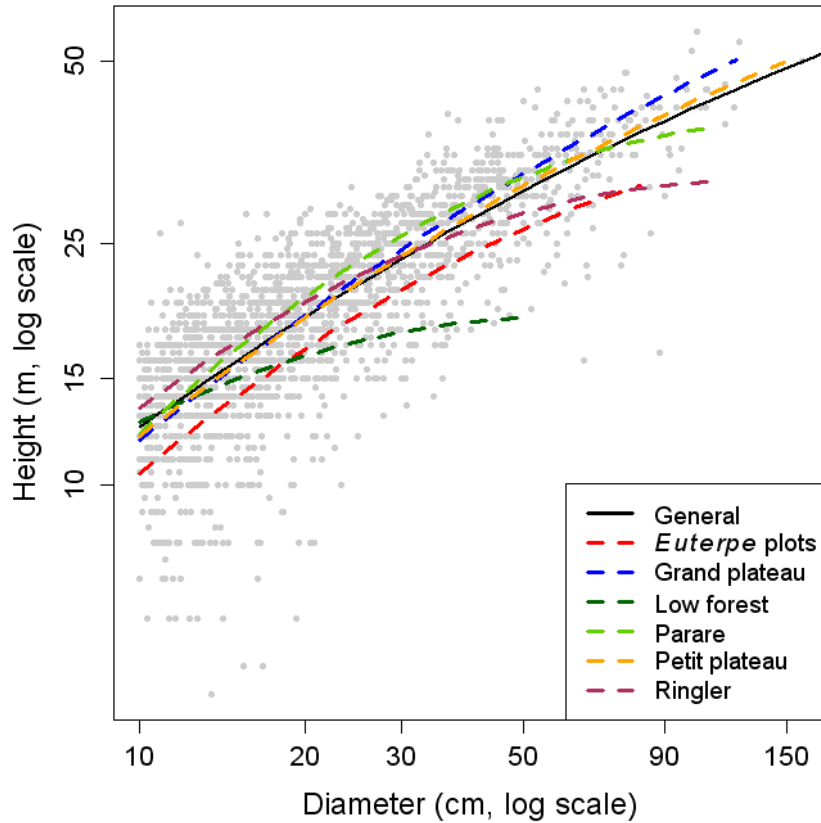


Figure S2: General and plot-specific height-diameter allometries in the study area. All models were fitted using power-law models of the form $\ln(H) = a + b \times \ln(D) + c \times \ln(D)^2 + \varepsilon$ where H is tree height and D diameter at breast height. The general regression considered all the measurements while the plot-specific models were calculated independently in each plot, except for the “*Euterpe*” plots for which data were combined due to their proximity and similarity and to increase the number of trees (palms, such as *Euterpe oleracea*, were not considered). Tree heights for AGB calculation were then estimated from plot-specific models using the Baskerville correction during the back-transformation (see methods)

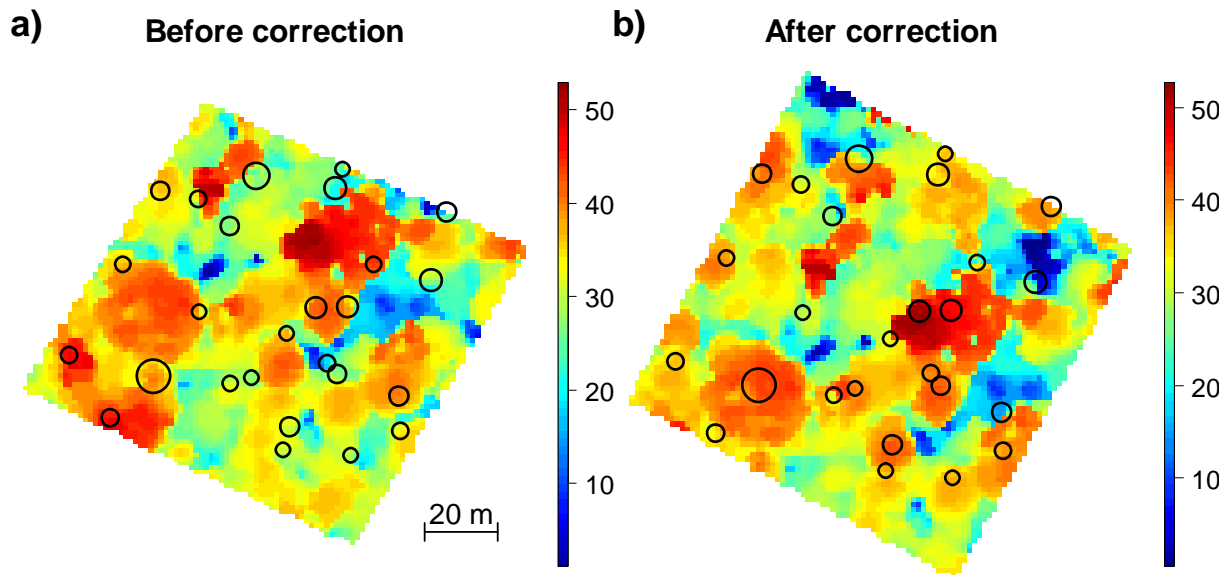


Figure S3: Correcting field plot coordinates. (a) A single GPS measure of the UTM coordinates was taken at each corner of a 1-ha field plot. (b) A correction is applied to the field plot coordinates in three steps: 1) time-averaged multiple GPS measures were taken at the four corners of the plots; 2) The corner having the most stable coordinates through time was selected and the coordinates of the three other corners were calculated from the size and orientation of the field plot, assuming a deviation of 18° from the magnetic North pole to the geographic North pole; 3) Field plots coordinates were finally translated to better match the canopy height model (m) and the location of large trees. In both panels, trees with a DBH greater than the 0.96 quantile of the DBH size distribution are represented, the size of the circles being proportional to the diameter. This example corresponds to the most extreme correction of our permanent sampling plots (1-ha subplot E20 in the “Petit plateau” plot).

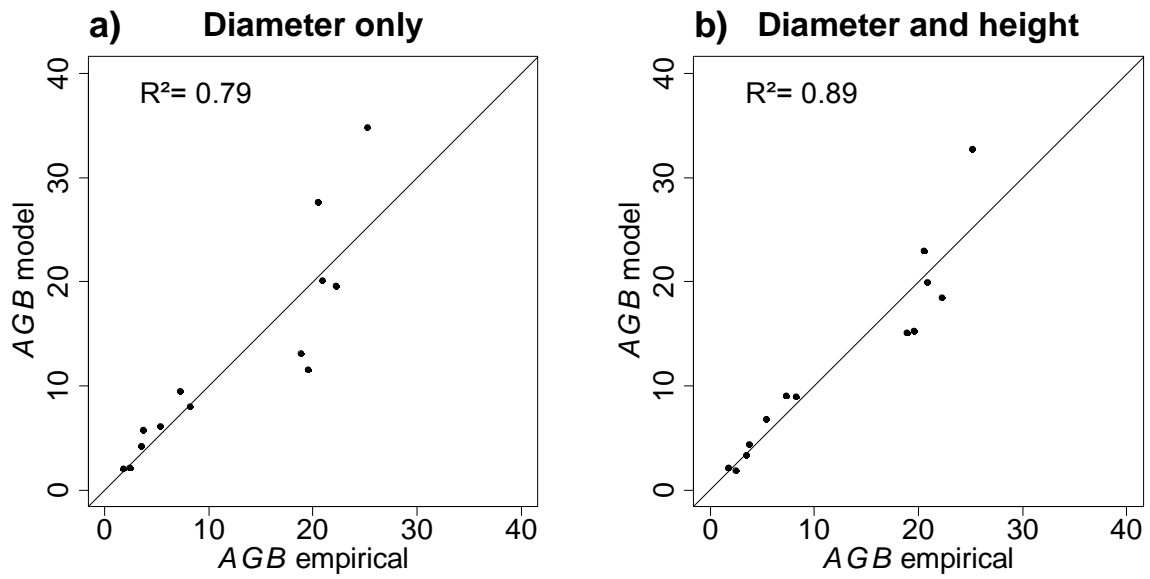


Figure S4: Biomass models specific to *Euterpe oleracea* using (a) only the diameter as predictor; or (b) both the diameter and the height as predictors. The x axes represent the above ground biomass (AGB, kg) measured from the field and the y axes represent the AGB estimated with the models. The R-square obtained after back-transformation are given within the panels.

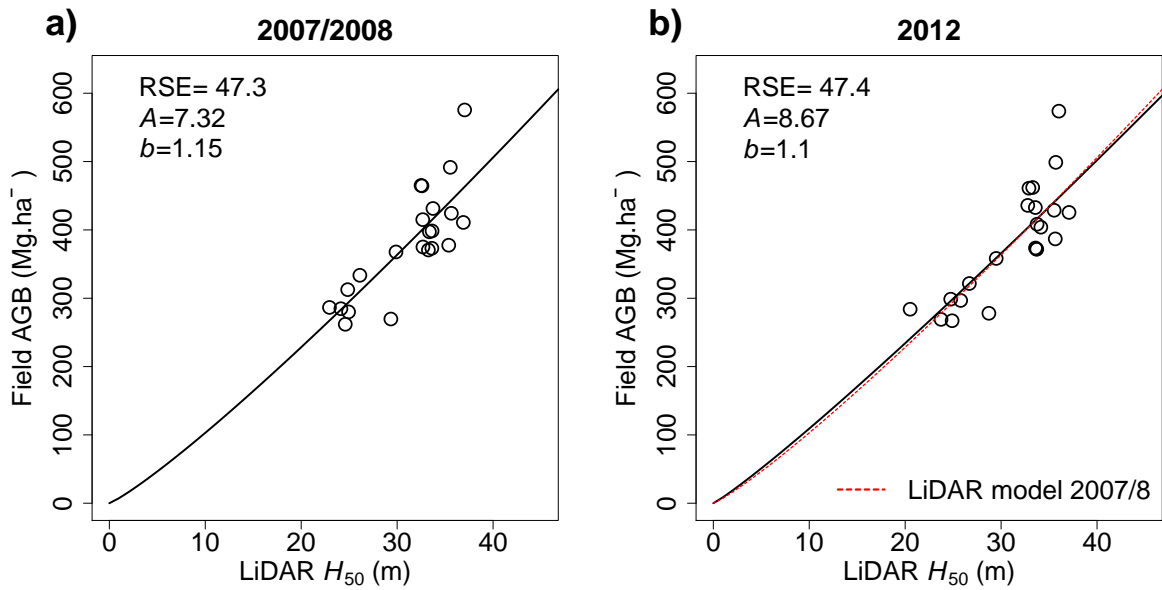


Figure S5: AGB-LiDAR models. The model provided in equation (8) is fitted against field data. (a) Stand-scale AGB from the 2008 survey regressed against H_{50} calculated from the 2007/8 canopy model. (b) Same as panel a, but for 2012. In both cases, the residual standard error (RSE, Mg ha⁻¹) and model coefficients A and b are provided within the panels. The fitted line from panel (a) is also represented on panel (b) in red. The models provided similar results (i.e. mean relative difference <0.5% between predicted AGB values) with the same error. Only plots surveyed twice were included in the comparison (22ha).

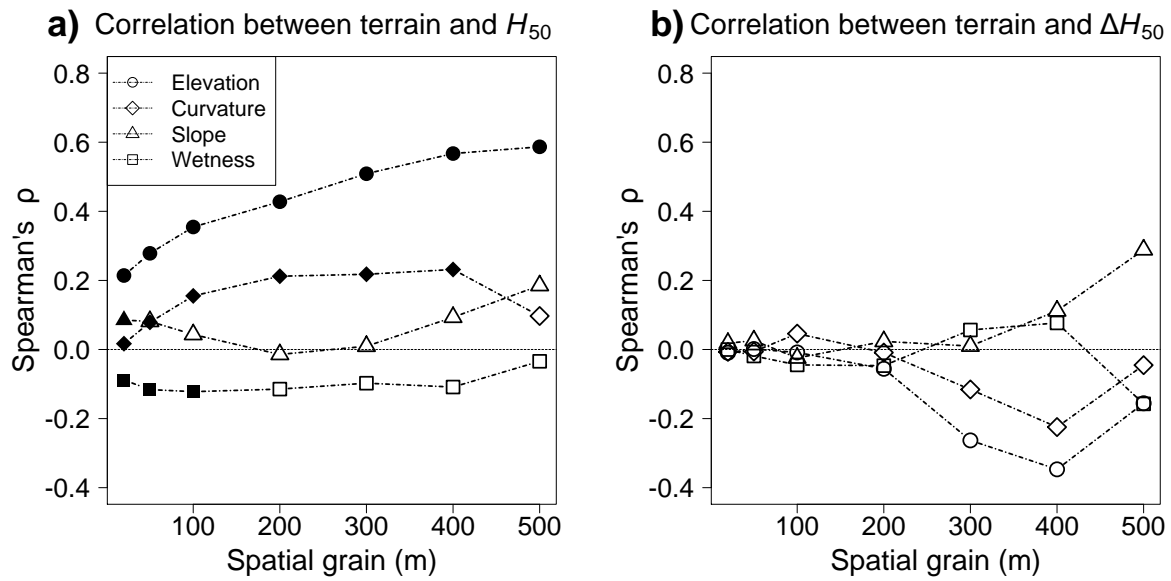


Figure S6: Relationship between terrain-derived variables and (a) canopy structure (H_{50}) and (b) canopy change (ΔH_{50}) at different spatial grains. The Spearman correlation was calculated between the dependent variables and four terrain-derived variables. Significance of correlations was assessed using a torus translation test. Significance ($p < 0.05$) is illustrated by filled symbols and non-significance ($p \geq 0.05$) by open symbols.

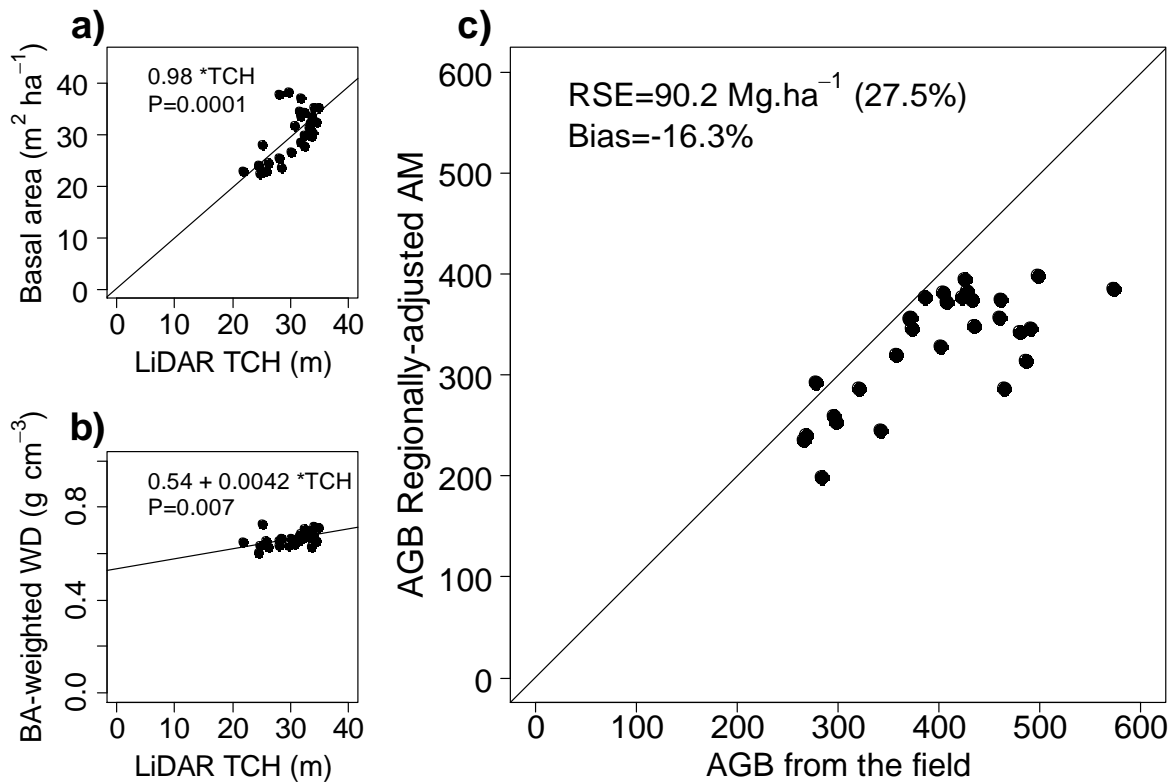


Figure S7: Validation of the Asner and Mascaro's (2014) regionally-adjusted approach on the Nouragues study area. This approach consists in using field data to model the relationship (a) between the basal area (BA) and the LiDAR top of canopy height (TCH) and (b) between the BA-weighted wood density and TCH in order to (c) estimate the above ground biomass (AGB) through the generic equation: $AGB = 3.8358 \times TCH^{0.2807} \times BA_{est}^{0.9721} \times \rho_{BA_{est}}^{1.3763} / 0.48$ (1/0.48 being the conversion factor from carbon to biomass). This equation allows for regional variation in wood density and stocking to influence the generic equation output (Asner & Mascaro 2014). Similar results were found with the older generic equation of Asner *et al.* (2012). The solid lines either represent the fitted line of a linear model (a and b) or the 1:1 line (c). Raw data are given in table S5-6.

References cited in Supplementary information:

- Asner, G.P. & Mascaro, J. (2014) Mapping tropical forest carbon: Calibrating plot estimates to a simple LiDAR metric. *Remote Sensing of Environment*, **140**, 614–624.
- Asner, G., Mascaro, J., Muller-Landau, H., Vieilledent, G., Vaudry, R., Rasamoelina, M., Hall, J. & van Breugel, M. (2012) A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, **168**, 1147–1160.
- Baskerville, G.L. (1972) Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, **2**, 49–53.
- Böhner, J., Köthe, R., Conrad, O., Gross, J., Ringeler, A. & Selige, T. (2002) Soil regionalisation by means of terrain analysis and process parameterisation. *Soil classification 2001*, Micheli, E., Nachtergaele, F., Montanarella, L. (ed.) European Soil Bureau, Research Report No. 7, EUR 20398 EN pp. 213–222. Luxembourg.
- Brenning, A. (2007) RSAGA: SAGA geoprocessing and terrain analysis in R. *R package version 0.9*.
- De Castilho, C.V., Magnusson, W.E., de Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P. & Higuchi, N. (2006) Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, **234**, 85–96.
- Clark, D.A. (2002) Are tropical forests an important carbon sink? reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications*, **12**, 3–7.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. (2000) Landscape variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology Management*, **137**, 185–198.
- Detto, M., Muller-Landau, H.C., Mascaro, J. & Asner, G.P. (2013) Hydrological Networks and Associated Topographic Variation as Templates for the Spatial Organization of Tropical Forest Vegetation. *PLoS ONE*, **8**, e76296.
- Emilio, T., Quesada, C.A., Costa, F.R.C., Magnusson, W.E., Schiatti, J., Feldpausch, T.R., Brienen, R.J.W., Baker, T.R., Chave, J., Álvarez, E., Araújo, A., Bánki, O., Castilho, C.V., Honorio C., E.N., Killeen, T.J., Malhi, Y., Oblitas Mendoza, E.M., Monteagudo, A., Neill, D., Alexander Parada, G., Peña-Cruz, A., Ramirez-Angulo, H., Schwarz, M., Silveira, M., ter Steege, H., Terborgh, J.W., Thomas, R., Torres-Lezama, A., Vilanova, E. & Phillips, O.L. (2013) Soil physical conditions limit palm and tree basal area in Amazonian forests. *Plant Ecology & Diversity*, **0**, 1–15.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubbell, S.P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, **447**, 80–U2.
- Ferry, B., Morneau, F., Bontemps, J.-D., Blanc, L. & 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**, 106–116.

- Harms, K., Condit, R., Hubbel, S.P. & Foster, R.B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de Merona, J.M., Chambers, J.Q. & Gascon, C. (1999) Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, **118**, 127–138.
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M. & Phillips, O.L. (2011) ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 610–613.
- Mascaro, J., Asner, G.P., Muller-Landau, H.C., Van Breugel, M., Hall, J. & Dahlin, K. (2011) Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado Island, Panama. *Biogeosciences*, **8**, 1615–1629.
- McEwan, R.W., Lin, Y.-C., Sun, I.-F., Hsieh, C.-F., Su, S.-H., Chang, L.-W., Song, G.-Z.M., Wang, H.-H., Hwang, J.-L., Lin, K.-C., Yang, K.-C. & Chiang, J.-M. (2011) Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1817–1825.
- Miranda, D.L.C. de, Sanquetta, C.R., Costa, L.G. da S. & Corte, A.P.D. (2012) Biomassa e carbono em Euterpe oleracea Mart. na ilha do Marajó - PA. *Floresta e Ambiente*, **19**, 336–343.
- Wang, L. & Liu, H. (2006) An efficient method for identifying and filling surface depressions in digital elevation models for hydrologic analysis and modelling. *International Journal of Geographical Information Science*, **20**, 193–213.
- Zevenbergen, L.W. & Thorne, C.R. (1987) Quantitative analysis of land surface topography. *Earth Surface Processes and Landforms*, **12**, 47–56.

ANNEXES
Suppléments au chapitre 2

Appendix S1: Quantification of liana infestation in tree crowns

The crown infestation index (COI) was higher in the liana-infested forest than in the transition area (Wilcoxon test, $p < 0.001$) (Figure S1). Consistently with our results with large liana, COI was negatively correlated with tree basal area growth rate even if the strength of the correlation was weak (Spearman $\rho = -0.04$, $p = 0.008$).

Appendix S2: Impact of liana infestation on individual tree growth

Across the 10-ha plot, the number of lianas and tree stems ≥ 10 cm DBH were stable between 2008 and 2012 (lianas: 303 to 307; trees: 4660 to 4676 see Table 1). The number of trees infested by large lianas (≥ 10 cm DBH) decreased slightly from 2008 to 2012 (from 261 to 240). Trees infested by liana were significantly larger than non-infested ones (Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0.001$). Although large trees displayed higher growth rates on average (Spearman's $\rho = 0.51$ between growth rate or relative growth rate and diameter; $p < 0.001$), we found a negative effect of liana infestation on tree growth; e.g. mean diameter growth was significantly higher for trees not infested by large lianas ($0.91 \text{ \% year}^{-1}$) than for infested ones ($0.40 \text{ \% year}^{-1}$; Wilcoxon test, $p < 0.001$). This result was consistent with previous findings (Clark & Clark 1990; Phillips *et al.* 2005; Schnitzer, Kuzee & Bongers 2005). We found no difference in mortality rate between infested and non-infested trees (2.1 \% year^{-1} in both cases). There was no relationship between liana infestation and mortality at the tree level. This result contrasts with the findings of Phillips *et al.* (2005) probably because of the shorter duration of our survey (4 years) compared to their (24-years). It also contrasts with the findings of Ingwell *et al.* (2010), who considered smaller lianas than in this study.

To evaluate the importance of below-ground competition we checked for the relation between tree growth and distance of the closest liana rooting point, between tree growth and the average distance of the five closest lianas rooting points and finally between tree growth and the number of large liana rooting points in a 20-m circle around the bases of the tree trunks. None of these variables improved tree growth models with or without COI as co-variable.

Appendix S3: Soil analyses

The bedrock of this area is metamorphic, derived from ancient volcanism of the Paramaca series (green rocks). The rock substratum of our study area should be similar, however, geological heterogeneity could occur at a very short distance.

To quantify the chemical composition in trace elements in the soil, samples were dried during 3 days at 50°C. We separated the fine soil fraction (< 2 mm mesh sieve), the large soil fraction (> 2 mm), and surface litter. These three fractions were ground finely into a powder (<80 µm), and they were analyzed independently at each sampling site.

To measure elemental concentrations, all samples were digested in Teflon Savillex® vial within individual polycarbonate compartments (A100) containing Teflon hot plates in a clean room (ISO3). For each sample, ~100 mg of powder was dissolved using HNO₃ and HCl, H₂O₂ and HF. We also performed a second method of sample dissolution, alkali fusion. In this second method, ca. 100 mg of sample was mixed with 600mg Spectroflux 100B fusing (Alfa Aesar®), which is composed of 80% lithium methaborate (LiBO₂) and 20% lithium tetraborate (Li₂B₄O₇). The mix was heated at 1100°C, and the resulting pellet was diluted into 10% HNO₃.

Appendix S4: Airborne LiDAR data acquisition processing, and analyses

The first LiDAR acquisitions overflight, based on a portable Riegl laser rangefinder (LMS6Q140i-60) flown on a helicopter, took place in November 2007. It measured the time-of-flight of 30 kHz infra-red laser pulses ($0.9\ \mu\text{m}$). The average laser pulse density was ca. 4 points per square meter (pt m^{-2}) with a scanning angle of 60° and a footprint of 0.45 m leading to a mean density of points of ca. $3.5\ \text{pt m}^{-2}$ in the zone of interest. Acquisition was conducted in last return mode to maximize vegetation penetration. The second acquisition was conducted in March 2012, based on a portable Riegl laser rangefinder (LMSQ 560, 200 kHz infra-red laser pulses at $1.5\ \mu\text{m}$) flown on a Britten-Norman BN-2 Islander aircraft at ca. 400 m above the ground. The average laser pulse density was ca. $5\ \text{pulse m}^{-2}$ with a scanning angle of 60° and a footprint of 0.25m. The system had multiple returns registering capacity leading to a mean density in last return mode of ca. $12.5\ \text{pt m}^{-2}$ in the zone of interest. Two dual-frequency GPS receivers coupled to an inertial navigation system allowed a sub-decimeter differential positioning.

Our LiDAR datasets consisted of a cloud of laser echoes originating from ground and vegetation. Ground points were identified using the TerraScan (TerraSolid, Helsinki) ‘Ground’ routine’. To maximize the ground point density and the elevation model accuracy, we combined the 2007 and the 2012 cloud point datasets in this process. This led to a mean number of ground points of $0.35\ \text{pt m}^{-2}$ over the entire area. Based on this dataset, we constructed a 1-m resolution elevation model using the “GridSurfaceCreate” procedure implemented in FUSION (McGaughey 2009). This procedure computes the elevation of each grid cell using the average elevation of all points within the cell (cells containing no ground points are filled by interpolation using neighbouring cells).

For both 2007 and 2012 cloud point datasets, 1-m and 5-m canopy models were built after outlier extraction, using the “CanopyModel” procedure implemented in FUSION. This procedure subtracts the elevation model from the height of each return and then uses the highest return value to compute the canopy surface model. A 3x3 cell median filter was applied to smooth the surface and avoid local unrealistic maxima. For the 2012 LiDAR dataset, we only considered the last return points in order to limit systematic biases in the comparison of the two LiDAR datasets (Vincent *et al.* 2012)

Supplementary figures and table

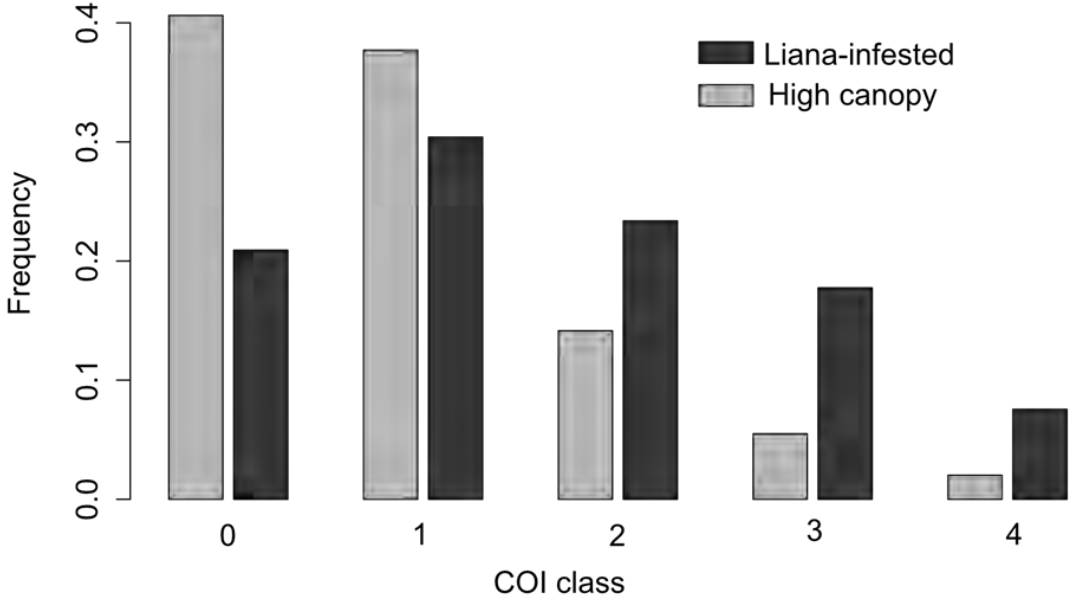


Figure S1: Crown occupation index (COI). COI ranges between 0 (absence of liana in the tree crown) and 4 (over 75% of the tree crown covered by liana leaves).. Difference significance was tested using a Chi² test. (Chi²:218.85, degree of freedom : 4, p<10⁻¹⁰)

)

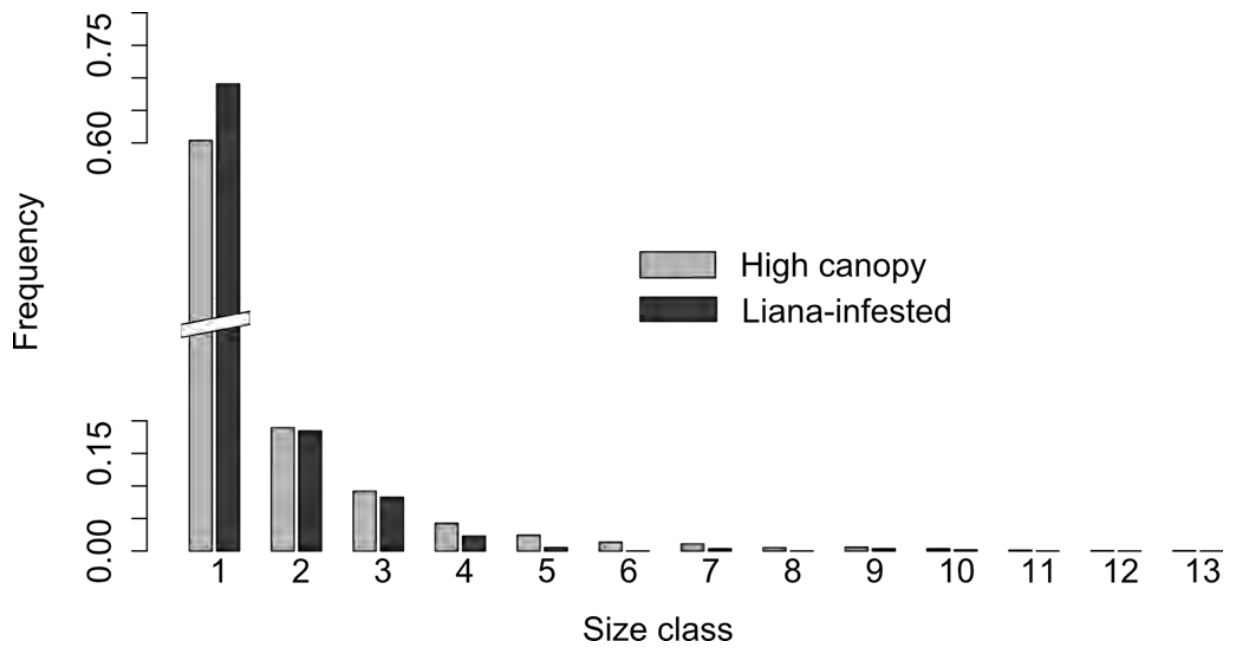


Figure S2: Size class distribution of trees in 2012. Proportions of trees in the different classes are reported. Classes are intervals of 10cm dbh (Class 1: dbh between 10 and 20 cm, class 2: dbh between 20 and 30 cm, and so forth).

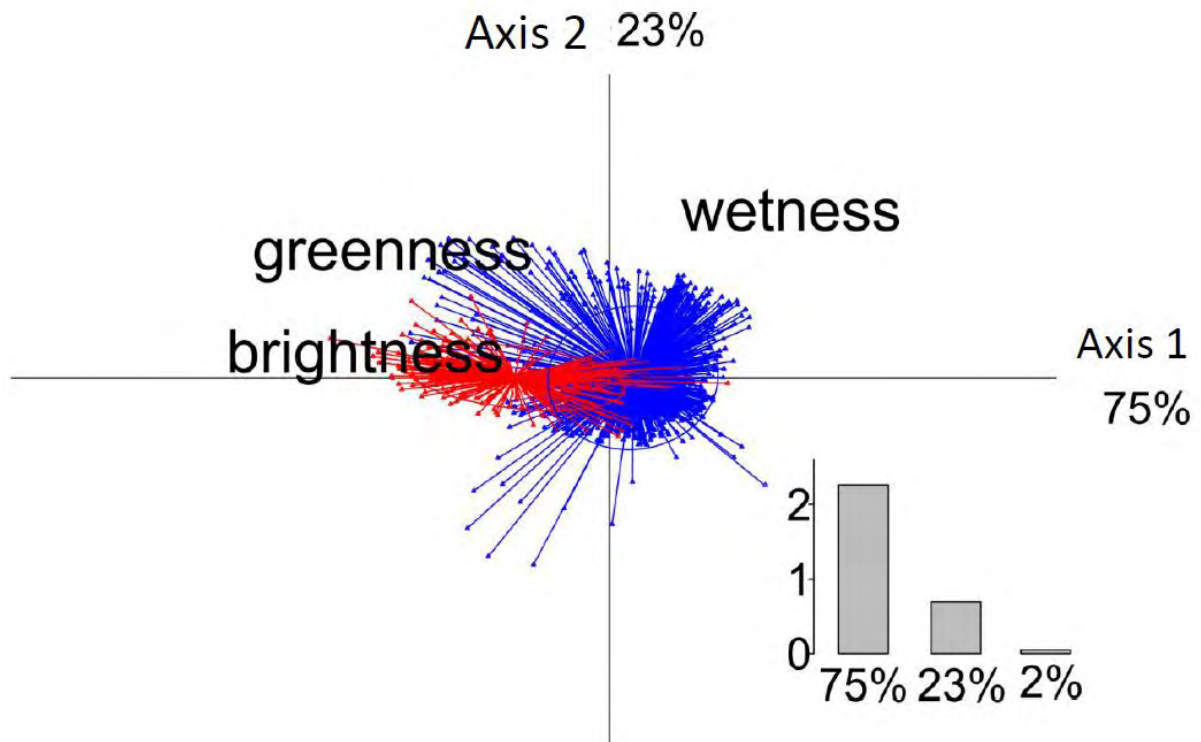


Figure S3: Principal Component Analysis (PCA) performed on the tasseled-cap indices of the 2006 Landsat image. Pixels located within the liana infested-area delineated with the 2007 LiDAR dataset are illustrated in red, and the other pixels in blue. The first axis opposing brightness/greenness to wetness represents 75% of the variance and discriminates the liana-infested forest from the high-canopy forest.

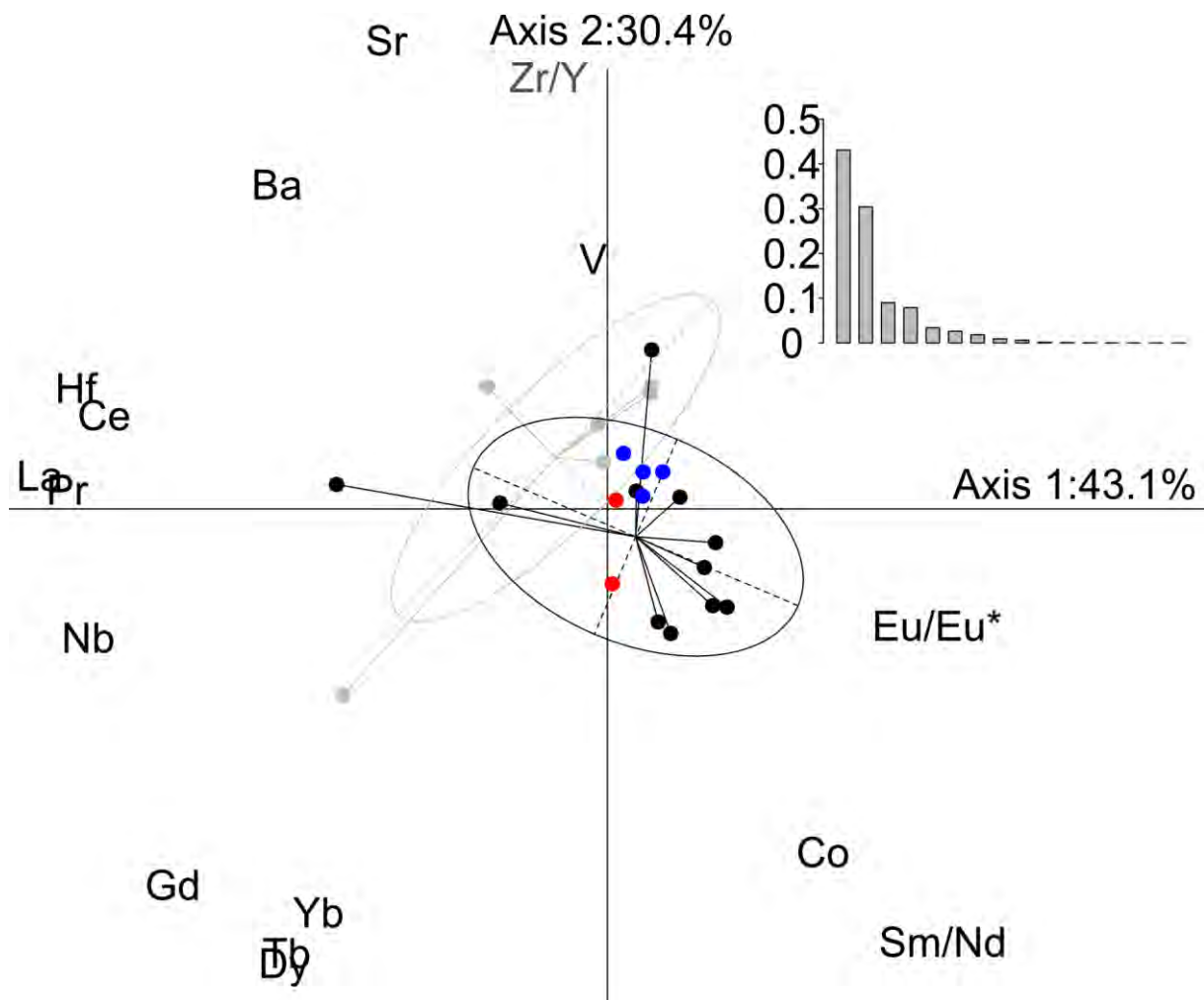


Figure S4: PCA of the chemical tracers in rocks of the Guiana Shield and in the available soil sample. Black: Plutonic rocks grey: volcanic rocks. Values for the soil samples in the Nouragues were plotted in the PCA coordinate system. Red dots: liana-infested forest soil, blue dots: high-canopy forest soil.

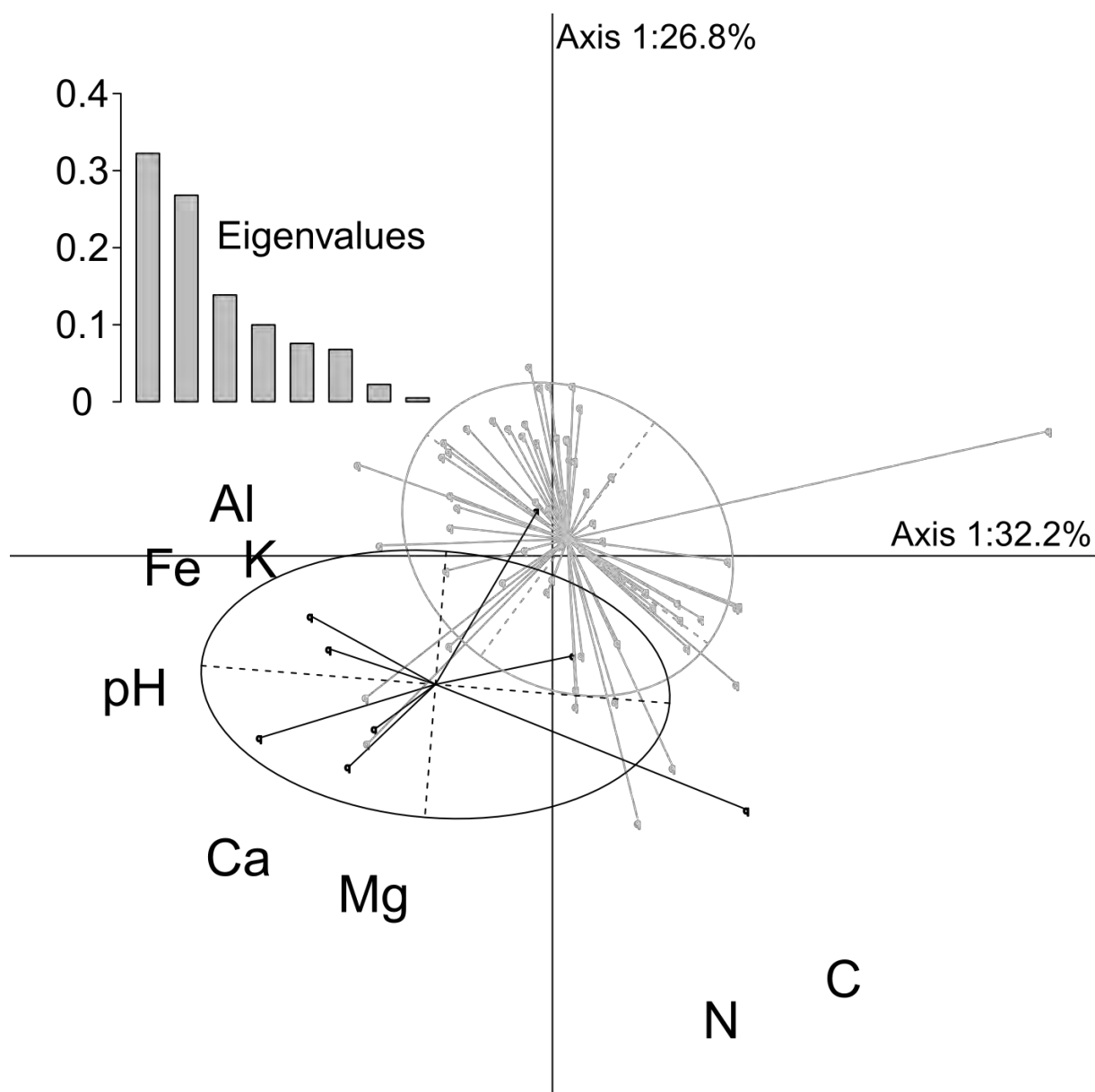


Figure S5: Total soil composition below the different forest types Principal Component Analysis (PCA) of total chemical macro-element concentration (dataset 1). Al: Aluminum, Fe: Iron, C: Carbon, Ca: Calcium, K: Potassium, Mg: Magnesium, N: Nitrogen P: phosphorus, pH: ($\log ([H^+])$).

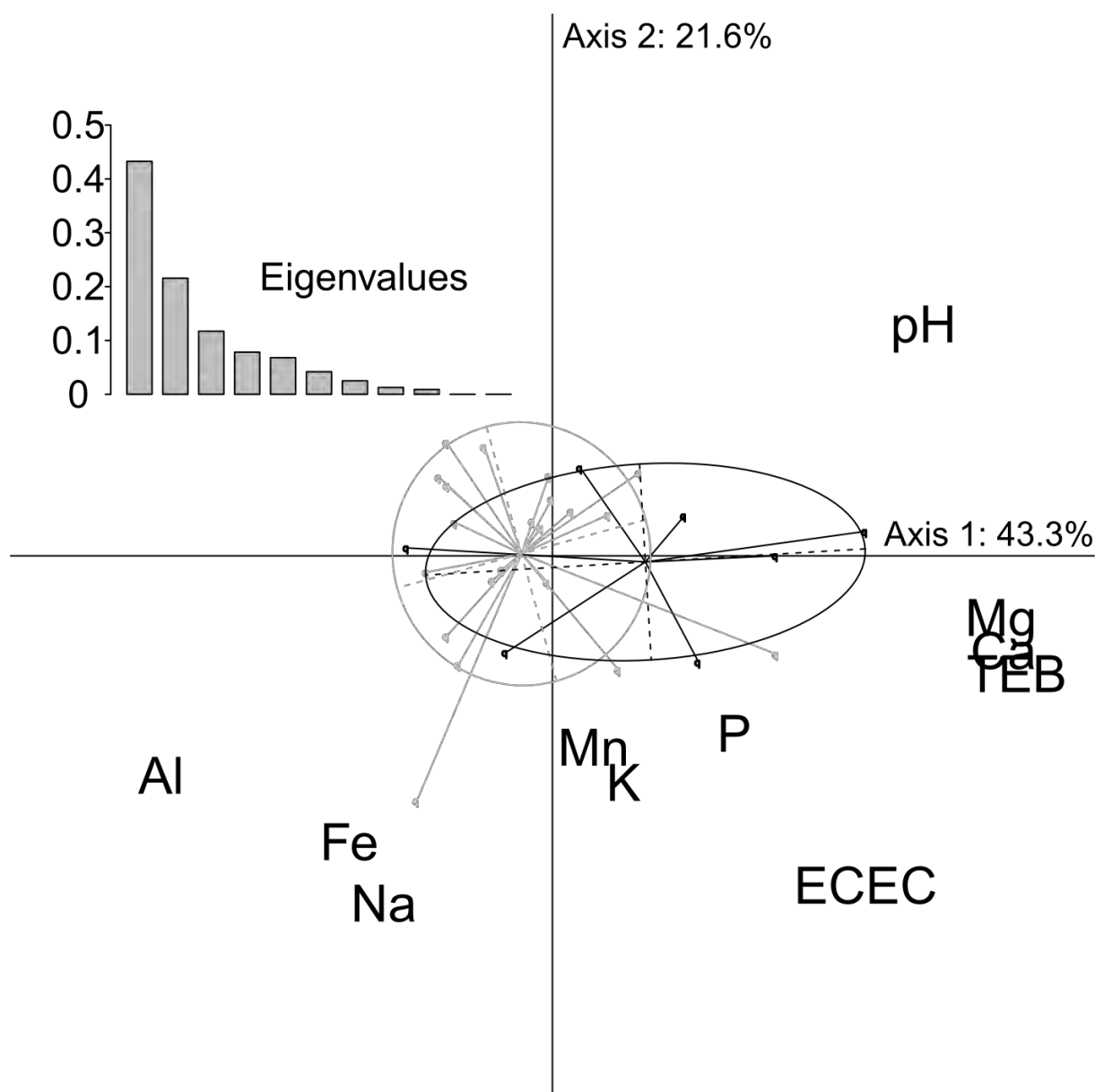


Figure S6: Available elements composition of the soil below the different forest types.

Two principal axes of the PCA of bio-available chemical macro-element concentration (dataset 2). In grey: high-canopy soil samples. In black: liana-infested forest soil samples. Al= Aluminum, Fe: Iron, Na: Sodium, Mn: Manganese, Mg: Magnesium, Ca: Calcium, K: Potassium, P: phosphorus, pH: ($\log ([H^+])$), TEb: total exchangeable bases, ECEC: effective cation exchange capacity.

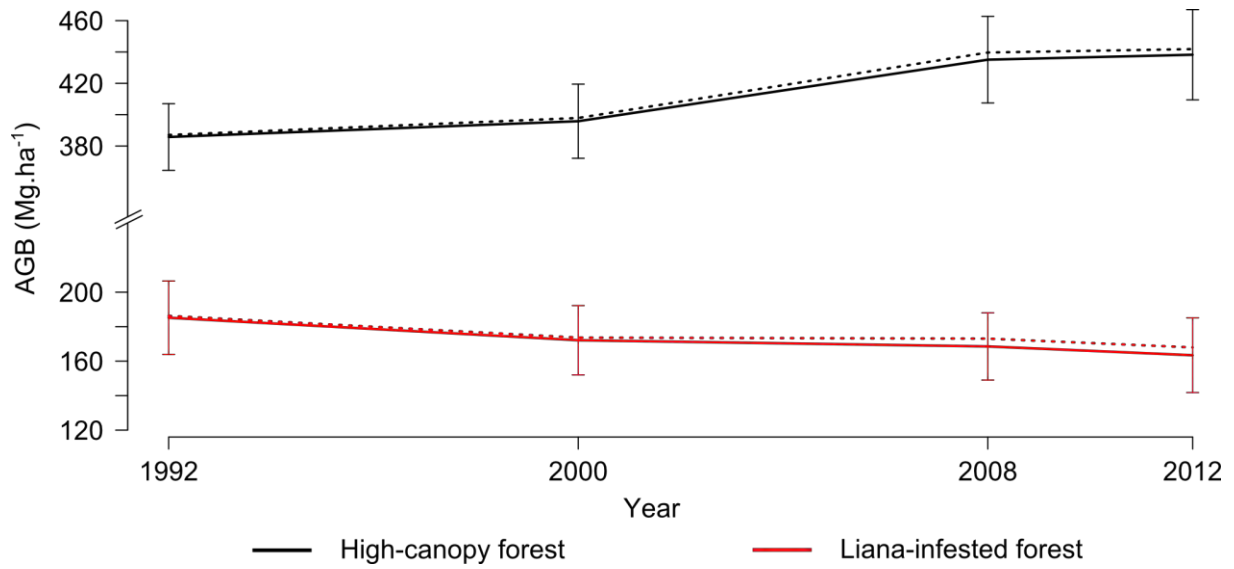


Figure S7: Changes in aboveground biomass stocks in the study area between 1992 and 2012. Solid lines represent trees aboveground biomass. Dotted lines represent the total aboveground biomass (trees and lianas). Vertical bars represent the standard errors on the mean computed from 25x25m² subplots as in Table 1 (n: 87 for the high-canopy forest; n: 17 for the liana-infested forest).

Table S1: Chemical composition in trace elements of the fraction of soil sample < 2 mm

(in ppm)

Sample n°	Forest type	Ba	Bi	Ca_(3_isotopes)	Cd	Ce	Co	Cr	Cs	Cu	Dy	Er
1	High canopy forest	24.8	0.45	175	0.023	32.1	24.7	5422	1.43	132	1.92	1.30
2	High canopy forest	26.7	0.333	218	NA	27.3	10.3	2430	1.63	70.6	1.27	0.880
3	High canopy forest	14.2	0.55	104	NA	17.9	15.0	5673	0.61	146	1.54	1.04
4	High canopy forest	16.2	0.63	93.3	NA	20.9	18.3	7627	0.51	127	1.53	NA
5	Liana-infested forest	29.9	0.45	232	NA	40.5	17.1	6631	1.15	144	2.28	1.33
6	Liana-infested forest	41.2	0.57	149	NA	59.1	46.7	8361	1.78	282	4.16	2.17
Sample n°	Forest type	Eu	Ga	Gd	Ge	Hf	Ho	La	Lu	Nb	Nd	Ni
1	High canopy forest	0.57	33.2	1.71	0.16	3.98	0.393	13.6	0.23	14.8	11.7	330
2	High canopy forest	0.37	35.3	1.16	0.15	4.42	0.26	14.45	0.18	18.4	10.3	196
3	High canopy forest	0.50	34.7	1.28	0.36	3.42	0.32	10.2	0.19	14.6	8.82	227
4	High canopy forest	0.47	36.9	1.41	0.39	3.75	0.32	12.5	0.19	16.9	9.99	300
5	Liana-infested forest	1.00	35.9	2.54	1.15	4.10	0.46	20.3	0.22	16.0	19.8	310
6	Liana-infested forest	1.75	33.4	4.98	0.27	3.07	0.77	27.5	0.30	8.31	30.3	373
Sample n°	Forest type	(4_isotop_(sans_2)	Pr	Rb	Sb	Sc	Sm	Sr	Ta	Tb		
1	High canopy forest	14.6	14.5	3.14	3.49	1.22	78.1	2.38	0.99	20.8	1.11	0.30
2	High canopy forest	10.3	10.3	2.92	4.72	0.71	53.0	1.87	NA	23.2	1.30	0.20
3	High canopy forest	11.4	11.3	2.35	1.83	1.42	61.9	1.88	0.68	16.0	1.00	0.24
4	High canopy forest	10.2	10.0	2.70	1.72	1.31	69.5	1.94	1.08	18.9	1.11	0.26
5	Liana-infested forest	12.4	12.31	5.11	3.52	1.02	69.5	3.87	2.54	39.12	1.06	0.38
6	Liana-infested forest	14.9	15.06	7.50	1.56	1.20	87.3	6.86	0.88	26.0	0.52	0.75
Sample n°	Forest type	Th	Ti	Tl	Tm	U	V	Y	Yb	Zn	Zr	
1	High canopy forest	9.45	8198	0.13	0.20	1.87	621	7.80	1.44	98.4	135	
2	High canopy forest	8.88	9794	0.09	0.14	2.01	381	5.88	1.12	78.5	161	
3	High canopy forest	9.45	8265	0.04	NA	1.65	838	6.08	1.28	93.0	134	
4	High canopy forest	11.5	8388	0.030	0.16	1.83	680	6.52	1.21	104	147	
5	Liana-infested forest	10.7	7354	0.10	0.20	2.13	573	8.41	1.46	111	141	
6	Liana-infested forest	13.0	4261	0.33	0.30	2.39	781	12.9	2.17	106	115	

Reference cited in the Supporting Information:

- Clark, D.B. & Clark, D.A. (1990) Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology*, **6**, 321–331.
- Ingwell, L.L., Wright J., S., Becklund, K.K., Hubbell, S.P. & Schnitzer, S.A. (2010) The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology*, **98**, 879–887.
- McGaughey, R.J. (2009) FUSION/LDV: Software for LIDAR data analysis and visualization. *US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station: Seattle, WA, USA*, **123**.
- Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., Monteagudo Mendoza, A., Baker, T.R. & Núñez Vargas, P. (2005) Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, **86**, 1250–1258.
- Schnitzer, S.A., Kuzee, M.E. & Bongers, F. (2005) Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology*, **93**, 1115–1125.
- Vincent, G., Sabatier, D., Blanc, L., Chave, J., Weissenbacher, E., Péllissier, R., Fonty, E., Molino, J.F. & Coueron, P. (2012) Accuracy of small footprint airborne LiDAR in its predictions of tropical moist forest stand structure. *Remote Sensing of Environment*, **125**, 23–33.

ANNEXES
Suppléments au chapitre 3

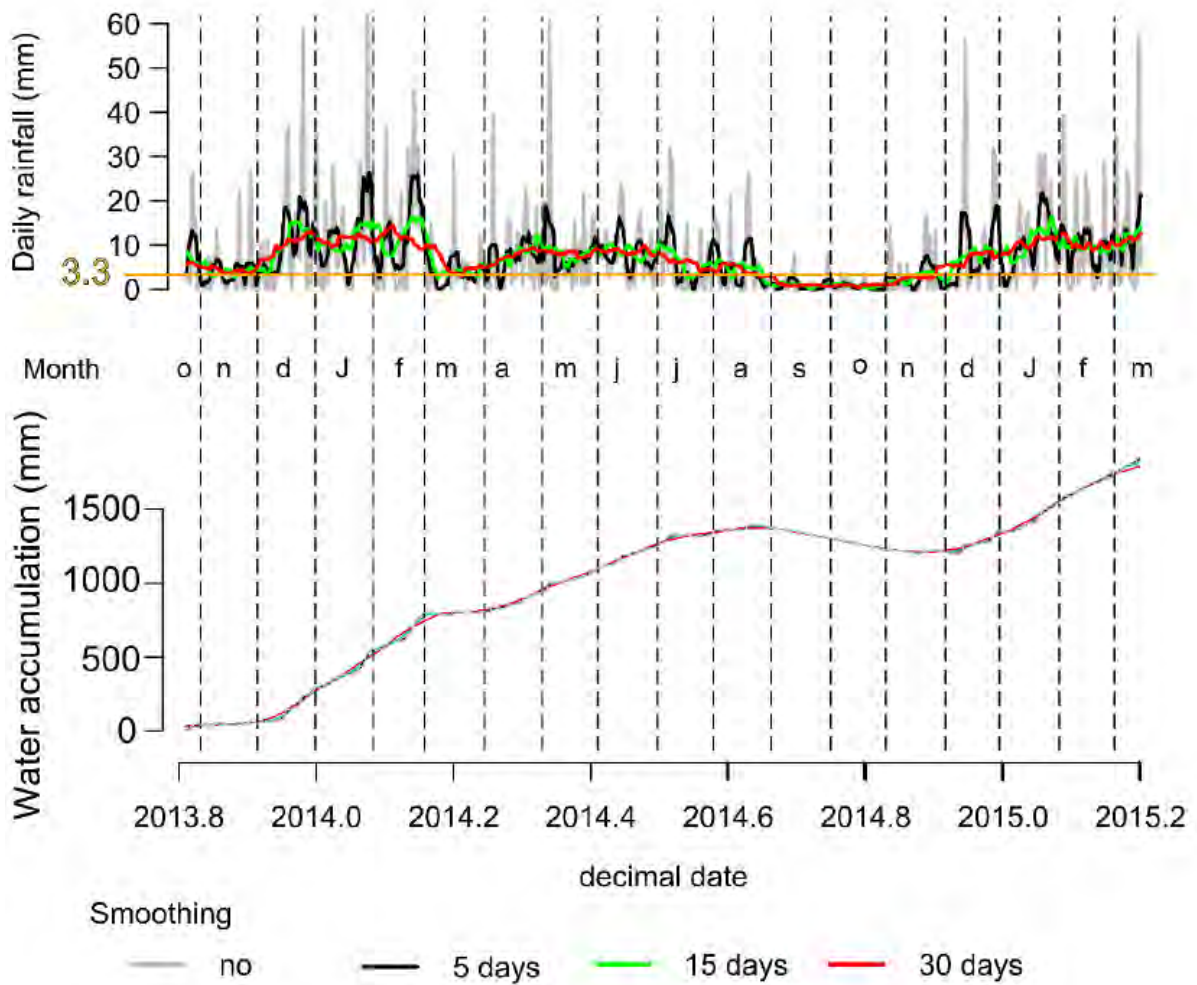


Figure S1: Annual precipitation and water accumulation. Measures were performed every 15 minutes and integrated at the day level. Months are designed by the first letter of the month name. Dry season is defined by period where precipitations smoothed over 30 days are below 3.3mm (daily potential evaporation).

Annex 1: Comparison between the HOBO UA-002 and the Hukseflux SR11

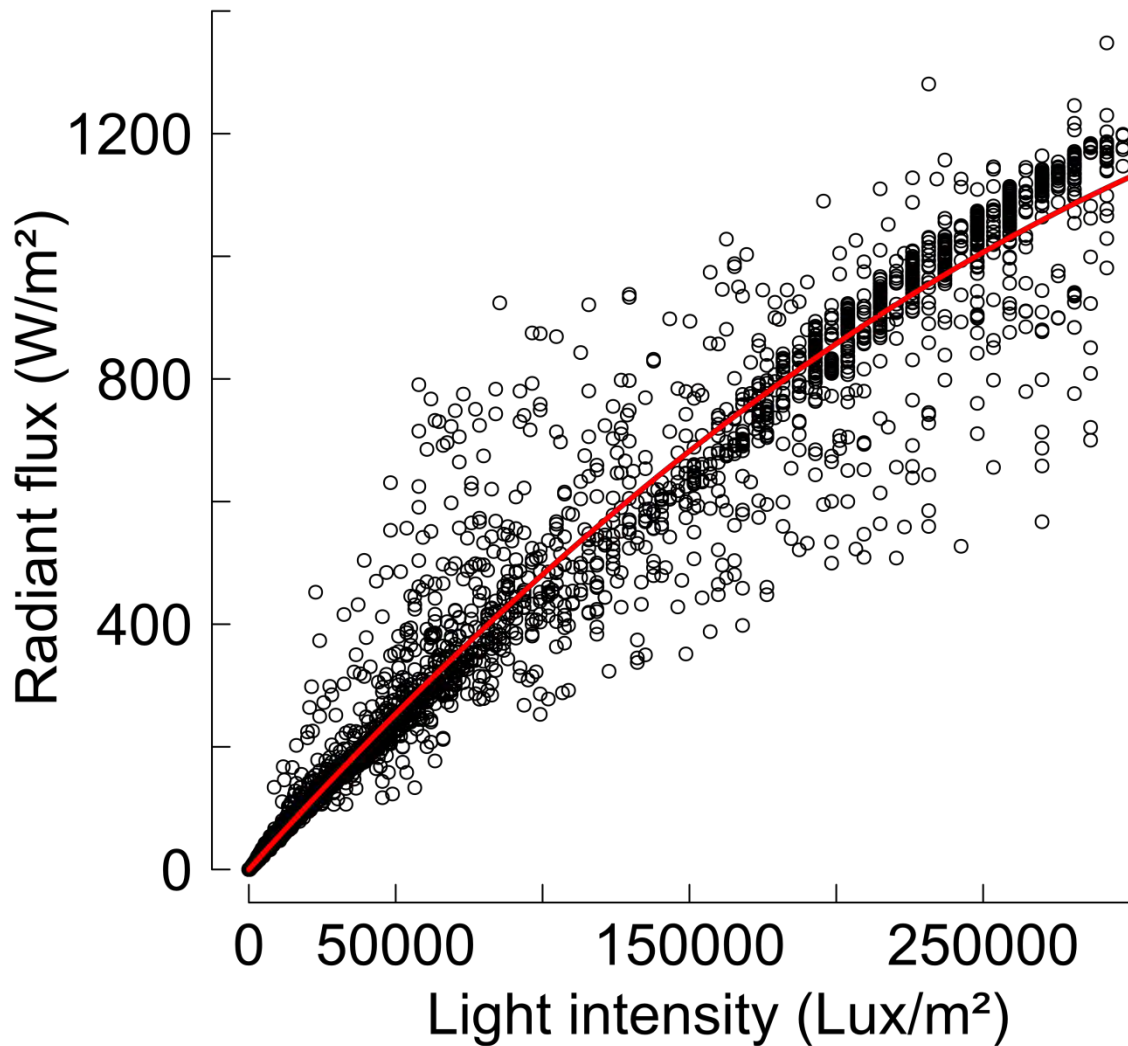


Figure S2: Comparison of daily HOBO outputs in full sunlight and SNR11 pyranometer outputs. Measures were compared every 5mn for 20 days between the 9 and the 29 of September 2015 (n= 5792).

We computed the mean daily output of one HOBO sensor placed in full sunlight (H35, in lux) and also the output from a pyranometer also placed in full sunlight; (Hukseflux SR11 in W m⁻²). The SR11 sensor was logged at 1-min temporal resolution. We found that the mean light intensity (in lux) could be related to the net solar radiation through a second-order polynomial regression ($R^2:0.99$, $p<0.001$):

$$\text{Radiation(W/m}^2\text{)} = 8.7 \cdot 10^{-3} \times \text{HOBO} - 7.3 \cdot 10^{-8} \times (\text{HOBO})^2$$

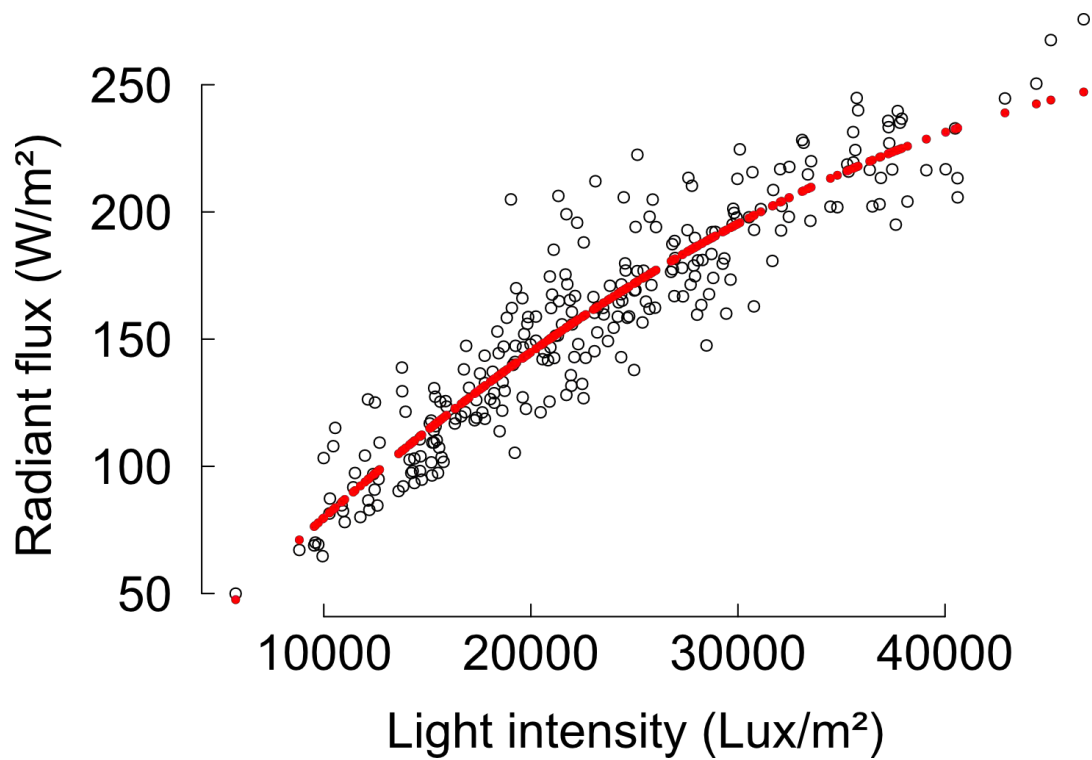


Figure S3: Comparison of daily mean HOBO outputs in full sunlight and daily mean SR11 pyranometer outputs. Measures were compared for most of year 2014 (n=256 days). The most sunlit days had peak net radiation values above 1000 W/m².

Annex 2: LiDAR data characteristics

Total energy received by the sensor from LiDAR beam was assumed independent of the number of returns per shot (Fig.S3). The energy associated with a return can then be considered as proportionate to the size of the reflector. LiDAR return weighting was based on this result (Table S1).

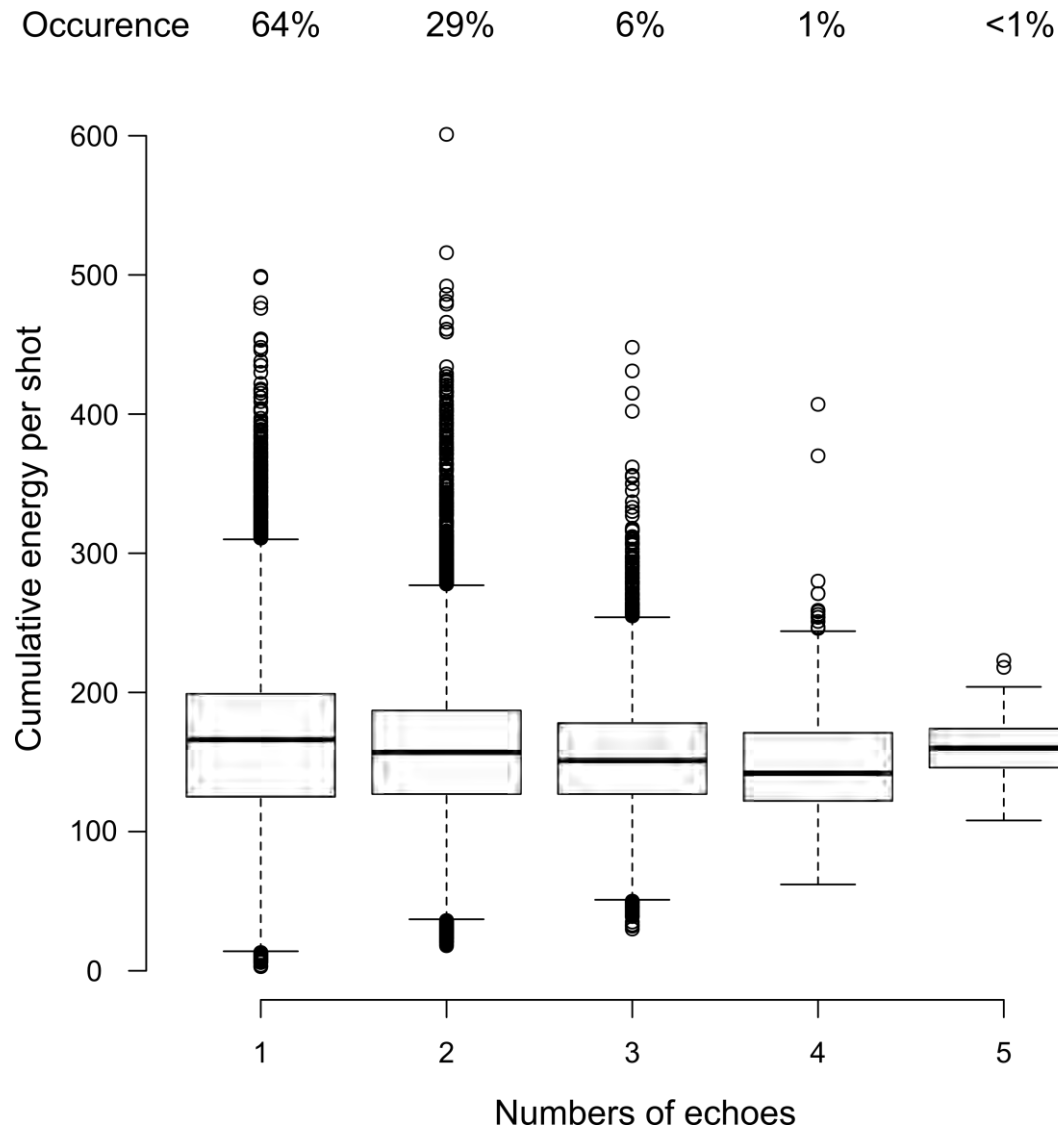


Fig. S4: Return energy and return number. Total energy returning to the lidar instrument per pulse according to the number of return associated with the pulse. The width of the boxplot is proportional to the occurrence of pulse in each category.

Table S1: Weighting matrix for lidar echoes. Each return is characterized by the number of returns in the laser pulse it belongs to (from 1 to 7 returns per pulse) and its rank in this pulse (first return or second return... etc). Weights are the average relative energy carried by each category of return in the vegetation.

		Return rank						
		1	2	3	4	5	6	7
Return number	1	1.00						
	2	0.56	0.44					
	3	0.35	0.37	0.27				
	4	0.24	0.30	0.26	0.21			
	5	0.18	0.23	0.22	0.20	0.17		
	6	0.12	0.18	0.18	0.15	0.21	0.16	
	7	0.15	0.24	0.23	0.13	0.00	0.07	0.18

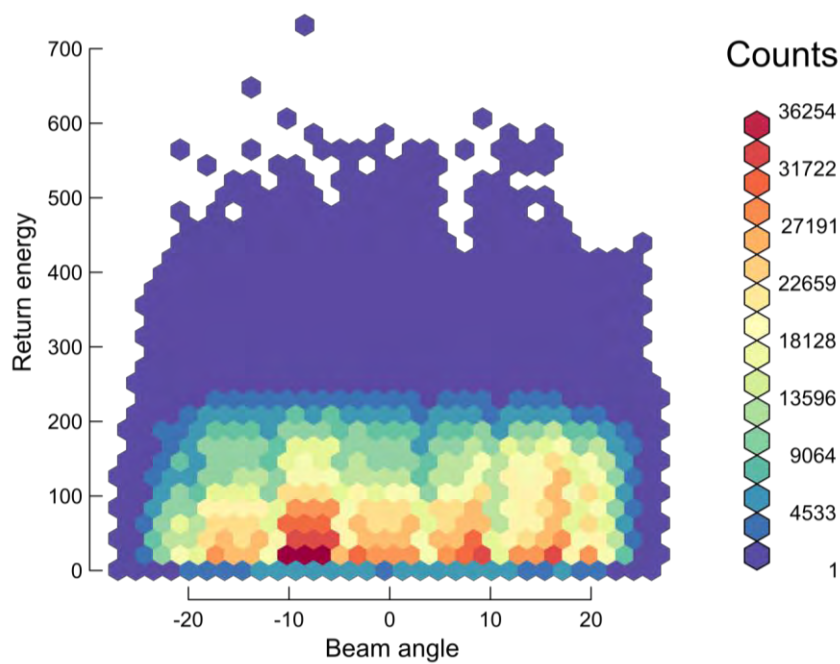


Figure S5: Return energy and scanning angle. Influence of laser scanning angle on retrieved energy was checked to avoid bias.

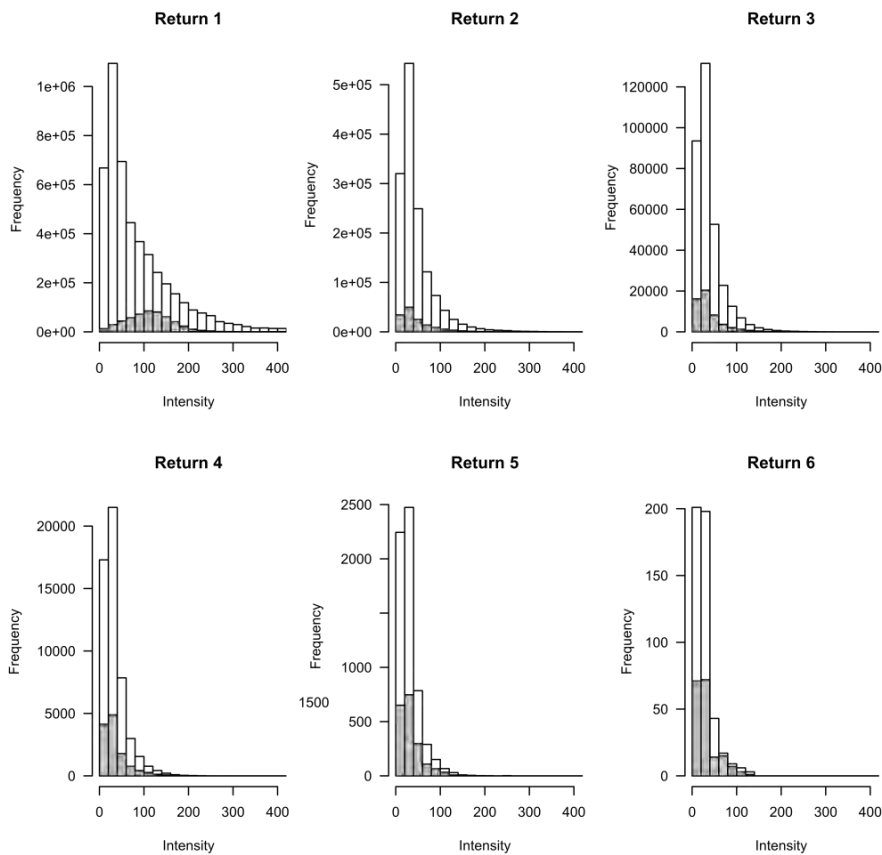


Figure S6: Return intensity, Ground versus vegetation

Table S2: Clearness index kt defined as the ratio of the global radiation on a horizontal surface at ground level over extraterrestrial radiation per month.

Mont h	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
Kt	0.35	0.31	0.39	0.38	0.33	0.34	0.44	0.4	0.4	0.50	0.45	0.38
	6	2	4	9	1	9	3	7	9	8	4	3

Annex 3: Use of different regression types.

Table S3: Use of different regression methods to assess the relation between modelled and measured variables.

Model		Intercept	slope	RSE	adjusted R^2	LOO MSE
LPI _{field}	OLS _v LPI	0.038±0.006	4.01±0.623	0.021	0.473	0.00044527
	Deming _v LPI	0.027±0.008	4.871±1.141	0.021	NA	0.00045768
	OLS _m LPI	0.039±0.006	0.843±0.122	0.02	0.51	0.0004299
	Deming _m LPI	0.027±0.008	1.09±0.267	0.021	NA	0.00045146
Maximal Temperature	OLR _v LPI	25.955±0.185	115.798±18.007	0.504	0.529	0.34484352
	Deming _v LPI	25.808±0.638	115.722±78.485	0.522	NA	0.36969973
	OLR _m LPI	26.023±0.181	22.803±3.665	0.513	0.512	0.36726484
	Deming _m LPI	25.893±0.568	22.486±14.851	0.53	NA	0.38972603
Mean relative humidity	OLR _v LPI	99.689±0.419	-125.261±40.773	1.141	0.19	1.70247252
	Deming _v LPI	100.641±0.585	-152.006±84.437	1.314	NA	2.16281892
	OLR _m LPI	99.533±0.412	-22.722±8.347	1.168	0.151	1.82615887
	Deming _m LPI	100.628±0.481	-28.832±14.018	1.392	NA	2.59413156
Minimal relative humidity	OLR _v LPI	98.527±1.371	-	3.734	0.278	18.4115881
	Deming _v LPI	102.004±2.768	-757.58±373.138	3.992	NA	22.0157572
	OLR _m LPI	98.06±1.347	-97.417±27.259	3.815	0.246	19.6372495
	Deming _m LPI	101.377±2.482	-132.736±68.122	4.108	NA	23.7117931

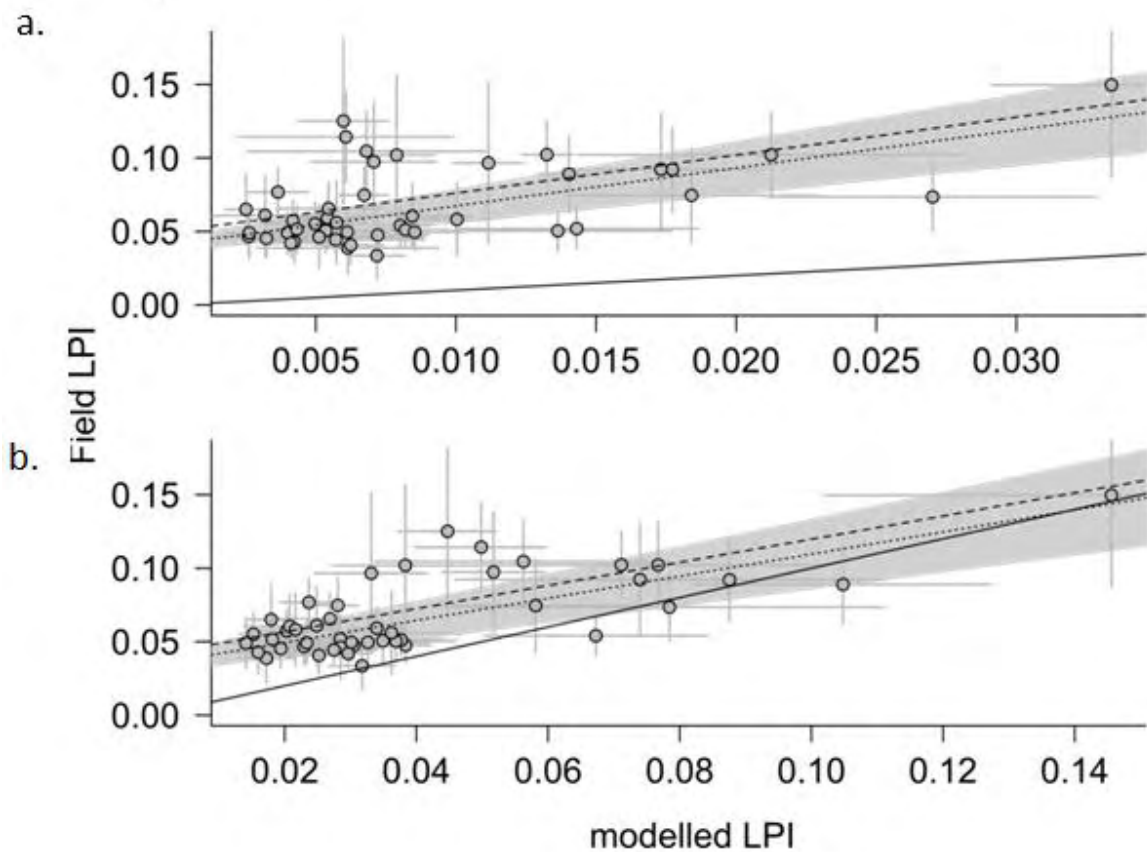


Figure S7: Relation between modelled LPI and field measured LPI. Dashed line is the relation using ordinary least square regression. Dotted line represents the relation using Deming regression. Gray area shows standard deviation of the parameters of the Deming regression. Solid line is the 1:1 relation. Points represent the average of field and modelled LPI at each sensor location. Grey bars represent the standard deviations around it. **a.** Vertical LPI (v LPI). **b.** Multidimensional LPI (m LPI).

Annex 4: Spatial variability of micro environment

Table S3: Variability of predictions with forest types. Modelled values of $mLPI$, daily radiant energy, maximal temperature and minimal and mean relative humidity averaged over the year were extracted at 50 positions randomly chosen within the different forest types (mean \pm sd).

	High-forest	Low-forest	Liana-forest	Flooded-forest
LPI (%)	5.7 \pm 1.1	11.8 \pm 7.6	9.0 \pm 5.0	6.9 \pm 2.9
Daily radiant energy (Wh/m ²)	15.6 \pm 2.1	27.3 \pm 14.7	21.8 \pm 9.6	17.9 \pm 5.7
Daily maximal temperature (°C)	26.5 \pm 0.2	27.7 \pm 1.5	27.2 \pm 1.0	26.8 \pm 0.6
Daily minimal relative humidity (%)	98.3 \pm 1.0	93.0 \pm 6.7	95.5 \pm 4.5	97.3 \pm 2.6
Daily average relative humidity (%)	100 \pm 0.1	99.5 \pm 0.6	99.7 \pm 0.4	99.9 \pm 0.2

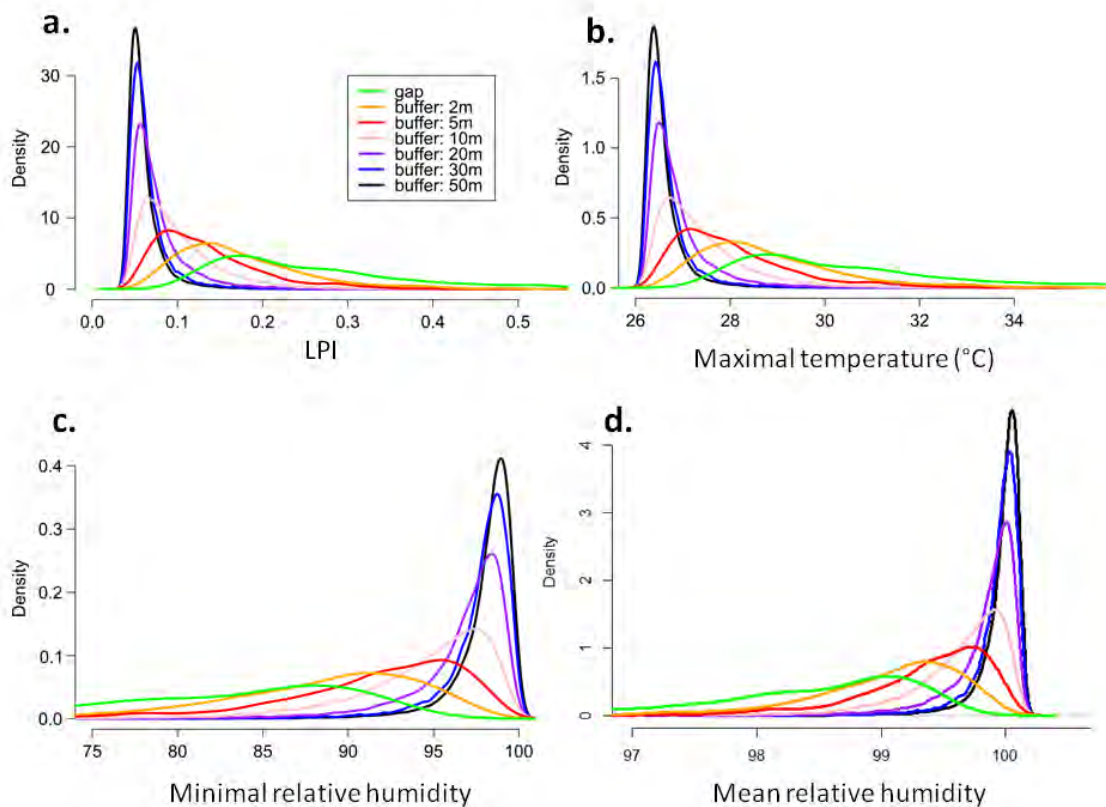


Figure S8: Micro-environment in canopy gaps and in concentric buffers around canopy gaps. Gaps were defined following Brokaw's (1982) definition as area larger than 20m² with a canopy height lower than 2m. On the zone of interest, 81 gaps were detected in every forest types. Micro-environmental conditions in these gaps were compared to condition in buffer around them regardless the type of vegetation in these buffers.

Annex 5: Temporal variability in micro-environmental conditions.

Table S4: Variation of radiant energy, temperature and relative humidity between dry and rainy season. Differences are indicated as percentage of rainy season radiant energy. Comparisons were made per forest type between rainy season and dry season values. Significance was assessed by Wilcoxon test. Significance is indicated as follow: -not significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	High forest	Low forest	Liana forest	Flooded forest	Clearing
Daily energy (Wh/m ²)					
Dry season	151±14	236±51	136±24	159±39	4366±148
Rainy season	114±10	190±43	108±15	123±42	3711±71
Difference	37	45	28	37	655
Difference	32%***	24%***	26%***	30%***	18%**
Temperature (°C)					
Dry season	24.4±0.1	24.6±0.3	24.3±0.1	24.3±0.1	24.9±0.1
Rainy season	23.9±0.1	23.9±0.2	24±0.1	24±0.1	24.4±0
Difference	0.5	0.7	0.3	0.3	0.5
Difference	2.03%***	3.17%***	1.58%***	1.23%***	1.88%***
Relative humidity (%)					
Dry season	97.2±0.5	94.1±1.1	97.8±1.1	98.9±0.4	92.3±0.7
Rainy season	99.1±0.2	98.3±0.5	99.6±0.3	99.9±0.1	94.8±0.3
Difference	1.9	4.2	1.8	1	2.5
Difference	-1.9%***	-4.3%***	-1.8%***	-0.9%***	-2.7%***
N	27	8	3	8	1

Table S5: Average daily ranges of variation in measured temperature and humidity in different forest types. Values are indicated per season as follow: average of the minimal daily value - average of the maximal daily value.

		High-forest	Low-forest	Liana-forest	Flooded-forest
Light (W/m ²)	Dry season	0 - 32.8	0 - 50.4	0 - 26.6	0 - 34.4
	Rainy season	0 - 24.7	0 - 45.5	0 - 19.4	0 - 27
Temperature (°C)	Dry season	22.6 - 27.2	22.5 - 28.6	22.4 - 27.5	22.3 - 27.4
	Rainy season	22.7 - 25.9	22.5 - 26.6	22.6 - 26.1	22.6 - 26.1
Relative humidity (%)	Dry season	92.8 - 99.7	81.7 - 99.6	91.6 - 99.6	95.3 - 100
	Rainy season	97.9 - 99.9	93.7 - 99.9	98.2 - 99.8	99.4 - 100

References in the supplementary

Brokaw, N.V.L. (1982) The Definition of Treefall Gap and Its Effect on Measures of Forest Dynamics. *Biotropica*, **14**, 158–160.

AUTEUR : Blaise TYMEN

TITRE : Déterminants de la structure et de la dynamique des forêts tropicales à l'échelle du paysage.

DIRECTEUR DE THESE : Jérôme CHAVE & Grégoire VINCENT

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : 07 Décembre 2015 à TOULOUSE

RESUME

Cette thèse aborde l'étude du fonctionnement des forêts tropicales à travers trois chapitres.

Le premier porte sur la dynamique de la biomasse à l'échelle du paysage. Il apporte une amélioration de l'estimation de la biomasse et des erreurs associées à partir de données de terrain et de données de LiDAR aéroporté (ALS) dans une zone à très forte biomasse. L'approche préconisée par Chave (2014) a été adoptée pour calculer la biomasse et sa dynamique sur les parcelles permanentes ce qui a permis d'avoir une relation entre biomasse et médiane de la hauteur de la canopée mesurée grâce à l'ALS. Deux relevés ALS à quatre ans d'intervalle ont ensuite permis de quantifier la biomasse à l'échelle du paysage et sa dynamique.

Le second chapitre traite de la dynamique et la structure d'une forêt infestée par des lianes. La combinaison des données de suivis de parcelle, des relevés ALS, de l'étude des sols et de suivi de la dynamique de la litière et des plantules a permis de mettre en évidence un fonctionnement particulier. La dynamique et la structure de la forêt de lianes (beaucoup de perturbations, des arbres plus petits) et le fait que sa présence ne semblait pas lié à des facteurs édaphiques nous ont amené à la considérer comme un état de régénération alternative bloquée de la forêt.

Enfin, dans le troisième chapitre, des données issues d'une cinquantaine de capteurs micro-météorologiques et des données d'ALS ont été combinée pour étudier l'hétérogénéité spatio-temporelle des microenvironnements forestiers et les relier à la structure forestière. Deux méthodes de prédiction de l'intensité lumineuse reçue, la température ambiante et l'humidité relative à partir des données d'ALS ont été proposées. Elle permettent de décrire la diversité de ces variables dans un sous-bois tropical.

SUMMARY

This thesis is structured in three chapters.

In the first one, aerial LiDAR scanning (ALS) data were combined to field measurement of the aboveground biomass to allow a quantification of it at the landscape scale. Two successive ALS surveys were used to quantify AGB stocks and their dynamics.

In the second chapter the structure and dynamics of a liana-infested forest is studied. Permanent plot data, soil survey and seedling survey were combined to remote sensing (ALS and Landsat). Together, these data suggest the liana-infested forest to be in an arrested succession.

In the third chapter ALS data were used to model light availability, temperature and relative humidity in forest understory. We show this data can be used to predict ecologically relevant climatic variables at the landscape scale.

MOTS-CLES :

Forêt tropicale, télédétection, biomasse, lianes, lumière

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Ecologie

UNITE DE RECHERCHE : Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (UMR5174)