



**HAL**  
open science

# Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière. Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française

Nicolas Picard

► **To cite this version:**

Nicolas Picard. Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière. Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française. Ecologie, Environnement. EN-GREF (AgroParisTech), 1999. Français. NNT: . tel-00145095

**HAL Id: tel-00145095**

**<https://theses.hal.science/tel-00145095>**

Submitted on 7 May 2007

**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.

N° d'ordre

ÉCOLE NATIONALE DU GÉNIE RURAL,  
DES EAUX ET DES FORÊTS

# THÈSE

présentée pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR EN SCIENCES

Spécialité sciences forestières

par

Nicolas PICARD

---

**Passage d'un modèle individuel  
à un modèle de distribution de la dynamique forestière  
Application à une forêt dense tropicale humide de  
Guyane française**

---

Volume 1 : texte

Soutenue le 17 décembre 1999 devant la commission d'examen :

M. Alain Franc	Directeur de thèse
M. Roger Arditi	Président
M. Ovide Arino	Rapporteur
M. François Houllier	Rapporteur
M. Jean-Guy Bertault	Examineur
M. Jean-Jacques Daudin	Examineur
M. Bernard Saugier	Examineur





**Passage d'un modèle individuel  
à un modèle de distribution de la dynamique forestière  
Application à une forêt dense tropicale humide en  
Guyane française**

Volume 1 : texte

---

Thèse présentée à l'ENGREF  
pour obtenir  
**LE TITRE DE DOCTEUR EN SCIENCES**

Spécialité Sciences forestières

par

Nicolas Picard

---



# Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Jean-Claude Bergonzini, sans qui cette thèse n'aurait tout simplement pas eu lieu.

Les deux piliers d'encadrement de ce travail ont été Alain Franc et Avner Bar-Hen : maintes idées ont fermenté lors de discussions avec eux, puis ont germé sous leur tutorat. Les rendez-vous mensuels avec Alain Franc ont rythmé ces trois années : les levers à quatre heures du matin pour attraper le premier avion pour Montpellier montrent l'acharnement de ce directeur de thèse. Quant à Avner, il a assuré le suivi au jour le jour, que ce soit pour sortir de certains labyrinthes mathématico-statistico-forestiers, ou plus prosaïquement pour éloigner les soucis logistiques (ah... les jongleries avec  $L^{\text{A}}\text{T}_{\text{E}}\text{X}$ ,  $\text{BIB}_{\text{T}}\text{E}_{\text{X}}$  et autres  $\text{T}_{\text{E}}\text{X}$ - $\text{X}_{\text{E}}\text{T}$ ).

Je dois aussi à Louis Houde de m'avoir encadré au début de la thèse, et avant cela pendant le DEA : c'est lui qui m'a mis sur les rails, mais il est rentré dans son Québec natal avant de voir où tout cela nous emmenait.

Je tiens à remercier Jean-Guy Bertault, Jean-Jacques Daudin, Hélène Joly et Bernard Saugier pour avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse : leurs avis m'ont été précieux. Je remercie également François Houllier et Ovide Arino d'avoir accepté d'éplucher ce mémoire, ainsi que Roger Arditi pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Grand merci à Guillaume Cornu, notre gourou informatique, pour son aide dans les méandres de la programmation et pour son savoir-faire de dompteur de bêtes de la technologie binaire. L'efficacité de ses interventions n'a d'égale que celle de ses services au ping-pong. Merci aussi à Christian Cilas pour m'avoir permis d'utiliser sa station de travail, durant ma période de calculs diluviens.

Le flot de diverses discussions m'a par ailleurs porté au cours de ces trois ans. Je remercie ainsi Bernard Derrida, Hélène Dessard, Vincent Favrichon, Sylvie Gourlet-Fleury, Matthieu Lesnoff pour m'avoir, au détour d'une conversation anodine, donné des idées à creuser. De façon plus pragmatique, je n'oublierai pas le fameux lancer de poire d'Hélène. Merci aussi à Pascal

Petronelli pour m'avoir montré ce qu'était vraiment un arbre. Jusque là je ne fréquentais guère que des tableaux de chiffres sur les écrans d'ordinateur.

Merci à Christine Brognoli, Nicolas Fauvet, Vincent Freycon, Laurent Gazull, Philippe Narboni, Jean-François Trébuchon, Sylvain Vrot pour tous les petits services qu'ils ont pu me rendre et surtout pour la bonne ambiance du couloir du 3<sup>e</sup> étage du bâtiment D.

Merci enfin à tous les copains gravitant autour de la sphère CIRAD-Forêt, qui m'ont permis de trouver le temps mauvais plus court et le bon temps plus long : Anne D. et Anne F., Bénédicte, Caroline D. et Caroline L., Christos, Cyril, Isabelle, Jean-Marc et sa Bretagne, Frédéric et son Ardèche, Lük, Nicolas, Olivier, Yann. Merci enfin à Khadija pour trois ans de patience.

# Sommaire

Remerciements	iii
Introduction	1
1 Modèle individuel type modèle de trouées	13
2 Découpage d'une parcelle en bosquets	69
3 Équivalence entre modèles individuels et modèles de distribution	123
4 Modèle hybride matriciel / individuel	175
Conclusions et perspectives	229
Annexes	236
A Théorie de l'agrégation et modèles forestiers	237
B Processus ponctuels	313
C Programmes informatiques	341
Bibliographie	391
Liste des tableaux	431
Table des figures	433
Index des auteurs	439
Index général	447



# Introduction

L'AMÉNAGEMENT DURABLE DES FORÊTS naturelles tropicales humides suppose un maintien des fonctions de l'écosystème forestier en dépit des perturbations d'origine anthropique. Le « bon fonctionnement » de l'écosystème forestier est difficile à évaluer, comme en témoignent les longues discussions sur les critères et indicateurs d'aménagement durable. Si l'on se restreint de manière radicale à la production de bois, la durabilité signifie que la croissance et la régénération des arbres équilibrent la mortalité naturelle et les prélèvements effectués. Cette notion est classiquement formalisée en aménagement sous le nom de *rendement soutenu*. L'un des débats auquel est confrontée la communauté forestière est de savoir si le rendement soutenu est suffisant (ou non) pour garantir *ipso facto* la durabilité des autres fonctions de l'écosystème forestier, dans l'hypothèse d'une gestion semi-naturelle extensive. La recherche de cet équilibre est formalisée en pratique par le gestionnaire par un problème à trois variables : le diamètre minimum d'exploitation (DME) de chaque espèce, la durée de rotation, et le stock de bois reconstitué à la fin de chaque rotation (exprimé en pourcentage du stock maximal, observé dans un peuplement naturel à l'état stationnaire). Les autres grandeurs étant fixées, l'augmentation de la durée de rotation ou des DME réduit le volume de bois extrait mais augmente le stock reconstitué. Il s'agit alors d'arriver à un compromis.

La résolution de ce problème nécessite de projeter dynamiquement l'état du peuplement, et les modèles de dynamique forestière sont un outil pour réaliser une telle projection. Au delà de cette application, les modèles de dynamique forestière peuvent également contribuer à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème forestier : les modèles permettent en effet, à partir d'hypothèses sur les processus biologiques moteurs ou de données d'inventaire, de prédire des grandeurs observables. Par exemple le diamètre de fructification d'une espèce pourra être incorporé dans un modèle de manière à prédire quelle intensité des coupes conduit à une raréfaction de la régénération, voire à la disparition de l'espèce. De la même façon le rôle de la faune, de la biodiversité, etc, pourra être évalué. À défaut d'être réfutées

par des observations, ces prédictions issues des modèles pourront servir de mises en garde pour l'aménagement des forêts.

Dans ce travail, nous nous intéressons aux modèles de dynamique forestière, dans le sens donné par Houllier *et al.* (1991) et Vanclay (1994) (pour une discussion plus générale sur ce qu'est un modèle, voir par exemple Legay, 1997), comme à un outil de projection temporelle de l'état du peuplement. Plusieurs types de modèles de dynamique forestière existent, et la question du choix de l'outil le plus adéquat pour le gestionnaire forestier se pose donc.

### Différents niveaux de description du peuplement

Les modèles de dynamique forestière peuvent être classés selon le niveau de description du peuplement sur lequel ils reposent. On distingue habituellement les niveaux suivants (Munro, 1974) :

- l'individu, ce qui revient à considérer la forêt comme une collection d'arbres dont on suit la trajectoire un par un (on parle également dans ce cas de modèle arbre) ;
- la distribution, ce qui permet de connaître la proportion d'individus dans chaque état mais ne permet pas d'identifier la trajectoire d'un arbre particulier ;
- le niveau global où chaque arbre est supposé identique à un arbre moyen.

Du point de vue biologique, l'échelle de l'individu est une échelle privilégiée (Huston & Smith, 1987 ; Lieberman *et al.*, 1989) : c'est à l'échelle de l'individu que les facteurs environnementaux sont intégrés pour définir une réponse, fonction des attributs fonctionnels spécifiques (Smith & Huston, 1989) ; c'est à l'échelle de l'individu que se définissent les interactions de compétition, de commensalisme... L'individu est (généralement) facilement délimitable dans l'espace, et constitue la brique élémentaire des populations. Cette signification particulière de l'individu d'un point de vue biologique explique l'ampleur qu'ont prise les modèles basés sur l'individu, aussi bien en foresterie que dans des domaines variés de l'écologie (Bolker *et al.*, 1997 ; DeAngelis & Gross, 1992 ; Levin *et al.*, 1997 ; Uchmański & Grimm, 1996).

Plus généralement des interactions entre individus (à une échelle que nous qualifierons de microscopique) sont susceptibles de produire des propriétés (dites émergentes, cf. Edson *et al.*, 1981) au niveau de la population (échelle macroscopique). Des modèles basés sur l'individu se sont ainsi développés,

suivant une approche réductionniste, pour expliquer des propriétés macroscopiques (Łomnicki, 1992). Cette approche se retrouve, ailleurs qu'en écologie, dans des disciplines scientifiques comme la physique. Son développement est lié à celui de l'informatique et à la mise à disposition des scientifiques d'outils puissants de simulation (Huston *et al.*, 1988). Elle débouche à l'extrême sur les systèmes multi-agents (Ferber, 1997 ; Houllier & Millier, 1995).

Les modèles basés sur l'individu ne sont cependant pas la panacée pour prédire l'évolution d'un peuplement forestier. En se restreignant à la foresterie, on peut lister les limites suivantes :

- l'approche réductionniste consistant à ramener la dynamique de la forêt à la somme des dynamiques des arbres qui la composent se heurte à la variabilité des mesures individuelles : il est alors difficile de déterminer les facteurs qui influencent la croissance d'un arbre. Par exemple sur le dispositif sylvicole de Paracou en Guyane française, le modèle le plus élaboré permet d'expliquer 50 % environ de la variabilité sur les accroissements individuels en diamètre (Gourlet-Fleury, 1997), ce qui est déjà énorme. L'approche réductionniste peut être poursuivie en affinant de plus en plus la description du peuplement (par exemple en remplaçant un indice de compétition pour la lumière par un modèle de transfert radiatif à travers le houppier). Mais où doit-on alors s'arrêter dans l'intégration de processus de plus en plus fins ?
- la complexité des modèles individuels, d'autant plus élevée que l'approche réductionniste a été poussée loin, empêche de cerner les processus moteurs essentiels. Certes la prise en compte de processus fins confère au modèle un plus grand réalisme. Mais simultanément, elle rend la compréhension du modèle lui-même plus ardue : le modèle apparaît dans le pire des cas comme une boîte noire dont le comportement ne peut être analysé qu'à grand renfort de simulations, comme si à la complexité du système étudié s'était substitué la complexité du modèle. Nous reviendrons sur ce point un peu plus loin ;
- lorsque l'application visée est l'aménagement d'un massif forestier, un modèle individuel offre une profusion d'information par rapport aux besoins de l'aménagiste, sans compter la lourdeur des calculs numériques qui devient souvent prohibitive au-delà de quelques dizaines d'hectares de surface simulée (Acevedo *et al.*, 1995 ; Shugart *et al.*, 1992, p.31).

Quant à la distribution, c'est un niveau de description du peuplement qui permet de saisir les traits essentiels de la dynamique. Néanmoins les modèles de distribution sont souvent jugés trop grossiers dès que l'on aborde

des peuplements hétérogènes, car ils supposent une certaine homogénéité de l'environnement des arbres. Dans les peuplements dont la structure est fortement hiérarchisée, il semble nécessaire de recourir aux modèles individuels qui seuls permettent de relier la croissance d'un individu aux conditions locales qu'il rencontre (Durrett & Levin, 1994, 1998).

### **Quel niveau de description du peuplement pour le gestionnaire forestier ?**

Les forêts naturelles tropicales humides sont actuellement le plus souvent gérées sous la forme de concessions dont la superficie varie entre quelques dizaines et quelques centaines de milliers d'hectares. À cette échelle le gestionnaire forestier n'a pas besoin de connaître l'accroissement de chacun des arbres : une estimation de la tendance moyenne de la dynamique, qui permette d'estimer le volume de bois exploitable par unité de surface, est suffisante. En même temps la connaissance des mécanismes de la dynamique forestière nécessite de se placer à une échelle plus fine : les parcelles permanentes des dispositifs sylvicoles ont typiquement une taille de quelques hectares. C'est à cette échelle que peuvent être étudiées les conséquences des coupes d'exploitation, les effets des traitements sylvicoles, etc.

La question se pose donc de construire des modèles de dynamique forestière à l'échelle spatiale de quelques hectares de manière à saisir le comportement du peuplement dans ses lignes directrices, tout en étant capable de fournir une aide au gestionnaire forestier (réaction du peuplement aux coupes et aux traitements) et en évitant la profusion de détails inutiles. Cette question revient à chercher un niveau de description adéquat de la forêt, entre l'arbre et le peuplement (Daniels & Burkhart, 1988 ; Deutschman, 1996 ; Horn *et al.*, 1989, p.266).

La recherche d'un niveau de description du peuplement intermédiaire entre l'arbre et le peuplement ne correspond pas à un changement d'échelle spatiale ou temporelle, bien que les deux aspects ne soient pas indépendants (Dhôte & Houllier, 1993 ; Levin, 1992). Dans le cas présent l'échelle spatiale va de l'arbre à quelques hectares et l'échelle de temps est de quelques années. Ces échelles correspondent à la résolution fonctionnelle du modèle : rien n'empêche de simuler des surfaces plus grandes en juxtaposant les unités modélisées ou en considérant les unités modélisées comme un échantillon de la surface totale (Malanson, 1996) ; rien n'empêche non plus de laisser tourner le modèle pendant 300000 ans... (mais il est clair que des mécanismes intervenant à cette échelle de temps, comme l'évolution, ne seront pas traduits par le modèle). Nous excluons donc de notre étude les modèles écophysologiques

d'arbre, les modèles architecturaux (De Reffye *et al.*, 1989), les modèles de bilan de carbone à l'échelle continentale, etc.

Dans ce travail, nous nous limitons en fait à la recherche d'un niveau de description du peuplement intermédiaire entre l'arbre et la distribution.

### Objectif de la thèse

La question peut se formuler ainsi : comment construire un modèle fonctionnant à un niveau de description intermédiaire entre l'arbre et la distribution qui ne conserve que l'information utile au gestionnaire forestier ?

Savoir quelle est l'information utile au gestionnaire nécessite d'enquêter auprès de lui. Le modèle devrait ainsi être construit en réponse à une question émergeant du gestionnaire. Par exemple s'il s'agit d'estimer le pourcentage du stock de bois reconstitué sur le long terme en fonction du DME et de la rotation, une description du peuplement par une distribution diamétrique semble suffisante. S'il s'agit d'évaluer le risque d'extinction d'une espèce exploitée, il faut une description un peu plus précise qui permette d'isoler de la dynamique de l'ensemble du peuplement celle d'une espèce particulière. Si l'on souhaite prendre en compte les dégâts d'exploitation ou l'effet de traitements sylvicoles, des informations plus précises devront être incorporées au modèle, etc.

Étant donné un modèle détaillé, supposé modéliser correctement la dynamique forestière, et un niveau de description suffisant pour répondre à la question posée, le problème est donc de dégrader le modèle détaillé en un modèle plus synthétique tout en conservant les qualités prédictives du modèle détaillé.

D'un point de vue formel, cette question s'insère dans le cadre mathématique de la théorie de l'agrégation (Iwasa *et al.*, 1987). Cette théorie vise à établir sous quelles conditions un système dynamique à un niveau de description microscopique peut se projeter par l'intermédiaire d'un opérateur d'agrégation en un système dynamique à un niveau macroscopique. En identifiant le niveau microscopique à la réalité et le niveau macroscopique au modèle, cette théorie met en relief que la difficulté n'est pas tant de définir le modèle que de définir l'opérateur d'agrégation, en d'autres termes de choisir des variables pertinentes pour décrire le peuplement.

Par ailleurs, le niveau microscopique peut être identifié à un modèle détaillé et le niveau macroscopique à un modèle plus synthétique : l'enjeu de l'agrégation est alors d'« extraire » du modèle détaillé la dynamique du plus petit nombre possible de variables synthétiques, tout en conservant la cohérence entre la dynamique des variables microscopiques et celle des variables

synthétiques. En théorie de l'agrégation, cette cohérence est appelée *agrégation parfaite*.

Pour préciser ce point, faisons un parallèle avec la physique statistique qui nous rappelle qu'il n'est pas nécessaire de redescendre à l'échelle microscopique pour prédire l'état d'un système macroscopique. Par exemple en thermodynamique, quelques grandeurs macroscopiques (énergie interne, pression, volume...) suffisent à caractériser l'état d'un gaz parfait sans avoir à décrire au niveau microscopique les chocs entre molécules. Bien qu'un modèle de cinétique des gaz puisse paraître plus réaliste dans la mesure où il rend compte des mécanismes réellement à l'œuvre à l'échelle moléculaire, la thermodynamique fournit, au niveau macroscopique, un résumé cohérent de ces phénomènes.

En identifiant le niveau microscopique forestier aux modèles arbre, la question peut alors se reformuler ainsi : comment agréger un modèle arbre en un modèle faisant intervenir des variables plus synthétiques ? Le niveau de synthèse reste à être identifié en fonction de la question posée par le gestionnaire : dans ce travail on visera le niveau le plus synthétique possible dans la limite d'une description du peuplement par une fonction de distribution.

### État de l'art et démarche suivie

Pour tenter d'apporter des éléments de réponse à la question posée, nous tâcherons d'abord d'évaluer la pertinence d'un modèle à l'interface entre le niveau de description « arbre » et le niveau de distribution « distribution ». Plusieurs familles de modèles présentent une telle caractéristique :

- les modèles désagrégatifs (Ritchie & Hann, 1997), dont la dynamique est calculée au niveau de la distribution qui est ensuite désagrégée en états individuels ;
- les modèles de liste d'arbres (par exemple Vanclay, 1989), qui empruntent aux modèles arbre la description en états individuels et qui empruntent aux modèles de distribution la description en effectifs par état ;
- les modèles de trouées (« gap models » ; Shugart, 1984) qui sont des modèles arbre dont les interactions sont indépendantes des distances à l'échelle d'une placette.

Seuls les modèles de trouées ont une structure issue de considérations biologiques : le peuplement est découpé en placettes qui correspondent à des

éco-unités (Hallé *et al.*, 1978) parcourant un cycle sylvigénétique ; la juxtaposition de ces cycles déphasés crée la mosaïque sylvatique. Le moteur de la dynamique est l'accès à la lumière lié à la formation d'une trouée due à la mort d'un individu dominant. Les modèles de trouées ont donc été choisis comme point de départ de ce travail.

Par rapport à la problématique du niveau de description le plus pertinent, les modèles de trouées offrent un intérêt par la façon dont les interactions entre arbres sont prises en compte : la parcelle est découpée spatialement en placettes indépendantes ; à l'intérieur d'une placette la compétition pour la lumière est prise en compte *via* un indice LAI( $z$ ) qui représente la contribution à l'indice foliaire de la placette des arbres de hauteur supérieure à  $z$ . Cet indice ne dépend que de la *distribution* des hauteurs. Il y a donc deux niveaux :

- niveau *intra* placette, où les interactions dépendent de la distribution des hauteurs (interactions indépendantes des distances) ;
- niveau *inter* placettes, où les interactions sont absentes (dans les modèles de trouées *stricto sensu*).

Pour évaluer la pertinence des interactions *intra* placette, nous remonterons en amont à un modèle plus détaillé qui repose sur des interactions individuelles dépendantes des distances. Il s'agira alors de voir si cet indice de compétition pour la lumière permet ou non d'expliquer des accroissements diamétriques individuels mesurés. La désagrégation de l'indice LAI des modèles de trouées en un indice dépendant des distances au niveau arbres a déjà été réalisée par plusieurs auteurs (Busing, 1991 ; Korzukhin & Ter-Mikaelian, 1995), mais avec des objectifs différents de la confrontation à des observations.

Pour évaluer la pertinence des interactions *inter* placettes, nous tâcherons de voir si une parcelle peut être spatialement découpée en placettes indépendantes.

En anticipant un peu sur les résultats, nous verrons que si les interactions ainsi modélisées fournissent un piètre ajustement aux accroissements individuels, en revanche au niveau de description de la distribution, les caractéristiques du peuplement sont bien reproduites par le modèle. Nous tâcherons alors de dégrader ce modèle arbre en un modèle de distribution, afin de « se débarrasser » du niveau individuel qui n'apporte rien de plus pour les prédictions que le niveau de la distribution.

D'un point de vue méthodologique, diverses méthodes de dégradation d'un modèle arbre dépendant des distances en un modèle de distribution existent dans la littérature. On peut distinguer :

- des méthodes empiriques, ne reposant sur aucun formalisme mathématique, qui consistent essentiellement à utiliser le modèle le plus détaillé comme générateur de données pour caler le modèle le plus grossier (voir par exemple Acevedo *et al.*, 1995 ; Wilson, 1998). Cela revient à substituer des données simulées à des données mesurées ;
- l'approximation du champ moyen, méthode issue de la physique qui permet de dégrader des interactions dépendantes des distances en des interactions indépendantes des distances en supposant que chaque individu interagit avec un très grand nombre d'individus (à la limite le peuplement entier ; voir Daniels & Burkhart, 1988 ; Deutschman, 1996 ; Pacala & Levin, 1997 pour des exemples d'application en foresterie et Lesne, 1996, p.78, pour une présentation de la méthode) ;
- des méthodes issues de la théorie des processus stochastiques qui permettent de reformuler un modèle arbre sans interactions, considéré comme un processus markovien, en une équation aux dérivées partielles (EDP) de Fokker-Planck sur la densité de probabilité lorsque l'état est continu (Hara & Wyszomirski, 1994 ; Kohyama, 1991 ; Suzuki & Umemura, 1974 ; Yokozawa & Hara, 1992), ou en un modèle matriciel de transition lorsque l'état est discret (Horn *et al.*, 1989 ; Weinstein & Shugart, 1983) ;
- la méthode des moments qui permet de passer d'un modèle arbre dépendant des distances, considéré comme un processus ponctuel dynamique, à un système d'EDP sur les moments du processus (Bolker & Pacala, 1997, 1999 ; Bolker *et al.*, 1998 ; Deutschman, 1996 ; Levin & Pacala, 1997 ; Pacala & Deutschman, 1995 ; Pacala & Levin, 1997).

Des développements méthodologiques seront recherchés pour étendre ces méthodes au cas des modèles arbre avec interactions indépendantes des distances. Une grille sera ainsi construite comportant deux niveaux de description (l'individu et la distribution) et trois types d'interactions entre arbres (dépendantes des distances, indépendantes des distances, absentes) : d'une part le formalisme permettant de glisser d'une case de cette grille à une autre sera explicité et mis en application, d'autre part les six modèles ainsi obtenus seront comparés entre eux. Si les modèles de distribution reproduisent, au niveau de description de la distribution, les résultats du modèle arbre, alors

cela signifie que les détails non pertinents du modèle arbre ont été éliminés (Deutschman, 1996).

En anticipant à nouveau sur les résultats, on verra que l'espace joue un rôle important, c'est-à-dire que les modèles dépendants des distances ne peuvent pas être ramenés à des modèles indépendants des distances. Par ailleurs, l'étude du découpage en placettes indépendantes montrera que la structuration spatiale du peuplement se ramène essentiellement à des répartitions différentes des gros et petits arbres. Une nouvelle approche sera donc tentée pour construire un modèle intermédiaire entre l'arbre et la distribution, consistant à mélanger un modèle individuel pour les gros arbres et basé sur la distribution pour les petits arbres, la transition petit  $\rightarrow$  gros arbre ayant lieu à un diamètre fixé.

Ce modèle hybride constitue une approche originale en foresterie. Le but sera donc de construire un modèle de ce type et d'étudier ce qu'il apporte de plus ou de moins par rapport à un modèle purement individuel ou purement de distribution. La difficulté sera de maintenir une cohérence des deux niveaux de description au diamètre de transition.

### **Site d'étude : Paracou en Guyane française**

Le travail s'appuiera sur le dispositif sylvicole de Paracou en Guyane française. Ce site possède plusieurs avantages pour une telle étude :

- d'une part le dispositif en lui-même est de qualité et riche en données. Mis en place en 1984 par le CIRAD-Forêt (alors CTFT) à 40 km à l'ouest de Kourou, le dispositif de Paracou comporte 12 parcelles (aujourd'hui étendu à 16 parcelles) carrées de 250 m de côté (soit 6,25 ha), sur lesquelles tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre sont référencés par un numéro, leurs coordonnées spatiales (à 50 cm près) et leur essence (la détermination botanique n'est que partielle). Plus de 46000 individus sont ainsi répertoriés. Tous les ans de 1984 à 1995 et tous les deux ans depuis, la circonférence des arbres est mesurée (à 5 mm près), les arbres recrutés au diamètre de 10 cm référencés, et les morts notés.

Par ailleurs en 1987-88 trois traitements sylvicoles ont été appliqués sur les parcelles réparties en quatre blocs de trois (trois parcelles ont été conservées comme témoins) : le traitement 1 correspond à une exploitation pour le bois d'œuvre ; le traitement 2 correspond au traitement 1 plus une éclaircie par dévitalisation ; le traitement 3 correspond au traitement 2 plus une exploitation pour le bois de feu (cf. figure 1).

Toutes les données d'inventaire, ainsi que des données supplémentaires (topographie des parcelles, pédologie...), ont été rassemblées dans une base de données couplées à un système d'information géographique. Une présentation plus détaillée du site de Paracou et du contexte guyanais se trouve par exemple dans Durrieu de Madron (1993) ; Gourlet-Fleury (1997) ; Schmitt & Bariteau (1990). Parmi les travaux réalisés à Paracou en lien avec la dynamique forestière, on peut citer Bariteau (1992) ; Barthès (1988, 1991) ; Collinet (1997) ; Colonna (1993) ; Desnard (1996) ; Doligez (1996) ; Durrieu de Madron (1989, 1993) ; Favrichon (1994, 1995, 1998b,a) ; Fontez (1996) ; Gader (1990) ; Gourlet-Fleury (1997, 1998) ; Gourlet-Fleury & Montpied (1995) ; Grandval (1993) ; Kokou (1992) ; Lauwaerts (1998) ; Mercier (1997) ; Perier-Camby (1995) ; Picard (1996) ; Schmitt & Bariteau (1990) ; Traissac (1998) ; Trichon *et al.* (1997).

- d'autre part deux modèles de dynamique forestière, correspondant à deux travaux de thèse, ont déjà été réalisés à Paracou : l'un est un modèle matriciel de distribution (Favrichon, 1995) tandis que l'autre (Gourlet-Fleury, 1997) est un modèle arbre dépendant des distances. Ces modèles servent donc de repères pour construire un modèle à un niveau de description intermédiaire.

Même si les développements qui sont faits dans ce travail sont largement tributaire des données de Paracou, nous chercherons à favoriser le côté explicatif des modèles plus que leur réalisme. Les aspects méthodologiques seront donc mis en avant et la simplicité des modèles, allant de pair avec leur capacité explicative, sera délibérément favorisée.

## Plan du mémoire

Le mémoire est organisé en quatre chapitres et trois annexes. Les deux premiers chapitres sont consacrés à l'étude de la pertinence d'un modèle de trouées à Paracou. Le chapitre 1 s'intéresse à la variable de compétition pour la lumière des modèles de trouées comme variable explicative des accroissements diamétriques individuels. Ce chapitre débouche sur la construction d'un modèle simple de la dynamique forestière, qui servira de banc d'essai pour appliquer les méthodes développées dans le chapitre 3.

Le chapitre 2 traite de la possibilité de découper le peuplement en placettes indépendantes. Ce chapitre plus que les autres est tributaire des données de Paracou : il s'agit essentiellement d'une analyse de données spatialisées. Il clôt l'étude des modèles de trouées.

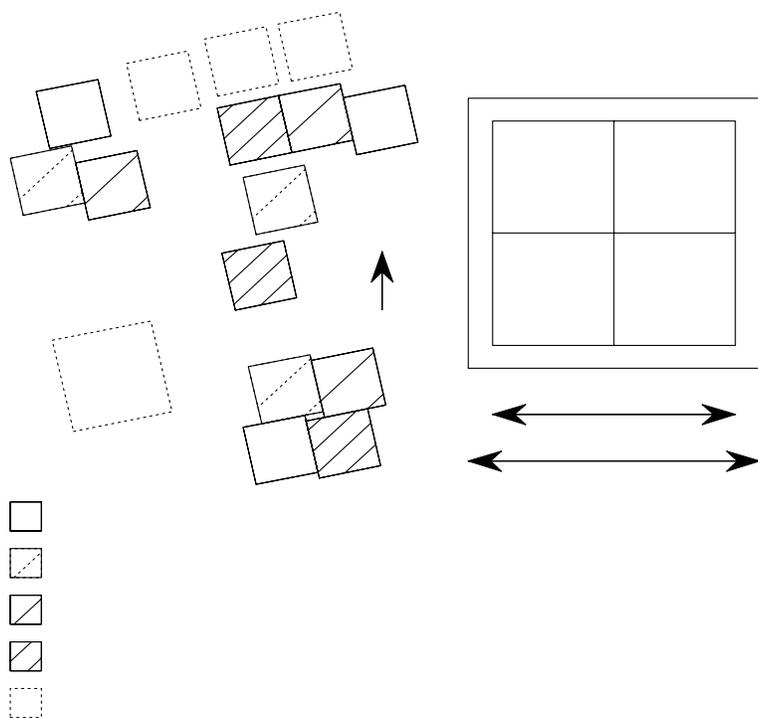


FIG. 1: *Dispositif de Paracou. Pour le bois d'œuvre,  $\varnothing \geq 50$  ou  $60$  cm ; pour le bois énergie,  $40 \leq \varnothing < 50$  cm ; pour les éclaircies par dévitalisation,  $\varnothing \geq 40$  cm (traitement 2) ou  $\varnothing \geq 50$  cm (traitement 3).*

Le chapitre 3 est consacré aux méthodes de dégradation d'un modèle arbre en modèle de distribution. On tentera d'y généraliser les méthodes existantes au cas des modèles arbre avec interactions indépendantes des distances. Ce chapitre plus que les autres est méthodologique ; les méthodes sont appliquées au modèle arbre dépendant des distances construit au chapitre 1.

Dans le chapitre 4 un modèle à la fois individuel pour les gros arbres et distributionnel pour les petits est construit. La composante distributionnelle du modèle se contente de reprendre le modèle matriciel de Favrichon (1995). Dans ce chapitre une importance plus grande est accordée au réalisme du modèle et à son applicabilité à des problématiques de gestion forestière, au détriment de sa simplicité.

Enfin dans la conclusion nous tracerons les perspectives futures de ce travail.

Quant aux annexes, la première est un développement bibliographique qui permet de préciser le cadre de ce travail : les modèles de trouées y sont présentés en détail, ainsi que la théorie de l'agrégation, une classification agrémentées d'exemples des modèles de dynamique forestière, et les méthodes d'agrégation d'un modèle arbre en un modèle de distribution. Cette annexe figure en contrepoint de l'ouvrage de Franc *et al.* (1999a).

La deuxième annexe expose quelques développements sur la théorie des processus ponctuels : après un rappel de quelques définitions, des résultats qui ont été utilisés au cours du texte y sont démontrés.

L'annexe C enfin rassemble les listings des principaux programmes informatiques.

# Chapitre 1

## Modèle individuel type modèle de trouées

UNE DES CARACTÉRISTIQUES des modèles de trouées est de prédire les accroissements en diamètre et en hauteur des arbres à partir d'un indice de compétition pour la lumière, toujours le même (défini par l'équation A.21 p.263). L'objectif premier de ce chapitre est de tester si la compétition pour la lumière, ainsi résumée, constitue un moteur satisfaisant de la dynamique forestière à Paracou. On se restreindra en fait à l'aspect croissance de la dynamique, en regardant si les accroissements observés à Paracou peuvent ou non être expliqués par l'indice de compétition pour la lumière des modèles de trouées.

Une autre caractéristiques des modèles de trouées (voir § A.4.1 p.262 pour une définition complète des modèles de trouées) est de reposer sur des équations de croissance de forme générale, issue de considérations écophysiologiques plutôt que d'un ajustement statistique à un jeu de données particulier. Nous tâcherons de construire des fonctions de croissance qui incorporent l'indice de compétition pour la lumière en respectant cette forme générale.

Une troisième caractéristiques enfin des modèles de trouées est de modéliser les interactions entre arbres indépendamment des distances à l'échelle d'une placette. Ils se situent ainsi à une position intermédiaire entre les modèles arbre dépendant des distances et les modèles matriciels indépendants des distances. Nous étudierons cette propriété des modèles de trouées dans le prochain chapitre. Pour l'instant, l'indice de compétition des modèles de trouées sera étendu au cas spatial de manière à obtenir un modèle arbre dépendant des distances.

Un glissement d'un modèle de trouées *stricto sensu* vers un modèle arbre dépendant des distances a déjà été opéré par Busing (1991). De même Korzukhin & Ter-Mikaelian (1995) ont comparé l'interception de la lumière telle

que modélisée dans les modèles de trouées à un modèle individuel où les arbres, considéré comme des écrans verticaux opaques, sont répartis de façon aléatoire dans le plan. L'extension au cas spatial qui sera faite ici est différente de ces deux approches.

L'intérêt d'étendre l'indice de compétition des modèles de trouées au cas spatial est de se poser au même niveau de description du peuplement que les modèles arbre dépendant des distances comme celui de Gourlet-Fleury (1997). Le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997) pourra alors servir de référence pour évaluer la pertinence de l'indice de compétition des modèles de trouées pour prédire les accroissements individuels à Paracou. Le but de ce chapitre reste l'évaluation de la pertinence de cet indice, et non pas la recherche de l'indice optimal, en espérant que la non-optimalité de l'indice soit « compensée » par la généralité de forme des équations de croissance.

Enfin, pour isoler la compétition pour la lumière des autres facteurs susceptibles d'influencer les sorties du modèle, la *simplicité* sera délibérément favorisée : la diversité spécifique, la dynamique de la taille de la population, la compétition pour l'eau et les nutriments seront ainsi ignorées. Une meilleure compréhension du fonctionnement du modèle sera ainsi obtenue.

En fin de compte, l'objectif de ce chapitre est de construire un modèle arbre qui tient des modèles de trouées :

- sa variable de compétition pour la lumière,
- la forme de ses équations de croissance,

mais qui s'en distingue :

- par une modélisation des interactions entre arbres spatialement explicites,
- par une simplification extrême de certains processus de la dynamique forestière (mortalité, recrutement, autres formes de compétition que la compétition pour la lumière),

afin d'établir un pont entre les modèles de trouées au sens strict et les modèles arbre dépendants des distances, et d'évaluer la pertinence de l'indice de compétition des modèles de trouées.

Ce modèle arbre servira de banc d'essai dans toute la suite de ce travail. Nous l'utiliserons dès ce chapitre pour étudier deux aspects de la dynamique forestière : d'une part l'effet d'une variable de compétition asymétrique sur la répartition spatiale des arbres ; d'autre part le partage de la croissance entre croissance en diamètre et croissance en hauteur.

L'utilisation des équations des modèles de trouées pour construire un modèle de dynamique forestière arbre dépendant des distances peut paraître douteuse, tant cela s'éloigne de leur domaine d'application original. Les modèles de trouées ont en effet été développés à l'origine (Botkin *et al.*, 1972 ; Shugart & West, 1977) pour modéliser les successions végétales sur de longues durées (cf. § A.4.2 p.263). Bien que le niveau de description du peuplement qu'ils utilisent soit fin (l'arbre), leur validation s'effectue habituellement à un niveau de description plus grossier, à savoir la composition spécifique du peuplement. On peut néanmoins avancer deux arguments pour justifier l'utilisation des équations de croissance des modèles de trouées pour prédire les accroissements au niveau individuel :

1. on observe dans la littérature un glissement du champ d'application des modèles de trouées : outre la simulation des successions végétales (Solomon, 1986, etc.), ceux-ci ont été utilisés pour la gestion des forêts (Shugart *et al.*, 1980 ; Waldrop *et al.*, 1986 ; Mohren *et al.*, 1991), pour des études écologiques plus théoriques (Weishampel & Urban, 1996), voire même pour modéliser la croissance de peuplements monospécifiques équiennes de hêtres (Lindner *et al.*, 1997) !
2. d'un point de vue plus théorique, si les modèles de trouées, qui partent d'une information au niveau de l'arbre, n'aboutissent à des prédictions correctes qu'à un niveau de description plus grossier (composition floristique, etc.), c'est qu'une partie de l'information individuelle n'est pas exploitée. Il est alors vraisemblablement possible d'agréger le niveau arbre pour aboutir à un modèle global ou de distribution.

Ce chapitre s'articule en trois temps : dans un premier temps le modèle sera construit, en partant de la forme des équations de croissance (§ 1.1) jusqu'à la présentation des jeux de données et l'estimation des paramètres (§ 1.2). Le paragraphe 1.3 présentera en résumé la structure du modèle et les premiers résultats de simulation. Dans un deuxième temps les sorties du modèles seront exploitées, d'une part pour étudier le partage de la croissance entre diamètre et hauteur (§ 1.4), d'autre part pour étudier les répartitions spatiales (§ 1.5). Dans un troisième temps l'ensemble de la démarche de construction du modèle et les résultats seront discutés (§ 1.6).

## 1.1 Construction du modèle

Le modèle de trouées dont on s'est inspiré pour construire le présent modèle est FORSKA (Leemans, 1991 ; Prentice & Leemans, 1990 ; Prentice *et al.*, 1993 ; Desanker & Prentice, 1994 ; Lindner *et al.*, 1997). Comme dans tous les modèles de trouées et la plupart des modèles arbre, la dynamique est décomposée en des modules croissance, mortalité et recrutement. Comme on s'intéresse essentiellement à la croissance, et plus particulièrement à la compétition pour la lumière, la mortalité et le recrutement sont ramenés à des processus aussi simples que possible. La cohérence de l'ensemble est maintenue en supposant le peuplement dans l'état stationnaire et en traduisant la constance dans le temps de grandeurs globales (la distribution diamétrique pour la mortalité, la densité pour le recrutement).

Dans cette partie nous nous intéressons à la forme générale des équations et de la variable de compétition pour la lumière. Dans la partie suivante (§ 1.2) on établira les équations spécifiques à Paracou et les paramètres seront estimés.

### 1.1.1 Module croissance

La construction des équations de croissance se fera en quatre étapes : équation de croissance en volume ; modélisation de la compétition pour la lumière ; introduction de relations d'allométrie pour ramener l'ensemble des variables d'état à un ensemble plus restreint ; séparation de l'accroissement volumique en accroissements diamétrique et en hauteur.

Dans FORSKA un arbre est décrit par son diamètre  $D$ , sa hauteur totale  $H$ , la hauteur  $H_{\text{fût}}$  de la plus basse branche de son houppier, et la distribution verticale  $s(z)$  de sa surface foliaire entre  $H_{\text{fût}}$  et  $H$ . La distribution verticale du feuillage se met sous la forme :

$$s(z) = La \sigma(z) \tag{1.1}$$

où  $La$  est la surface foliaire totale et  $\sigma$  est une distribution sur  $[H_{\text{fût}}, H]$  qui décrit la forme du houppier (supposé avoir une symétrie de révolution). On note de plus  $\mathbf{q} \in \mathbb{R}^2$  les coordonnées spatiales au sol de l'arbre, et  $R$  le rayon du houppier (c'est-à-dire le rayon du cercle obtenu en projetant au sol le houppier).

Le peuplement est décrit par une collection  $\{(D_i, H_i, H_{\text{fût},i}, s_i, \mathbf{q}_i, R_i)_{i=1\dots N}\}$  de ces variables, où  $N$  est le nombre d'arbres présents dans le peuplement.

### Équation de croissance du volume $D^2H$

Le point de départ est l'équation de croissance de FORSKA (Prentice & Leemans, 1990 ; Leemans, 1991), qui prédit un accroissement du volume  $D^2H$  sous la forme :

$$\frac{d}{dt} (D^2H) = \text{RED} \times \int_{H_{\text{fût}}}^H s(z) (gp(I(\mathbf{q}, z)) - qz) dz \quad (1.2)$$

où RED est un facteur réducteur qui décrit la compétition pour les ressources du sol (eau, sels minéraux),  $I(\mathbf{q}, z)$  est l'intensité lumineuse à l'altitude  $z$  à la verticale du point de coordonnées  $\mathbf{q}$  au sol,  $p$  est un facteur réducteur fonction de l'intensité lumineuse, et  $g$  et  $q$  sont des paramètres. Comme on ne s'intéresse qu'à la compétition pour la lumière, on pose désormais RED = 1.

**Interprétation des termes de l'équation de croissance.** Le terme  $-qz$  dans l'équation (1.2) représente les pertes dues à la respiration et plus généralement à l'entretien du bois vivant. Soit  $\bar{H} = \int z \sigma(z) dz$  la hauteur moyenne du houppier. En utilisant l'équation (1.1), les pertes totales  $\int s(z) qz dz$  peuvent être réécrites sous la forme  $qLa\bar{H}$ . Comme conséquence de la théorie des tubes (« pipe theory », Shinozaki *et al.*, 1964 cités par Mäkelä, 1997 ; Rennolls, 1994), la surface foliaire totale  $La$  est proportionnelle à la surface de l'aubier dans un plan horizontal coupant le tronc. Le terme  $La\bar{H}$  auquel sont proportionnelles les pertes totales peut alors être considéré comme une estimation grossière du volume d'aubier.

En fin de compte le terme  $-qz$  dans l'équation (1.2) traduit une relation de proportionnalité entre le coût d'entretien du bois vivant et le volume d'aubier.

Le terme  $Q = \int s(z) gp(I(\mathbf{q}, z)) dz$  dans l'équation (1.2) représente le gain en volume grâce à la photosynthèse :  $g$  est le gain potentiel par unité de surface foliaire quand la lumière n'est pas un facteur limitant, et  $p$  est la courbe d'assimilation chlorophyllienne normalisée de manière à ce que  $p(I) \rightarrow 1$  quand  $I \rightarrow \infty$  (lumière non limitative). Dans FORSKA,  $p$  a une forme hyperbolique (équation A.34 p.282). Cette dépendance est observée à l'échelle d'une feuille pendant quelques minutes, mais à l'échelle du houppier pendant une année la relation entre la quantité de photosynthétats produits et l'intensité lumineuse moyenne tend à être linéaire (McCrary & Jokela, 1998 ; Ruimy *et al.*, 1995 ; Saugier, 1992).

**Compétition pour la lumière.** Dans les modèles de trouées l'intensité lumineuse décroît exponentiellement à travers le feuillage selon la loi d'absorption de Beer-Lambert :

$$I(\mathbf{q}, z) = I_0 \exp[-k \text{LAI}(\mathbf{q}, z)] \quad (1.3)$$

où  $k$  est le coefficient d'absorption et  $\text{LAI}(\mathbf{q}, z)$  est le nombre de couches de feuillage au-dessus de l'altitude  $z$  à la verticale du point de coordonnées  $\mathbf{q} \in \mathbb{R}^2$  au sol. L'indice LAI est le rapport d'une surface foliaire sur une surface de référence, ce qui est la définition d'un indice foliaire.

Pour un arbre, l'indice LAI ne doit pas être pris ponctuellement mais doit intégrer l'ensemble du voisinage avec lequel l'arbre entre en compétition : à l'indice  $\text{LAI}(\mathbf{q}, z)$  calculé ponctuellement à la position de l'arbre doit être substitué un indice qui intègre l'ensemble des conditions lumineuses rencontrées sur le houppier de l'arbre. On suppose désormais que l'indice  $\text{LAI}_i$  pour l'arbre indicé par  $i \in \{1 \dots N\}$  s'écrit sous la forme :

$$\text{LAI}_i(z) \equiv \text{LAI}(\mathbf{q}_i, z) = \int_z^{+\infty} \sum_j l_{ji} s_j(h) dh \quad (1.4)$$

où les  $l_{ij} \in \mathbb{R}^+$  sont des poids qui définissent le voisinage *potentiellement* compétiteur de l'arbre :  $l_{ji} > 0$  si l'arbre  $j$  est susceptible d'entrer en compétition avec l'arbre  $i$  et  $l_{ji} = 0$  dans le cas contraire. Cette relation de voisinage est symétrique (mais la relation de compétition est bien sûr asymétrique), de sorte que  $l_{ij} = l_{ji}$ . Comme  $s_j(h) dh$  est une surface foliaire et que LAI est un nombre sans dimension,  $l_{ji}$  a la dimension de l'inverse d'une surface.

L'expression (1.4) de l'indice LAI est une généralisation au cas spatial de l'indice LAI des modèles de trouées dont l'expression est donnée par l'équation (A.21) (p.263). L'indice de compétition pour la lumière des modèles de trouées peut en effet se mettre sous la forme (1.4) avec :

$$l_{ji} = \begin{cases} 1/\nu(\mathcal{A}) & \text{si les arbres } i \text{ et } j \text{ appartiennent à la même placette} \\ 0 & \text{dans le cas contraire} \end{cases}$$

où  $\nu(\mathcal{A})$  est la surface de la placette. Ainsi dans les modèles de trouées le voisinage compétiteur d'un arbre est la placette toute entière.

**Choix de la forme du houppier.** Les distributions verticales du feuillage généralement utilisées dans les modèles de trouées sont la distribution uniforme  $\sigma(z) = (H - H_{\text{fut}})^{-1}$  comme dans FORSKA, ou la distribution de Dirac  $\sigma(z) = \delta(z = H)$  comme dans les modèles du type JABOWA-FORET (Botkin *et al.*, 1972 ; Shugart & West, 1977). Le but de ce paragraphe est de montrer que, moyennant une hypothèse de non-chevauchement des houppiers sur

l'axe vertical, le choix de  $\sigma$  est indifférent, c'est-à-dire que l'équation (1.2) ne dépend pas de  $\sigma$ .

L'hypothèse de non-chevauchement des houppiers sur l'axe vertical est la suivante (cf. figure 1.1) : pour  $i \neq j$ ,  $l_{ij} > 0 \Rightarrow H_{\text{fut},i} > H_j$  ou  $H_{\text{fut},j} < H_i$ . Cela revient à dire que pour tout couple d'arbres *en interaction*, la plus basse branche de l'un se situe au-dessus de la plus haute branche de l'autre. Cette hypothèse définit une relation d'ordre assez forte entre les houppiers, dans le sens où pour tout couple d'arbre  $(i, j)$  en interaction ( $l_{ij} > 0$ ) :

$$H_i > H_j \Rightarrow H_{\text{fut},i} > H_j$$

L'hypothèse de non-chevauchement des houppiers sur l'axe vertical ne signifie pas que les arbres occupent nécessairement des strates disjointes : deux arbres peuvent occuper la même strate à condition que leurs houppiers ne se chevauchent pas horizontalement. D'un point de vue biologique, cette hypothèse traduit que les houppiers de deux arbres voisins ne s'imbriquent pas (« timidité » des houppiers pour des arbres de même taille, domination d'un des arbres pour des arbres de tailles différentes).

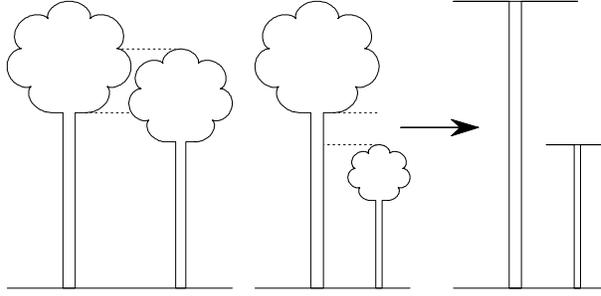


FIG. 1.1: *Relation d'ordre vertical entre les houppiers : (a) chevauchement des houppiers sur l'axe vertical ; (b) non-chevauchement des houppiers sur l'axe vertical ; on peut alors intégrer sur la distribution verticale du feuillage (c).*

L'hypothèse de non-chevauchement des houppiers sur l'axe vertical permet seulement de simplifier l'expression (1.4) de l'indice LAI( $z$ ) pour  $z \in [H_{\text{fut}}, H]$  ; elle ne permet pas à elle seule d'éliminer  $\sigma$  de l'équation de croissance. Comme on le verra dans la suite des calculs, c'est la forme même de l'équation de croissance (1.2) qui, associée à cette simplification, permet de faire disparaître  $\sigma$  des équations. Pour tout couple d'arbres  $(i, j)$  avec  $i \neq j$ , trois cas sont possibles :

1. les arbres  $i$  et  $j$  n'interagissent pas :  $l_{ji} = 0$  donc  $\forall z \in [H_{\text{fut},i}, H_i]$ ,  $\int_z^{+\infty} l_{ji} s_j(h) dh = 0$

2. l'arbre  $i$  domine l'arbre  $j$  :  $H_{\text{fût},i} > H_j$ . Comme  $s_j(h) = 0$  pour  $h > H_j$ ,  $\forall z \in [H_{\text{fût},i}, H_i]$ ,  $\int_z^{+\infty} l_{ji}s_j(h) dh = 0$
3. l'arbre  $j$  domine l'arbre  $i$  :  $H_i < H_{\text{fût},j}$  donc  $\forall z \in [H_{\text{fût},i}, H_i]$ ,

$$\int_z^{+\infty} l_{ji}s_j(h) dh = \int_{H_{\text{fût},j}}^{H_j} l_{ji}s_j(h) dh = l_{ji}La_j$$

L'expression de  $\text{LAI}_i(z)$  pour  $z \in [H_{\text{fût},i}, H_i]$  devient donc :

$$\text{LAI}_i(z) = l_{ii} \int_z^{+\infty} s_i(h) dh + \sum_{j \neq i} l_{ji}La_j \mathbf{I}(H_i < H_j) \quad (1.5)$$

où  $\mathbf{I}(q)$  est la fonction indicatrice de la proposition  $q$  (qui vaut 1 si la proposition  $q$  est vraie et 0 dans le cas contraire). Le premier terme dans l'équation (1.5) représente l'auto-ombrage, tandis que les termes suivant représentent la compétition pour la lumière.

En remplaçant l'intensité lumineuse  $I$  par son expression (1.3), l'indice LAI par son expression (1.5) et la distribution  $s_i$  par son expression (1.1), l'expression du gain  $Q$  devient :

$$\begin{aligned} Q = & \int_{H_{\text{fût},i}}^{H_i} gLa_i \sigma_i(z) p \left[ I_0 \exp \left( -kl_{ii}La_i \int_z^{+\infty} \sigma_i(h) dh \right) \right. \\ & \left. \times \exp \left( -k \sum_{j \neq i} l_{ji}La_j \mathbf{I}(H_i < H_j) \right) \right] dz \end{aligned}$$

On fait à présent le changement de variable  $u = \int_z^{+\infty} \sigma_i(h) dh$ , de sorte que :

$$Q = gLa_i \int_0^1 p \left[ I_0 \exp(-kl_{ii}La_i u) \exp \left( -k \sum_{j \neq i} l_{ji}La_j \mathbf{I}(H_i < H_j) \right) \right] du$$

Il apparaît alors que  $Q$  ne dépend pas de la distribution  $\sigma$ .

**Relations allométriques.** Les modèles de trouées supposent généralement une relation d'allométrie entre la surface foliaire (ou indifféremment la surface de l'aubier dans une coupe horizontale du tronc) et le diamètre :

$$La = CD^\ell \quad (1.6)$$

avec  $\ell$  allant de 1,93 (Kohyama, 1989) à 2,9 (Shugart & West, 1977) et le plus souvent voisin de 2 (Botkin *et al.*, 1972 ; Kohyama, 1989 ; Prentice & Leemans, 1990). La même relation d'allométrie s'obtient par le raisonnement

suisant : une dimension fractale  $\ell^*$  du feuillage peut être définie telle que la surface foliaire  $La$  soit proportionnelle à  $R^{\ell^*}$  (Mäkelä, 1997 ; Zeide & Pfeifer, 1991). En supposant alors que le rayon du houppier  $R$  est proportionnel au diamètre (Bossel & Krieger, 1991) :

$$R = \rho D \quad (1.7)$$

on retrouve l'équation (1.6) avec  $\ell = \ell^*$ . Les valeurs de  $\ell^*$  trouvées dans la littérature (Mäkelä, 1997 ; Zeide & Pfeifer, 1991) vont de 2,13 à 2,76. En l'absence de données sur les surfaces foliaires, nous avons utilisé la relation (1.6) en fixant  $\ell = 2$ .

**Forme finale de l'équation de croissance en volume.** On souhaite tirer parti de la spatialisation des données à Paracou en définissant *via* les poids  $l_{ij}$  un voisinage dépendant des distances. Considérons deux arbres  $i$  et  $j$  tels que  $H_j > H_i$  (figure 1.2). En supposant que la lumière a une incidence verticale et que les houppiers ont une forme cylindrique, la quantité de surface foliaire de l'arbre  $j$  qui fait de l'ombre au houppier de l'arbre  $i$  vaut :

$$La_j \frac{\omega(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\|, R_i, R_j)}{\pi R_j^2}$$

où  $\omega(d, u, v)$  représente la surface d'intersection de deux disques de rayons  $u$  et  $v$  distants de  $d$ , dont l'expression est donnée par l'équation (B.7) page 320. Pour être ramenée à un indice foliaire, cette surface foliaire doit être divisée par la surface sur laquelle elle se projette, en l'occurrence la surface  $\pi R_i^2$  du houppier de l'arbre  $i$ . Par comparaison avec la formule (1.5), on est donc amené à prendre :

$$l_{ji} = l_{ij} = \frac{\omega(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\|, R_i, R_j)}{\pi^2 R_i^2 R_j^2} \quad (1.8)$$

En prenant cette expression du voisinage dépendante des distances, on se démarque des modèles de trouées où  $l_{ij} = 1/\nu(\mathcal{A})$ . Nous verrons au chapitre 3 (p.134) comment l'approximation du champ moyen appliquée à (1.8) redonne l'expression  $1/\nu(\mathcal{A})$  des modèles de trouées. L'expression (1.8) constitue donc bien une extension au cas spatial du voisinage des modèles de trouées.

En tenant compte des relations d'allométrie (1.6) et (1.7) et de l'équation (1.8), l'expression du gain  $Q$  devient :

$$Q = gCD_i^2 \int_0^1 p[I_0 \exp(-k^*u) \exp(-k^*L_i)] du$$

où  $k^* = kC/\pi\rho^2$  est une constante et  $L_i$  est une variable de compétition définie par :

$$L_i = \frac{1}{\pi(\rho D_i)^2} \sum_{j=1}^N \omega(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\|, \rho D_i, \rho D_j) \mathbf{I}(H_j > H_i) \quad (1.9)$$

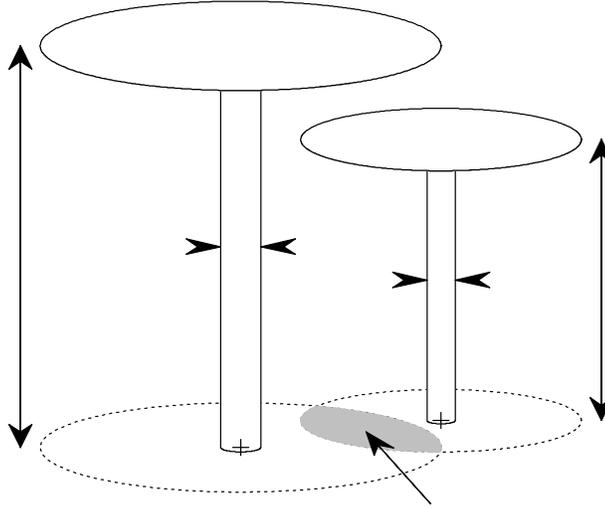


FIG. 1.2: Description d'un arbre et de la variable de compétition dans le modèle arbre type modèle de trouées

La variable d'interaction  $L_i$  sera utilisée tout au long de ce travail pour quantifier la compétition pour la lumière subie par l'arbre  $i$ . Elle est définie ainsi : soit  $\omega$  la surface d'intersection de la couronne de l'arbre  $i$  avec l'un de ses voisins ; ces surfaces sont sommées sur tous les voisins plus grands que l'arbre  $i$ , et la somme est finalement normalisée par la surface de la couronne de l'arbre  $i$ . La variable  $L_i$  est un nombre sans dimension qui peut s'interpréter comme le nombre d'arbres qui font de l'ombre à l'arbre  $i$ . Elle se distingue des indices de compétition d'Opie (1968), de Gerrard (« competition quotient ») ou de Bella (« competitive influence zone overlap ») (Bella, 1971 ; Biging & Dobbertin, 1992 ; Gourlet-Fleury, 1992) principalement par le terme dissymétrique  $\mathbf{I}(H_j > H_i)$ .

On écrit désormais le gain  $Q$  sous la forme  $Q = \gamma D_i^2 P(L_i)$  où  $P(x) = \int_0^1 p[I_0 \exp(-k^*u) \exp(-k^*x)] du$  est un facteur réducteur sans dimension et  $\gamma = gC$  est le gain en volume par unité de diamètre au carré lorsque la lumière n'est pas un facteur limitant. La fonction  $P$  est décroissante et vérifie  $P(0) = 1$  et  $P(+\infty) = 0$  ; son expression sera précisée ultérieurement (§ 1.2.2). On

écrit également le terme de respiration sous la forme d'un terme proportionnel à  $LaH$  ou  $D^2H$ . L'équation de croissance en volume est finalement :

$$\frac{d}{dt} (D^2H) = D^2 (\gamma P(L) - \theta H) \quad (1.10)$$

### Croissance en diamètre

L'équation (1.10) prédit l'accroissement du volume  $D^2H$ . Pour séparer l'accroissement en diamètre de l'accroissement en hauteur, une relation supplémentaire est nécessaire. Dans les modèles de trouées, une relation entre le diamètre et la hauteur est posée. Nous avons préféré modéliser séparément l'accroissement en diamètre et l'accroissement en hauteur. L'équation (1.10) peut être réécrite sous la forme :

$$\frac{dH}{dt} = \gamma P(L) - \left( \theta + 2 \frac{dD/dt}{D} \right) H \quad (1.11)$$

Donc connaissant l'accroissement diamétrique, l'accroissement en hauteur peut être calculé. En pratique l'accroissement en hauteur calculé par l'équation (1.11) peut être négatif, et on prendra donc le maximum de zéro et de cette expression comme accroissement effectif.

L'accroissement en diamètre a été estimé de manière empirique en utilisant  $D$  et la variable d'interaction  $L$  comme variables explicatives. Plus précisément, soit  $\Delta D$  l'accroissement diamétrique annuel d'un arbre quelconque, considéré comme une variable aléatoire. On prédit la vitesse de croissance en diamètre par :

$$\frac{dD}{dt} = \frac{1}{\Delta t} E(\Delta D | D, L) \quad (1.12)$$

avec  $\Delta t = 1$  an.

**Forme du réducteur de la compétition pour la lumière.** La forme du réducteur  $P(L)$  reste également à être précisée. Son expression peut être tirée de (1.11) en se plaçant dans des conditions telles que toutes les variables autres que  $L$  soient éliminées. On peut considérer en particulier l'ensemble des arbres dont la croissance en diamètre est maximale, c'est-à-dire l'ensemble des arbres qui investissent tous leurs gains en volume dans la croissance en diamètre. L'accroissement potentiel en diamètre est tout d'abord défini comme le  $1 - \tau$  quantile de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$ , que l'on note  $Q_{1-\tau}(\Delta D | D, L)$ . Cet accroissement potentiel en diamètre est atteint quand tous les gains photosynthétiques sont investis dans la croissance

en diamètre, c'est-à-dire quand  $dH/dt = 0$ . En reportant cette condition dans (1.11), on obtient :

$$0 = \gamma P(L) - \left( \theta + 2 \frac{Q_{1-\tau}(\Delta D|D, L)}{D\Delta t} \right) H$$

Comme  $P(L)$  ne dépend pas du diamètre, n'importe quelle valeur de  $D$  peut être fixée *a priori*. Pour éliminer simultanément la variable  $H$  (qui est liée à  $D$ ), on considère la limite  $D \rightarrow 0$ ,  $H \rightarrow 0$ ,  $H/D \rightarrow \kappa$ , ce qui revient à considérer les petits arbres. On a donc :

$$P(L) = \frac{2\kappa Q_{1-\tau}(\Delta D|D=0, L)}{\gamma \Delta t}$$

En se souvenant que  $P(0) = 1$ , on obtient finalement :

$$P(L) = \frac{Q_{1-\tau}(\Delta D|D=0, L)}{Q_{1-\tau}(\Delta D|D=0, L=0)} \quad (1.13)$$

### 1.1.2 Module mortalité

Dans les modèles de trouées, la mortalité est reliée à la croissance en diamètre. Une autre démarche est adoptée ici, qui repose sur la constatation que dans l'état stationnaire la croissance, la mortalité et la distribution diamétrique sont liées. Plus précisément, soit  $f$  la distribution diamétrique au temps  $t$ . En supposant que la vitesse de croissance en diamètre  $dD/dt$ , que l'on note  $a$ , et le taux de mortalité  $m$  ne dépendent que du diamètre, alors l'équation d'évolution de  $f$  est une EDP de transport (Kohyama, 1989) :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial (af)}{\partial D} - mf$$

Cette démarche sera justifiée au chapitre 3. C'est le même raisonnement qui, transposé aux modèles de distribution discrète, permet d'estimer les coefficients d'une matrice de Usher à partir de la distribution diamétrique dans l'état stationnaire (Houde & Ledoux, 1995).

Dans l'état stationnaire ( $\partial f/\partial t = 0$ ), le taux de mortalité est donc relié à la distribution diamétrique et à la vitesse de croissance par :

$$m(D) = -\frac{1}{f(D)} \frac{d(af)}{dD} \quad (1.14)$$

La vitesse de croissance en diamètre est normalement fonction du diamètre  $D$  et de la variable d'interaction  $L$  (équation 1.12). On la rend fonction du

diamètre seulement en reliant empiriquement  $L$  à  $D$ . Le modèle obtenu est un modèle arbre sans interactions. On verra au chapitre 3 également dans quelle mesure le modèle arbre sans interactions obtenu en reliant  $L$  à  $D$  diffère du modèle arbre avec interactions dépendantes des distances.

La mortalité est modélisée de façon stochastique : à chaque pas de temps et pour chaque arbre, un nombre est tiré au hasard suivant une loi uniforme sur  $[0, 1]$ . Quand ce nombre est inférieur à  $m(D)$ , l'arbre meurt.

### 1.1.3 Module recrutement

Le recrutement est réduit à sa plus simple expression, en gardant simplement le nombre d'arbres constant. Chaque arbre qui meurt est donc immédiatement remplacé par un jeune arbre, qui est placé au hasard sur la parcelle et dont le diamètre initial est  $D_0$  et la hauteur initiale  $H_0$ .

## 1.2 Relations empiriques et estimation des paramètres

Dans cette partie les équations du modèle spécifiques au dispositif de Paracou sont présentées, et les paramètres des équations générales établies dans la partie précédente sont estimés. Dans un premier temps les jeux de données utilisés sont présentés. Puis la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  est caractérisée (§ 1.2.2), ainsi que le taux de mortalité (§ 1.2.3). Enfin les paramètres sont estimés (§ 1.2.4).

### 1.2.1 Jeux de données

Quatre jeux de données ont été utilisés :

1. un jeu de données donnant, pour chacun des arbres des parcelles 1 à 12 de Paracou en 1988 : le diamètre, les coordonnées spatiales, la variable de compétition  $L$  et l'accroissement diamétrique annuel. Ont été éliminés de ce jeu de données : les palmiers, les arbres qui ont une forme de tronc irrégulière, les arbres à moins de 10 m du bord de la parcelle (à cause des effets de bord pour le calcul de  $L$ ), l'arbre numéro 350 du carré 2 de la parcelle 6 (individu aberrant), et les arbres qui ne sont pas présents sur l'ensemble de la période 1988-91 (pour le calcul de l'accroissement diamétrique). Ce jeu de données comporte 25119 individus ;

2. un jeu de données donnant le diamètre des arbres des parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984. Ce jeu de données comporte 46476 individus ;
3. un jeu de données comportant la surface du houppier et le diamètre de 182 individus de la parcelle 7 en 1990 ;
4. un jeu de données comportant la hauteur et le diamètre de 591 individus du carré 1 de la parcelle 11 en 1997.

Les deux premiers jeux de données sont tirés des tables de la base de données Paracou sous Oracle. Le jeu de données 3 provient du travail de Colonna (1993), les surfaces de houppier ayant été estimées à partir de photos aériennes prises d'un ULM. Le jeu de données 4 provient de mesures effectuées sur le terrain, les hauteurs ayant été mesurées à l'aide d'un relascope de Bitterlich (Picard, 1997). D'autres mesures de hauteurs ont été effectuées à Paracou par Collinet (1997) ; Lauwaerts (1998) ; Perier-Camby (1995).

Dans le jeu de données 1, l'accroissement diamétrique annuel en 1988 a été estimé, tout comme chez Gourlet-Fleury (1997, p.89), comme la pente de la régression linéaire du diamètre aux années 1988 à 91 par rapport au vecteur  $[0, 1, 2, 3]$ , c'est-à-dire :

$$\Delta D_{88} = \frac{1}{10} (-3D_{88} - D_{89} + D_{90} + 3D_{91})$$

où  $D_t$  désigne le diamètre à l'année  $t$ . Ce lissage permet en effet d'atténuer les effets des erreurs de mesure.

*Justification* : À Paracou, la distribution des accroissements diamétriques  $\Delta D$  suit approximativement une loi exponentielle de paramètre  $\mu = 4,3 \text{ an}^{-1}$  et les mesures des circonférences sont arrondies à 0,5 cm près. Soit  $X$  une variable aléatoire qui suit une loi exponentielle de paramètre  $\mu$  et qui représente l'accroissement diamétrique  $\Delta D$ . Cette variable est mesurée avec un arrondi  $\delta$ , de sorte que la variable mesurée est :

$$\tilde{X} = \delta \text{rond}\left(\frac{X}{\delta}\right)$$

où rond est la fonction de  $\mathbb{R}$  dans  $\mathbb{N}$  qui arrondit à l'entier le plus proche (avec par convention  $\text{rond}(0,5) = 0$ ).  $\tilde{X}$  est une variable aléatoire discrète de loi :

$$\begin{cases} \Pr(\tilde{X} = 0) = 1 - \exp\left(-\frac{\mu\delta}{2}\right) \\ \Pr(\tilde{X} = n\delta) = 2 \sinh\left(\frac{\mu\delta}{2}\right) \exp(-n\mu\delta) \quad (n > 0) \end{cases}$$

de sorte que 64 % des mesures correspondent à  $n = 0$  ou  $n = 1$  pour  $\mu = 4,3 \text{ cm}^{-1}$  et  $\pi\delta = 0,5 \text{ cm}$  (cf. figure 1.3). Ainsi le fait de faire un arrondi à intervalles réguliers

sur une variable distribuée exponentiellement entraîne une forte imprécision sur les petites valeurs de mesure, qui sont les plus fréquentes.

Supposons maintenant que les arbres aient une croissance annuelle constante, égale à  $X$ . Les diamètres sont mesurés tous les ans. Soit  $\tilde{D}_i$  le diamètre mesuré l'année  $i$  :

$$\tilde{D}_i = D_0 + \delta \text{ rond} \left( \frac{iX}{\delta} \right)$$

On estime à présent l'accroissement diamétrique annuel comme la valeur lissée sur  $T$  années, définie comme la pente de la régression linéaire de  $(\tilde{D}_0, \tilde{D}_1, \dots, \tilde{D}_T)$  par rapport à  $(0, 1, \dots, T)$  :

$$\hat{X}_T = \frac{\sum_{i=0}^T i \tilde{D}_i - \frac{1}{T+1} \left( \sum_{i=0}^T i \right) \left( \sum_{i=0}^T \tilde{D}_i \right)}{\sum_{i=0}^T i^2 - \frac{1}{T+1} \left( \sum_{i=0}^T i \right)^2}$$

avec bien sûr  $\hat{X}_1 = \tilde{D}_1 - D_0 \equiv \tilde{X}$ . Les fonctions de répartitions de  $X$  et  $\hat{X}_T$  ( $T = 1, 3$ ) sont représentées sur la figure 1.3. Ainsi le lissage permet d'atténuer l'effet de l'arrondi.

Soit  $d$  l'écart maximal en valeur absolue entre la fonction de répartition de  $\hat{X}_T$  et celle de  $X$ . On peut calculer la taille  $N$  d'un échantillon d'accroissements  $\hat{X}_T$  qui conduirait à rejeter au niveau  $\alpha$  l'adéquation de  $\hat{X}_T$  à  $X$  pour un tel écart, par un test de Kolmogorov-Smirnov. Pour  $\mu = 4,3 \text{ cm}^{-1} \cdot \text{an}$ ,  $\delta = 0,16 \text{ cm}$  et  $T = 3$ , on obtient  $d = 0,1060$  et  $N > 235$  pour le niveau  $\alpha = 1 \%$ . Pour une taille de jeu de données de 25119 individus, on est donc amené à rejeter au niveau 1 % l'hypothèse que  $\hat{X}_3$  suit une loi exponentielle quand bien même  $X$  suit une loi exponentielle. ■

L'année 1988 a été choisie car c'est à ce moment là que les contrastes entre les différents traitements sylvicoles sont les plus forts. De plus la variable de compétition  $L$  a été calculée à partir des données des tables de la base de données Paracou sous Oracle en remplaçant la relation d'ordre sur les hauteurs (cf. équation 1.9) par la relation d'ordre sur les diamètres (car les hauteurs des arbres ne figurent pas dans les tables Oracle). En s'appuyant sur le jeu de données 4 où figurent les hauteurs, on a pu vérifier que cette hypothèse n'était pas trop forte : le coefficient de corrélation linéaire entre les valeurs de  $L$  calculées avec la relation d'ordre sur les hauteurs et celles calculées avec la relation d'ordre sur les diamètres est supérieur à 0,95 (figure 1.4).

### 1.2.2 Distribution conditionnelle de $\Delta D$ sachant $D$ et $L$

On travaille dans ce paragraphe sur le jeu de données 1 en se limitant aux accroissements *positifs ou nuls* (il reste 23843 individus). La figure 1.5

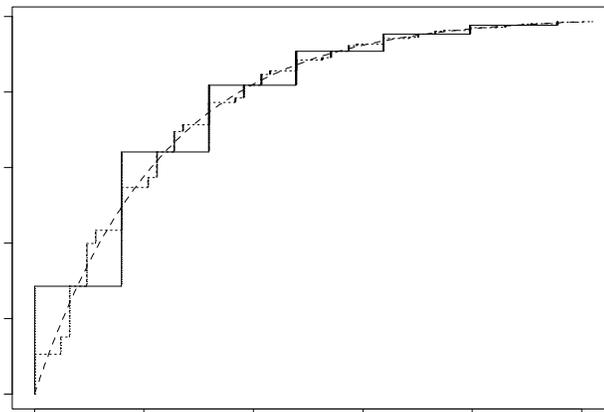


FIG. 1.3: Fonctions de répartition des variables  $X \sim$  loi exponentielle de paramètre  $\mu$  (—),  $\hat{X}_1 = \tilde{X} =$  arrondi de  $X$  à  $\delta$  près (---), et  $\hat{X}_3 =$  pente de la régression linéaire de l'arrondi à  $\delta$  près de  $iX$  par rapport à  $i$  pour  $i = 0 \dots 3$  (.....). Les valeurs des paramètres sont :  $\mu = 4,3 \text{ cm}^{-1} \cdot \text{an}$  et  $\delta = 0,5/\pi = 0,16 \text{ cm}$ .

montre l'accroissement diamétrique  $\Delta D$  en fonction du diamètre pour quatre valeurs de la variable de compétition  $L$ . Il s'agit d'une relation triangulaire.

La distribution des accroissements diamétriques  $\Delta D$  peut être approchée par une loi exponentielle de paramètre  $\mu = 4,3 \text{ cm} \cdot \text{an}^{-1}$ . Un test de Kolmogorov-Smirnov rejette au seuil de 1 % l'hypothèse que  $\Delta D$  suit cette distribution ( $\sup |\hat{F}_n(x) - F(x)| = 0,0937$ ,  $n = 23843$  individus), mais le rejet peut être dû aux arrondis de mesure : l'écart maximal entre la fonction de répartition empirique de  $\Delta D$  et la fonction de répartition de la loi exponentielle est en effet obtenu pour  $\Delta D = 0$  (où les arrondis de mesure provoquent les plus fortes imprécisions), et est du même ordre de grandeur que l'écart maximal entre la fonction de répartition de  $\hat{X}_3$  et celle de  $X$  (cf. § précédent).

La distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  varie sensiblement avec ces deux variables. De façon exploratoire, afin de caractériser la distribution conditionnelle de  $\Delta D$ , le diamètre  $D$  et la variable de compétition  $L$  ont été discrétisés en classes, et pour chacune de ces classes l'échantillon de  $\Delta D$  correspondant a été extrait et sa distribution empirique étudiée. Après divers essais, la famille de distributions qui s'avère s'ajuster le mieux à  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  est celle des lois de Weibull à deux paramètres, définie de la

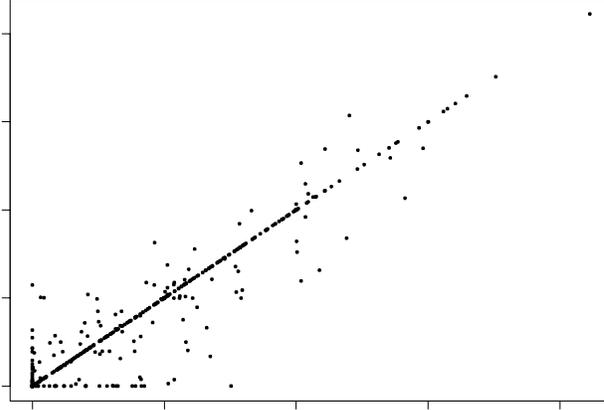


FIG. 1.4: Variable de compétition  $L$  calculée avec la relation d'ordre sur les hauteurs (selon l'équation 1.9) en fonction de la même variable calculée avec la relation d'ordre sur les diamètres (i. e. en remplaçant  $\mathbf{I}(H_j > H_i)$  par  $\mathbf{I}(D_j > D_i)$  dans l'équation 1.9). Les calculs sont faits sur le jeu de données 4 après retranchement des individus près du bord.

façon suivante<sup>1</sup> :

$$X \sim \text{Weibull}(\alpha, \beta) \Leftrightarrow \alpha X^\beta \sim \text{loi exponentielle de paramètre } 1$$

La densité  $f_{\alpha, \beta}$ , la fonction de répartition  $F_{\alpha, \beta}$  et les moments de  $X$  sont les suivants :

$$\begin{aligned} f_{\alpha, \beta}(x) &= \alpha \beta x^{\beta-1} \exp(-\alpha x^\beta) \\ F_{\alpha, \beta}(x) &= 1 - \exp(-\alpha x^\beta) \\ E(X^r) &= \frac{\Gamma(1 + r/\beta)}{\alpha^{r/\beta}} \end{aligned}$$

où  $\Gamma(\cdot)$  désigne la fonction gamma.

Étant donné un échantillon de  $\Delta D$ , les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  sont estimés par régression linéaire de  $\ln(-\ln(1 - \hat{F}(\Delta D)))$  par rapport à  $\ln(\Delta D)$ , où  $\hat{F}$  est la fonction de répartition empirique de  $\Delta D$  (Johnson & Kotz, 1970,

---

1. La définition qui est donnée ici n'est pas la définition usuelle. Il n'y a cependant pas de définition unique de la loi de Weibull dans la littérature. Johnson & Kotz (1970) la définissent ainsi:  $X \sim \text{Weibull}(\alpha, \beta)$  ssi  $(X/\alpha)^\beta$  suit une loi exponentielle de paramètre 1. Saporta (1990) la définit ainsi:  $X \sim \text{Weibull}(\alpha, \beta)$  ssi  $X^\beta/\alpha$  suit une loi exponentielle de paramètre 1. Ainsi la loi que l'on définit est une loi de Weibull de paramètres  $(\alpha^{-1/\beta}, \beta)$  au sens de Johnson & Kotz, et une loi de Weibull de paramètres  $(1/\alpha, \beta)$  au sens de Saporta.

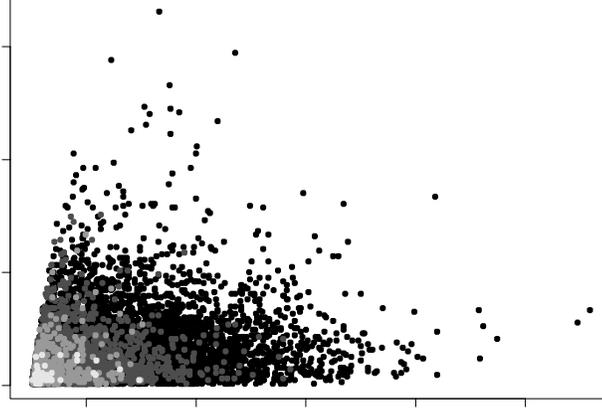


FIG. 1.5: *Accroissement diamétrique annuel en fonction du diamètre, pour quatre valeurs de la variable d'interaction*: ●  $L = 0 \pm 0,05$ ; ●  $L = 1 \pm 0,05$ ; ●  $L = 2 \pm 0,05$ ; ●  $L = 3 \pm 0,05$ .

p.261; Tomassone *et al.*, 1993, p.383)<sup>2</sup>. La figure 1.6 montre les valeurs des paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  en fonction de  $D$  et  $L$ . Le paramètre  $\alpha$  tend à croître avec  $L$  et est approximativement indépendant de  $D$ , tandis que le paramètre de forme  $\beta$  tend à croître avec  $D$  et est approximativement indépendant de  $L$ . Ces tendances sont confirmées sur la figure 1.7 qui montre le paramètre  $\alpha$  (respectivement  $\beta$ ) de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $L$  (respectivement  $D$ ) en fonction de  $L$  (respectivement  $D$ ).

En fin de compte, la vitesse de croissance en diamètre est prédite par (cf. équation 1.12) :

$$E(\Delta D|D, L) = \frac{\Gamma(1 + 1/\beta)}{\alpha^{1/\beta}} \quad (1.15)$$

avec :

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha_1 L \quad (1.16)$$

2. On pourrait également utiliser les estimateurs du maximum de vraisemblance  $\hat{\alpha}$  et  $\hat{\beta}$ , qui vérifient (Johnson & Kotz, 1970, p.255) :

$$\begin{aligned} \frac{1}{\hat{\beta}} &= \left( \sum_{i=1}^N x_i^{\hat{\beta}} \ln x_i \right) \left( \sum_{i=1}^N x_i^{\hat{\beta}} \right)^{-1} - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \ln x_i \\ \frac{1}{\hat{\alpha}} &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i^{\hat{\beta}} \end{aligned}$$

où  $(x_1, \dots, x_N)$  est l'échantillon de valeurs. Les conclusions sont inchangées.

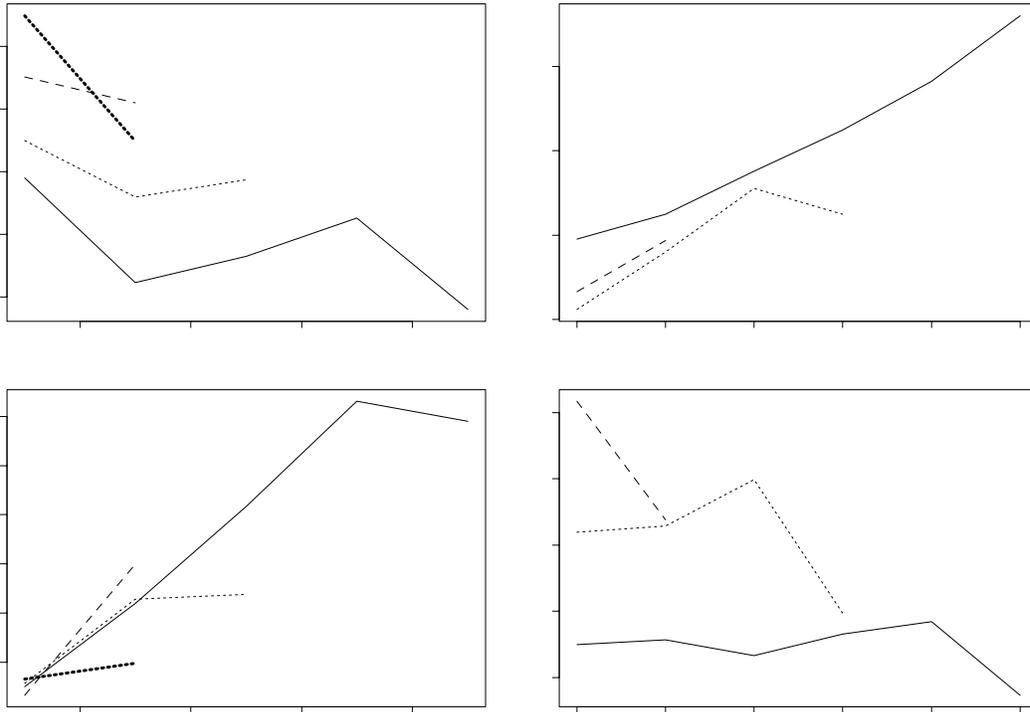


FIG. 1.6: Paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  en fonction de  $D$  et  $L$ . Les classes de diamètres (graphiques a et c) et de  $L$  (graphiques b et d) sont les suivantes : —  $D = 15 \pm 5$  cm ou  $L = 0 \pm 0,05$ ;  $\cdots$   $D = 25 \pm 5$  cm ou  $L = 1 \pm 0,05$ ; --  $D = 35 \pm 5$  cm ou  $L = 2 \pm 0,05$ ;  $\dashdot$   $L = 3 \pm 0,05$ . Ne sont représentées que les classes contenant au moins 150 individus.

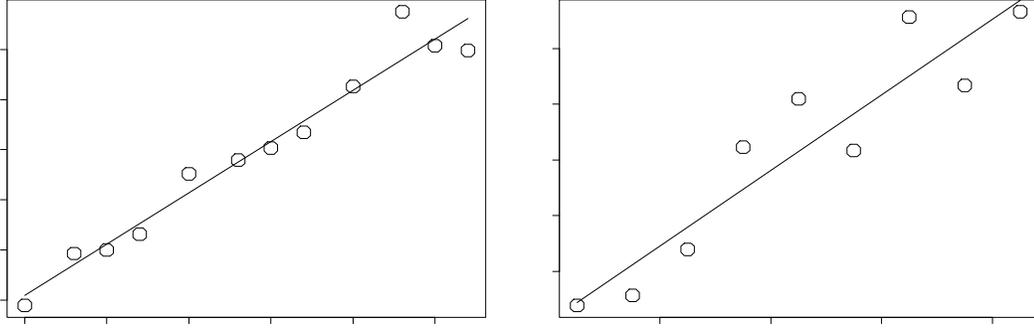


FIG. 1.7: (a) Paramètre  $\alpha$  de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $L$  en fonction de  $L$ . La régression linéaire donne :  $\alpha = 3,55 + 1,02L$  ( $R^2 = 0,96$ ). (b) Paramètre  $\beta$  de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  en fonction de  $D$ . La régression linéaire donne :  $\beta = 0,84 + 6,79 \cdot 10^{-3}D$  ( $R^2 = 0,87$ ). Les classes de  $L$  ou de  $D$  sont centrées sur l'abscisse des points représentés ; une classe n'est représentée que si elle contient au moins 150 individus.

$$\beta = \beta_0 + \beta_1 D \quad (1.17)$$

On peut également donner à présent la forme explicite du réducteur  $P$  (cf. équation 1.13). L'accroissement potentiel en diamètre vaut :

$$Q_{1-\tau}(\Delta D|D, L) = F_{\alpha, \beta}^{-1}(1 - \tau) = \left( \frac{-\ln \tau}{\alpha} \right)^{1/\beta}$$

donc :

$$\begin{aligned} P(L) &= \frac{Q_{1-\tau}(\Delta D|D = 0, L)}{Q_{1-\tau}(\Delta D|D = 0, L = 0)} \\ &= \left( \frac{-\ln \tau}{\alpha} \right)^{1/\beta_0} \left( \frac{\alpha_0}{-\ln \tau} \right)^{1/\beta_0} \\ &= \left( \frac{\alpha_0}{\alpha} \right)^{1/\beta_0} \end{aligned} \quad (1.18)$$

La forme particulière de la distribution de Weibull fait que l'expression de  $P$  ne dépend plus du quantile  $\tau$ .

### 1.2.3 Taux de mortalité

Le calcul du taux de mortalité selon l'équation (1.14) nécessite :

- d'établir une relation empirique entre le diamètre et la variable de compétition  $L$ ,
- de caractériser la distribution diamétrique  $f$  dans l'état stationnaire.

La première relation est établie à partir du jeu de données 1, en se restreignant aux parcelles témoin 1, 6 et 11 (7892 individus). L'étude de la valeur moyenne de  $L$  sachant  $D$  (cf. figure 1.8) conduit à choisir une relation exponentielle du type :

$$L = L_0 \exp\left(-\frac{D}{D_c}\right) \quad (1.19)$$

La vitesse de croissance en diamètre  $a(D)$  du modèle arbre sans interactions correspondant est obtenue à partir des équations (1.12) et (1.15)-(1.17) en remplaçant  $L$  par son expression (1.19).

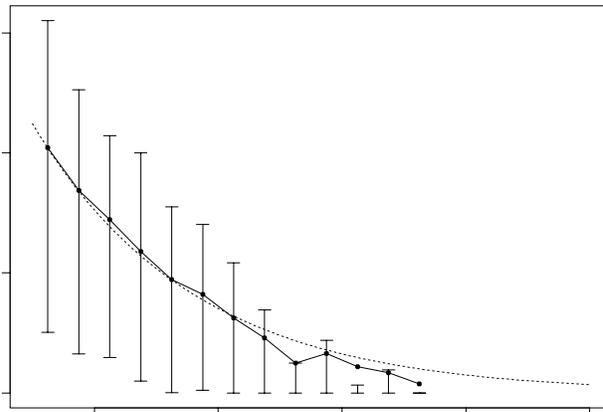


FIG. 1.8: *Indice de compétition  $L$  en fonction du diamètre sur les parcelles témoin de Paracou en 1984* : —●— valeurs moyennes de  $L$  par classes de diamètre larges de 5 cm (les moustaches indiquent les quantiles à 25 et 75 %) ; ..... fonction exponentielle définie par l'équation (1.19).

La distribution diamétrique dans l'état stationnaire est estimée à l'aide du jeu de données 2. On la caractérise par une distribution exponentielle de paramètre  $\mu$ , bien qu'un mélange de deux lois exponentielles fournisse un meilleur ajustement aux données (Bergonzini, 1991) :

$$f(x) = \mu \exp[-\mu(x - 10)] \quad (1.20)$$

L'expression du taux de mortalité est alors (cf. équation 1.14) :

$$m(x) = \mu a_0(x) - \frac{da_0}{dx}(x) \quad (1.21)$$

avec :

$$a_0(x) = \frac{\Gamma(1 + 1/\beta(x))}{(\alpha_0 + \alpha_1 L_0 \exp(-x/D_c))^{1/\beta(x)}} \quad (1.22)$$

$$\beta(x) = \beta_0 + \beta_1 x \quad (1.23)$$

### 1.2.4 Estimation des paramètres

La signification des paramètres et les équations qui les définissent sont rappelées dans le tableau 1.1.

#### Paramètres pour la croissance et la mortalité

Les paramètres  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$ ,  $\beta_0$  et  $\beta_1$  ont été estimés en minimisant la somme des carrés des écarts entre les  $\Delta D$  du jeu de données 1 et les valeurs prédites par les équations (1.15)-(1.17). Le coefficient de corrélation linéaire entre valeurs observées et valeurs prédites atteint alors 0,24, ce qui correspond à peine à 5,8 % de variance expliquée<sup>3</sup>.

Les paramètres  $L_0$  et  $D_c$  ont été estimés en minimisant la somme des carrés des écarts entre les valeurs de la variable  $L$  du jeu de données 1 (parcelles témoin uniquement) et les valeurs prédites par l'équation (1.19). Le coefficient de corrélation linéaire entre valeurs observées et valeurs prédites atteint alors 0,34, ce qui correspond à 11,6 % de variance expliquée.

Le paramètre  $\mu$  de la distribution diamétrique a été estimé par l'estimateur du maximum de vraisemblance :

$$\hat{\mu} = \frac{N}{\sum_{i=1}^N (D_i - 10)}$$

à partir du jeu de données 2 ( $N = 46476$  individus).

Soit  $\nu$  est la surface du houppier dans le jeu de données 3. Le paramètre  $\rho$  a été estimé par régression linéaire de  $R = \sqrt{\nu/\pi}$  par rapport au diamètre en imposant une ordonnée à l'origine nulle. La régression est illustrée sur la figure 1.9. Le coefficient de corrélation linéaire entre valeurs observées et valeurs prédites n'est pas bon (0,60). Une relation allométrique du type  $R = \rho D^c$  ne fournit cependant pas de meilleur ajustement.

---

3. Soit  $\{x_i\}_{i=1..N}$  l'ensemble des données observées et  $\{y_i\}_{i=1..N}$  les données correspondantes prédites par un modèle. La variance empirique est :  $V = \frac{1}{N-1} \sum (x_i - \bar{x})^2$  et la variance résiduelle :  $V_{\text{res}} = \frac{1}{N-1} \sum (x_i - y_i)^2$ . On définit alors la part de variance expliquée par le modèle par :  $1 - V_{\text{res}}/V$ . Dans le cas d'une régression linéaire, il s'agit du  $R^2$ .

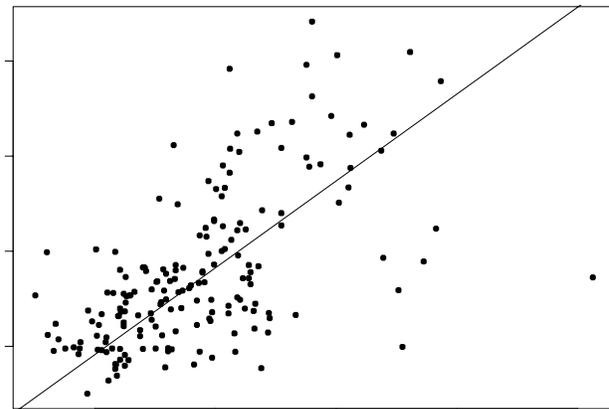


FIG. 1.9: *Rayon du houppier ( $R$ ) en fonction du diamètre ( $D$ ): • jeu de données 3; — modèle linéaire  $R = \rho D + \varepsilon$ .*

Les paramètres  $\gamma$  et  $\theta$  (définis par l'équation 1.10 p.23) ont été estimés indirectement à partir du jeu de données 4. Supposons que  $\gamma$  et  $\theta$  soient connus. Le remplacement de la variable d'interaction  $L$  par son expression moyenne (1.19) donne un système d'équations différentielles sur le diamètre et la hauteur, qui s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dD}{dt} = a_0(D) \\ \frac{dH}{dt} = \gamma P \left[ L_0 \exp\left(-\frac{D}{D_c}\right) \right] - \left( \theta + 2\frac{a_0(D)}{D} \right) H \end{cases}$$

où la fonction  $a_0$  est donnée par (1.22). Ce système peut être résolu numériquement. Une relation hauteur en fonction du diamètre  $H = \phi_{\gamma,\theta}(D)$  est alors obtenue, qui peut être confrontée aux mesures. En pratique les paramètres  $\gamma$  et  $\theta$  sont estimés de manière à minimiser la somme des carrés des écarts entre les hauteurs observées et les hauteurs prédites par la fonction  $\phi_{\gamma,\theta}$  (cf. figure 1.13). Le coefficient de corrélation linéaire entre valeurs observées et valeurs prédites atteint alors 0,82, ce qui correspond à 67 % de variance expliquée.

Les valeurs des paramètres sont donnés dans le tableau 1.1. La figure 1.10 montre le taux de mortalité en fonction du diamètre, tel que calculé à partir des équations (1.21) à (1.23). La figure 1.11 montre l'allure de la distribution de Weibull qui représente la distribution de  $\Delta D$  pour quelques valeurs de  $D$  et  $L$ .

TAB. 1.1: *Définition et valeur des paramètres. En régression linéaire, les intervalles de confiance à 95 % sont obtenus grâce à la distribution normale des résidus; en régression non-linéaire, les intervalles de confiance à 95 % sont obtenus de façon approximative en linéarisant la fonction de régression autour de l'estimation (Bates & Watts, 1988, p.52); l'intervalle de confiance de  $\mu$  est obtenu par application du théorème central limite.*

Symbole	Description	Estimation
$\alpha_0$	Ordonnée à l'origine du paramètre d'échelle de la distribution de $\Delta D$ [(cm.an <sup>-1</sup> ) <sup>-<math>\beta</math></sup> ] (équation 1.16)	7, 5 ± 13
$\alpha_1$	Pente du paramètre d'échelle de la distribution de $\Delta D$ [(cm.an <sup>-1</sup> ) <sup>-<math>\beta</math></sup> ] (équation 1.16)	3, 5 ± 10
$\beta_0$	Ordonnée à l'origine du paramètre de forme de la distribution de $\Delta D$ [-] (équation 1.17)	1, 2 ± 1, 2
$\beta_1$	Pente du paramètre de forme de la distribution de $\Delta D$ [cm <sup>-1</sup> ] (équation 1.17)	2, 4.10 <sup>-2</sup> ± 2, 0.10 <sup>-2</sup>
$L_0$	Variable d'interaction moyenne des semis ( $D \rightarrow 0$ ) [-] (équation 1.19)	1, 65 ± 0, 09
$D_c$	Diamètre auquel la variable d'interaction moyenne est divisée par e [cm] (équation 1.19)	25, 9 ± 2, 2
$\mu$	Paramètre de la distribution diamétrique (loi exponentielle) [cm <sup>-1</sup> ] (équation 1.20)	0, 085 ± 8 × 10 <sup>-4</sup>
$\rho$	Rapport rayon du houppier / diamètre [m.cm <sup>-1</sup> ] (équation 1.7)	0, 09 ± 0, 005
$\gamma$	Gain potentiel annuel par unité de surface terrière [m.an <sup>-1</sup> ] (équation 1.10)	1, 36 ± 0, 11
$\theta$	Taux de respiration et d'entretien du bois vivant [an <sup>-1</sup> ] (équation 1.10)	2, 6.10 <sup>-2</sup> ± 0, 4.10 <sup>-2</sup>

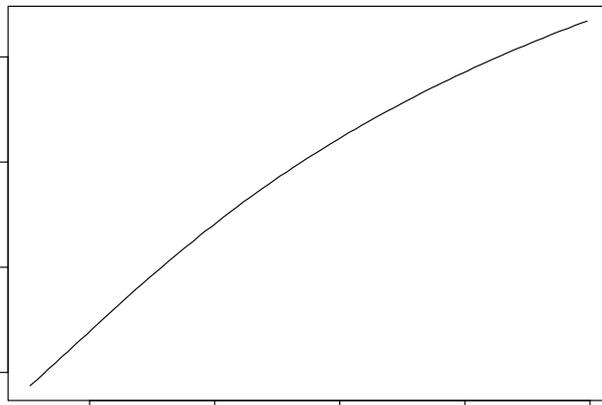


FIG. 1.10: *Probabilité annuel de mourir en fonction du diamètre*

### Comparaison des valeurs estimées avec des valeurs données dans la littérature

Les valeurs obtenues des paramètres  $\rho$ ,  $\gamma$  et  $\theta$  peuvent être comparées aux valeurs trouvées dans la littérature sur les modèles de trouées. Il faut pour cela établir le lien entre ces paramètres et les paramètres couramment utilisés dans les modèles de trouées. Plutôt que  $\rho$ , les modèles de trouées utilisent généralement un paramètre  $\text{LAI}_{\max}$  qui représente l'indice foliaire maximum des individus d'une espèce considérée. Ce paramètre correspond au terme d'auto-ombrage intégré sur l'ensemble du houppier dans l'équation (1.5) :

$$\text{LAI}_{\max} = l_{ii} \int_{H_{\text{fût},i}}^{H_i} s_i(h) dh$$

En tenant compte des expressions de  $l_{ii}$  (équation 1.8) et de  $s_i$  (équations 1.1 et 1.6), on obtient :

$$\begin{aligned} \text{LAI}_{\max} &= \frac{1}{\pi R_i^2} \int_{H_{\text{fût},i}}^{H_i} CD_i^2 \sigma_i(h) dh \\ &= \frac{C}{\pi \rho^2} \end{aligned} \quad (1.24)$$

De même, pour calculer  $\gamma$ , les modèles de trouées se basent généralement sur les accroissements annuels maximum en diamètre et en hauteur de jeunes arbres, que l'on note  $\Delta D_{\max}$  et  $\Delta H_{\max}$  respectivement. En suivant le calcul de Prentice & Leemans (1990), la croissance est maximale lorsque  $L = 0$  et

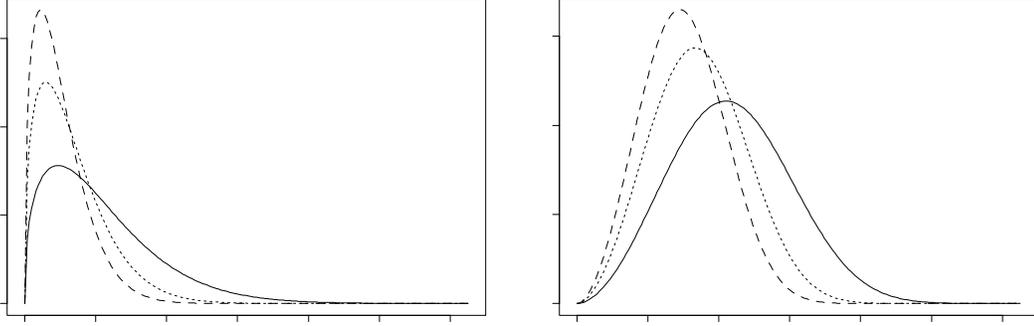


FIG. 1.11: *Distribution de Weibull qui représente la distribution conditionnelle des accroissements diamétriques annuels sachant  $D$  et  $L$  : —  $L = 0$  ;  $\cdots$   $L = 2$  ; --  $L = 4$ .*

que la respiration est négligeable. Cela se traduit dans l'équation (1.10) par :

$$\frac{d}{dt} (D^2 H) = 2DH \frac{dD}{dt} + D^2 \frac{dH}{dt} = D^2 \gamma P(0)$$

Comme  $P(0) = 1$  et pour un jeune arbre ( $H \rightarrow 0$ ,  $D \rightarrow 0$ ,  $H/D \approx \kappa$ , où  $\kappa$  est la pente à l'origine de la relation hauteur en fonction du diamètre), cette équation devient :

$$2\kappa \frac{dD}{dt} + \frac{dH}{dt} = \gamma$$

En remarquant que  $dH/dD \approx H/D \approx \kappa$ , on obtient finalement :

$$\gamma = 3\kappa \Delta D_{\max} = 3\Delta H_{\max} \quad (1.25)$$

Enfin la comparaison des équations (1.2) et (1.10) donne  $\theta \approx Cq$  (où  $C$  est la constante de proportionnalité de la relation d'allométrie 1.6 et  $q$  le coefficient de respiration des modèles de trouées).

Le tableau 1.2 donne des valeurs de  $\rho$ ,  $\gamma$  et  $\theta$  issues de la littérature sur les modèles de trouées. Les estimations que nous avons obtenues (tableau 1.1) sont du même ordre de grandeur que celles obtenues dans d'autres types de formations forestières.

D'autres valeurs de ces paramètres peuvent être extraits de compilation de données sylvicoles (Prentice & Helmisaari, 1991 donnent ainsi les valeurs des paramètres utiles aux modèles de trouées pour vingt essences d'Europe du nord) ou de la littérature sur les modèles écophysologiques (Bossel & Schäfer, 1989 ; Bossel & Krieger, 1991 ; Mäkelä, 1997). Malgré une proximité

conceptuelle entre les modèles de trouées et les modèles écophysologiques (illustrée par le modèle FORMIX de Bossel & Krieger, 1991), les paramètres utilisés dans ces derniers ne correspondent pas directement à ceux utilisés dans les premiers :

- d’une part les unités sont différentes (les gains dus à la photosynthèse et les taux de respiration sont typiquement exprimés en masse de carbone par unité de masse de matière sèche ou unité de surface foliaire), car les écophysologistes raisonnent en biomasse davantage qu’en volume ;
- d’autre part le carbone est généralement alloué dans des compartiments de façon assez précise, et il n’est pas toujours évident de faire le parallèle entre ces processus d’allocation et les deux termes de la fonction de croissance des modèles de trouées.

Le passage des paramètres des modèles écophysologiques aux paramètres des modèles de trouées nécessite donc souvent quelques calculs.

### Paramètres pour le recrutement

Les arbres recrutés sont initialisés à  $D_0 = 1$  cm et  $H_0 = \phi_{\gamma, \theta}(D_0) = 2,8$  m. Cela est inférieur au diamètre minimum d’inventaire à Paracou ( $D_{\min} = 10$  cm), ce qui suppose que les équations de croissance ajustées pour  $D \geq D_{\min}$  peuvent être extrapolées à  $D \leq D_{\min}$ . Ce choix de modéliser la croissance dès un diamètre aussi petit a été fait pour que le placement au hasard des arbres recrutés n’affecte pas trop la répartition spatiale des arbres : durant la croissance de 1 à 10 cm de diamètre, la compétition a le temps de s’exprimer (nous reviendrons sur ce point au paragraphe 1.6.2).

L’effectif total  $N$  d’arbres présents dans le peuplement doit être fixé en accord avec ce seuil de recrutement. Nous avons fixé  $N = 9445$  arbres de diamètre supérieur à 1 cm, ce qui avec une distribution diamétrique exponentielle de paramètre  $\mu$  donne :  $N \exp(-\mu(10 - 1)) = 4200$  arbres de diamètre supérieur à 10 cm. Ce nombre est égal à la moyenne sur la période 1984 - 1995 de l’effectif de la parcelle témoin 11, et est supérieur à l’effectif moyen des parcelles de Paracou en 1984 ( $3873 \pm 445$  arbres). Il est difficile d’évaluer si l’effectif de  $9445 - 4200 = 5245$  arbres de diamètre compris entre 1 et 10 cm est une sur- ou une sous-estimation de la réalité. Ce nombre peut être comparé à la densité de grands semis ( $H > 1,50$  m et  $D < 10$  cm) d’une trentaine d’espèces estimés sur les 12 parcelles de Paracou en 1986 avec un taux de sondage de 2,3 % (144 placettes de 10 m<sup>2</sup> par parcelle). La densité observée est de  $4058 \pm 2256$  grands semis par parcelle.

TAB. 1.2: Valeurs des paramètres  $\rho$ ,  $\gamma$  et  $\theta$  trouvées dans la littérature sur les modèles de trouées. Les notes indiquent les valeurs obtenues indirectement à partir d'autres paramètres.

Référence	Modèle	Type de forêt	Valeur
Paramètre $\rho$ [ $\text{m.cm}^{-1}$ ] (= $0,09 \pm 0,005$ dans le modèle)			
Bossel & Krieger (1991)	FORMIX	Forêt à diptérocarpacées de Malaisie	0,125
Prentice & Leemans (1990)	FORSKA	Forêt de Suède (11 espèces)	0,10 à 0,21 <sup>a</sup>
Desanker & Prentice (1994)	MIOMBO	Forêt tropicale sèche d'Afrique centrale (8 espèces)	0,06 à 0,10 <sup>b</sup>
Paramètre $\gamma$ [ $\text{m.an}^{-1}$ ] (= $1,36 \pm 0,11$ dans le modèle)			
Prentice & Leemans (1990)	FORSKA	Forêt de Suède (11 espèces)	1,04 à 2,25 <sup>c</sup>
Botkin <i>et al.</i> (1972)	JABOWA	Forêt feuillue du nord-est des USA (13 espèces)	0,56 et 2,77 <sup>d</sup>
Shugart <i>et al.</i> (1980)	KIAMBRAM	Forêt tropicale humide d'Australie (125 espèces)	0,76 à 5,08 <sup>d</sup> (moy. : 2,07)
Paramètre $\theta$ [ $\text{an}^{-1}$ ] (= $2,6 \cdot 10^{-2} \pm 0,4 \cdot 10^{-2}$ dans le modèle)			
Leemans (1991)	FORSKA	Forêt de Suède (11 espèces)	0,008 à 0,025 <sup>e</sup>
Prentice <i>et al.</i> (1993)	FORSKA	Forêt de Suède	0,02 <sup>e</sup>

<sup>a</sup> L'article donne les valeurs de  $C$  et  $\text{LAI}_{\text{max}}$ . La valeur de  $\rho$  s'en déduit par l'équation (1.24).

<sup>b</sup> L'article donne les valeurs de  $C$  et du point de compensation lumineuse  $\alpha$  (cf. équation A.34 p.282). La valeur de  $\text{LAI}_{\text{max}}$  se déduit de  $\alpha$  en utilisant l'équation  $\alpha = kI_0 \exp(-k\text{LAI}_{\text{max}})$  donnée par Prentice & Leemans (1990) (cf. équation 1.3 pour la signification de  $k$  et  $I_0$ ).

<sup>c</sup> L'article donne  $\kappa$  et soit  $\Delta D_{\text{max}}$ , soit  $\Delta H_{\text{max}}$ . La valeur de  $\gamma$  s'en déduit par l'équation (1.25).

<sup>d</sup> Les articles donnent  $\kappa$  et un paramètre de croissance  $g$  (cf. équation A.32 p.280). La relation entre  $g$  et  $\Delta D_{\text{max}}$  est (Botkin *et al.*, 1972) :  $\Delta D_{\text{max}} \approx 0,2gD_{\text{max}}/H_{\text{max}}$ , où  $D_{\text{max}}$  et  $H_{\text{max}}$  sont le diamètre maximum et la hauteur maximum de l'espèce considérée.

<sup>e</sup> Les articles donnent  $q$ .

## 1.3 Bilan : définition du modèle

Cette courte partie vise simplement à rappeler la définition du modèle, et à présenter quelques caractéristiques du peuplement simulé par le modèle.

### 1.3.1 Espace des phases

Un arbre est défini par son diamètre  $D \geq 1$  cm, sa hauteur  $H \geq 2,8$  m et ses coordonnées spatiales  $\mathbf{q} \in \mathcal{A}$ , où  $\mathcal{A} \subset \mathbb{R}^2$  est le domaine spatial de la parcelle. L'espace des phases pour un arbre est donc  $[1, +\infty[ \times [2,8; +\infty[ \times \mathcal{A}$ . Le peuplement est décrit par une collection d'arbres de taille  $N = 9445$ .

Comme variables secondaires, le rayon du houppier  $R$  de l'arbre et la variable de compétition  $L$  sont définis. Les effets de bord pour le calcul de  $L$  sont réglés en considérant la parcelle  $\mathcal{A}$ , supposée rectangulaire, comme un tore (figure 1.12).

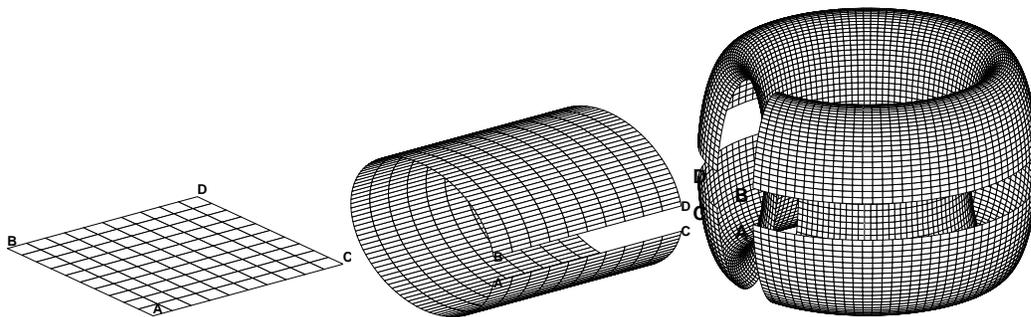


FIG. 1.12: Transformation d'un rectangle en un tore en repliant les côtés opposés les uns contre les autres (de gauche à droite).

### 1.3.2 Équations de la dynamique

Les équations du modèle sont rassemblées dans le tableau 1.3. La trajectoire de chaque individu est obtenue en intégrant les vitesses de croissance en diamètre ( $a$ ) et en hauteur ( $b$ ) suivant un schéma de Newton :

$$\begin{cases} D(t + \Delta t) = D(t) + a\Delta t \\ H(t + \Delta t) = H(t) + b\Delta t \end{cases}$$

avec un pas de temps  $\Delta t = 1$  an.

TAB. 1.3: *Équations du modèle.*

Variables	Équation
Module recrutement	
$\mathbf{q}$ : coordonnées spatiales [m]	$\mathbf{q} \sim$ loi uniforme sur $\mathcal{A}$
Module croissance	
$a$ : vitesse de croissance en diamètre [cm.an <sup>-1</sup> ]	$a(D, L) = \frac{\Gamma(1 + 1/\beta(D))}{\alpha(L)^{1/\beta(D)}}$
$b$ : vitesse de croissance en hauteur [m.an <sup>-1</sup> ]	$b(D, H, L) = \max\left\{0, \gamma P(L) - \left(\theta + 2\frac{a}{D}\right) H\right\}$
$L$ : variable de compétition [-]	$L_i = \frac{1}{\pi R_i^2} \sum_{j \neq i} \omega(\ \mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\ , R_i, R_j) \mathbf{I}(H_j > H_i)$
$R$ : rayon de la couronne [m]	$R = \rho D$
Module mortalité	
$m$ : taux de mortalité [-]	$m(D) = -\frac{1}{f(D)} \frac{d(a_0 f)}{dD}$
Fonctions	Expression
$\alpha$ : paramètre d'échelle	$\alpha(L) = \alpha_0 + \alpha_1 L$
$\beta$ : paramètre de forme	$\beta(D) = \beta_0 + \beta_1 D$
$P$ : réducteur de la lumière	$P(L) = \left(\frac{\alpha(0)}{\alpha(L)}\right)^{1/\beta(0)}$
$f$ : distribution diamétrique	$f(D) = \mu \exp(-\mu D)$
$a_0$ : vitesse moyenne de croissance en diamètre	$a_0(D) = \frac{\Gamma(1 + 1/\beta(D))}{\alpha\left[L_0 \exp\left(-\frac{D}{D_c}\right)\right]^{1/\beta(D)}}$

### 1.3.3 Caractéristiques du peuplement dans l'état stationnaire

Comme la modélisation de la mortalité et du recrutement suppose le peuplement dans l'état stationnaire, on ne peut que comparer l'état stationnaire du modèle aux parcelles de Paracou (parcelles témoin ou parcelles avant tout traitement).

Pour obtenir l'état stationnaire du modèle, on part d'un état initial défini en plaçant les arbres au hasard, en tirant leur diamètre indépendamment les uns des autres suivant une loi exponentielle de paramètre  $\mu$  sur  $[1, +\infty[$ , et en calculant leur hauteur selon la relation  $H = \phi_{\gamma, \theta}(D)$  définie au paragraphe 1.2.4. Une simulation sur 1000 ans est alors réalisée, qui aboutit à un état  $\mathcal{E}_0$  qui sera utilisé comme état initial pour toutes les autres simulations. On vérifiera au chapitre 3 (§ 3.3.4 p.152) que le modèle atteint son état stationnaire en moins de 300 ans, de sorte que  $\mathcal{E}_0$  constitue une réalisation de l'état stationnaire.

À partir de l'état  $\mathcal{E}_0$ , cent simulations sur 500 ans ont été réalisées, en modifiant à chaque fois la graine du générateur de nombres pseudo-aléatoires. Les résultats qui suivent sont basés sur les 100 états finaux ainsi obtenus, considérés comme 100 réalisations de l'état stationnaire.

La figure 1.13 montre la relation entre la hauteur et le diamètre des arbres dans l'état  $\mathcal{E}_0$ , par comparaison avec Paracou. Bien que la tendance globale soit bien reproduite, la variabilité sur les hauteurs est plus faible dans la simulation que dans la réalité.

La figure 1.14 montre la distribution des diamètres, des hauteurs et de la variable de compétition  $L$  dans l'état  $\mathcal{E}_0$ . L'accord entre la distribution diamétrique simulée et la distribution observée est assez bon. La distribution n'est représentée que pour  $D \geq 10$  cm, puisque tel est le diamètre minimum d'inventaire à Paracou. Le nombre d'individus de diamètre supérieur à 10 cm, estimé à partir des 100 états stationnaires simulés, est de  $4394 \pm 88$ , ce qui est légèrement plus qu'attendu avec une distribution exponentielle de paramètre  $\mu$  (à savoir 4200 arbres, cf. § 1.2.4).

L'accord entre la distribution des hauteurs simulée et celle observée est moins bon : la distribution simulée a un mode décalé vers la droite et qui correspond à une densité trop élevée.

Enfin la distribution de la variable  $L$  présente une distribution multimodale avec des pics sur les valeurs entières. Comme cela est montré en annexe B (§ B.2 p.318), cette distribution est obtenue dès que les arbres sont placés au hasard et que le rayon de leur houppier suit une loi exponentielle. On peut noter que les plus fortes valeurs de  $L$  sont alors voisines de 3. Cela n'est peut-être qu'une coïncidence, mais ce nombre de 3 arbres dominants correspond

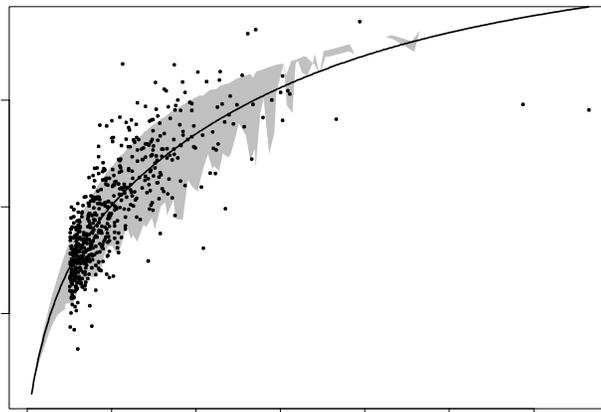


FIG. 1.13: *Hauteur en fonction du diamètre dans l'état simulé  $\mathcal{E}_0$  et à Paracou: ● données de Paracou (jeu de données 4); — meilleur ajustement  $H = \phi_{\gamma,\theta}(D)$  lorsque  $\gamma$  et  $\theta$  varient; la surface grisée représente l'enveloppe de l'état simulé  $\mathcal{E}_0$  (4392 arbres).*

au nombre de strates que les botanistes distinguent dans la forêt guyanaise mature (Birnbaum, 1997; Lescure, 1978; Oldeman, 1974), et dans d'autres forêts tropicales humides (Cheviron, 1985, p.8; CTFT, 1989, p.81; Newman, 1954).

Ce paragraphe achève la première partie de ce chapitre consacrée à la construction du modèle proprement dite. Les deux sections qui suivent (1.4 et 1.5) constituent deux applications du modèle: d'une part pour étudier le partage de la croissance entre diamètre et hauteur, d'autre part pour étudier les répartitions spatiales.

## 1.4 Partage de la croissance entre diamètre et hauteur

L'équation de croissance des modèles de trouées est une équation de croissance sur le volume  $V = D^2 H$ . Une relation supplémentaire est nécessaire pour partager cet accroissement entre un accroissement en diamètre et un accroissement en hauteur. Dans le présent modèle le système d'équations a été complété en modélisant de façon empirique l'accroissement diamétrique.

On a :

$$\frac{dV}{dt} = D^2 \frac{dH}{dt} + 2DH \frac{dD}{dt}$$

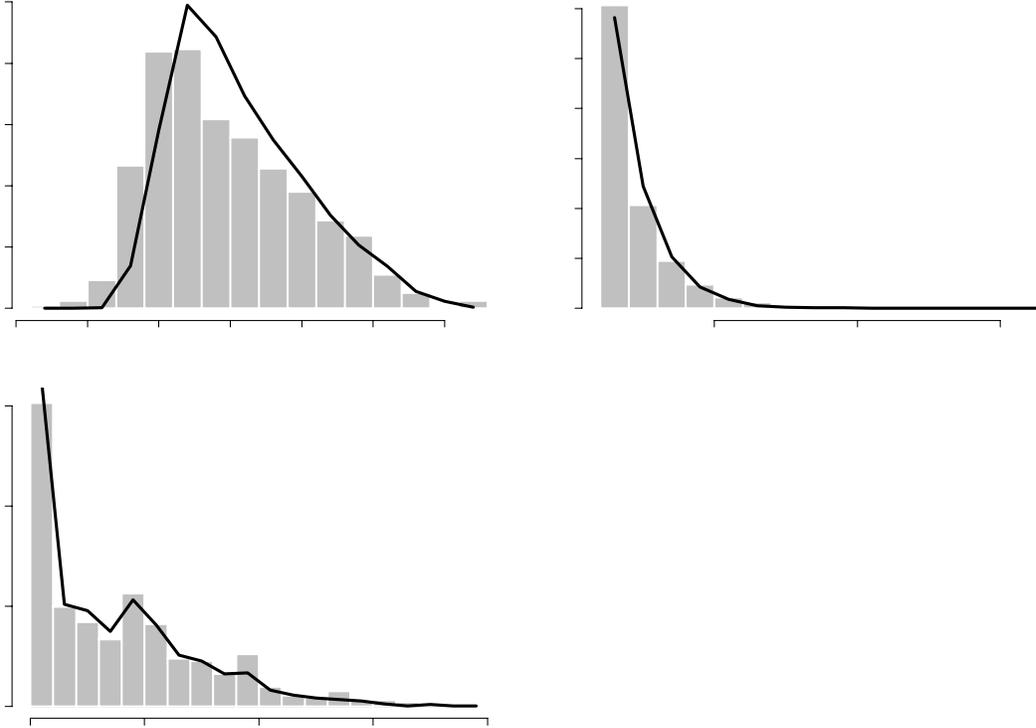


FIG. 1.14: *Distribution de la hauteur (a), du diamètre (b) et de l'indice de compétition L (c) dans l'état simulé  $\mathcal{E}_0$  (—) et tel qu'observé à Paracou (histogramme). Les histogrammes (a) et (c) sont obtenus à partir du jeu de données 4; l'histogramme (b) est obtenu à partir du jeu de données 2.*

où le premier terme représente la contribution de la croissance en hauteur à la croissance en volume, et le second la contribution de la croissance en diamètre à la croissance en volume. La part de la croissance en volume assignée à la croissance en diamètre vaut donc :

$$\varpi = \frac{2DH \frac{dD}{dt}}{\frac{dV}{dt}} = \frac{2DH \frac{dD}{dt}}{2DH \frac{dD}{dt} + D^2 \frac{dH}{dt}}$$

Dans le cas du présent modèle, elle s'écrit :

$$\varpi = 2DH \frac{\Gamma(1 + 1/\beta)}{\alpha^{1/\beta}} \times \frac{1}{D^2 (\gamma P(L) - \theta H)}$$

La figure 1.15a montre l'évolution de  $\varpi$  avec la variable de compétition  $L$  pour quelques valeurs de  $D$  et  $H$  : la part de l'accroissement assigné à la croissance en diamètre augmente avec la valeur de l'indice de compétition

pour la lumière, à  $D$  et  $H$  fixés. Ce résultat est contraire aux observations couramment faites, où les arbres soumis à une forte compétition pour la lumière tendent à investir davantage dans la croissance en hauteur (Holbrook & Putz, 1989 ; Paltridge, 1973). Il en résulte qu'avec notre modèle, plus la compétition pour la lumière est intense, plus les arbres ont un profil « trapu ». La figure 1.16a montre ainsi les relations hauteur moyenne en fonction du diamètre, simulées pour trois valeurs de la densité du peuplement : plus le peuplement est dense (compétition intense), plus la courbe est aplatie, alors que l'on s'attendrait au contraire à des profils d'autant plus élancés que la densité est forte.

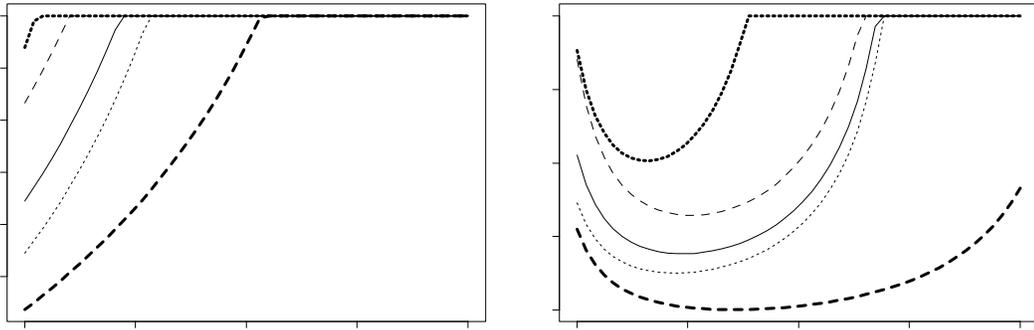


FIG. 1.15: *Dépendance de la part  $\varpi$  de la croissance en volume investie dans la croissance en diamètre vis-à-vis de la variable de compétition  $L$ , pour différentes valeurs de  $H$  et  $D$  : —  $D = 30$  cm et  $H = \phi_{\gamma, \theta}(D) = H_0$  ;  $\cdots$   $D = 40$  cm et  $H = H_0$  ;  $--$   $D = 20$  cm et  $H = H_0$  ;  $\cdots$   $D = 30$  cm et  $H = H_0 + 5$  m ;  $--$   $D = 30$  cm et  $H = H_0 - 5$  m. (a) valeurs usuelles des paramètres ; (b) la vitesse de croissance en diamètre est donnée par l'équation (1.27) avec  $\alpha_0^* = 3,55$ ,  $\alpha_1^* = 10$ ,  $\beta_0^* = 0,84$  et  $\beta_1^* = 6,79 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^{-1}$ .*

On peut montrer par le calcul que  $\partial\varpi/\partial L > 0$  : une augmentation de  $L$  réduit à la fois la vitesse de croissance en diamètre  $dD/dt$  et la vitesse de croissance en volume  $d(D^2H)/dt$ , mais la deuxième réduction est plus forte de sorte qu'une augmentation de  $L$  profite davantage à la croissance en diamètre qu'à la croissance en hauteur. L'accroissement en diamètre dépend de  $L$  via les paramètres  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$ ,  $\beta_0$  et  $\beta_1$ , de même que l'accroissement en volume (via la fonction  $P$ ). Pour renverser le signe de  $\partial\varpi/\partial L$  tout en conservant la forme des équations, il faut donc donner des valeurs différentes à ces paramètres dans les expressions de  $dD/dt$  et de  $P$ .

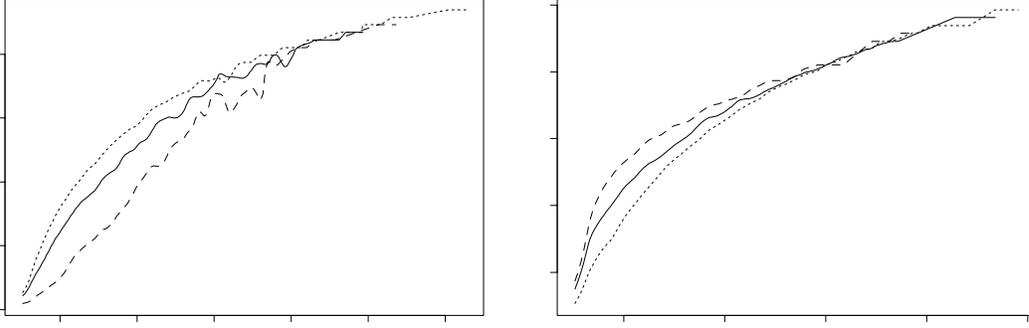


FIG. 1.16: Relation hauteur moyenne en fonction du diamètre pour trois densités du peuplement: —  $N = 9445 = N_0$ ; --  $N = 4N_0$ ; ...  $N = N_0/4$ . (a) valeurs usuelles des paramètres; (b) la vitesse de croissance en diamètre est donnée par l'équation (1.27) avec  $\alpha_0^* = 3,55$ ,  $\alpha_1^* = 10$ ,  $\beta_0^* = 0,84$  et  $\beta_1^* = 6,79 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^{-1}$ . La hauteur moyenne à diamètre donné est obtenue en estimant la distribution conjointe hauteur - diamètre et en calculant l'espérance conditionnelle de  $H$  sachant  $D$  (cf. équation 3.45 p.152).

*Démonstration* : on pose désormais :

$$P(L) = \left( \frac{\alpha_0}{\alpha} \right)^{1/\beta_0} \quad \text{avec } \alpha = \alpha_0 + \alpha_1 L \quad (1.26)$$

$$\frac{dD}{dt} = \frac{\Gamma(1 + 1/\beta^*)}{(\alpha^*)^{1/\beta^*}} \quad \text{avec } \begin{cases} \alpha^* = \alpha_0^* + \alpha_1^* L \\ \beta^* = \beta_0^* + \beta_1^* D \end{cases} \quad (1.27)$$

de sorte que :

$$\varpi = \frac{\varphi}{(\alpha^*)^{1/\beta^*} [\alpha^{-1/\beta_0} - \psi]}$$

avec :

$$\varphi = \frac{2H\Gamma(1 + 1/\beta^*)}{D\gamma\alpha_0^{1/\beta_0}}$$

$$\psi = \frac{\theta H}{\gamma\alpha_0^{1/\beta_0}}$$

qui ne dépendent pas de  $L$ . La dérivée partielle de  $\varpi$  par rapport à  $L$  s'écrit donc :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varpi}{\partial L} &= \frac{\partial \varpi}{\partial \alpha^*} \frac{\partial \alpha^*}{\partial L} + \frac{\partial \varpi}{\partial \alpha} \frac{\partial \alpha}{\partial L} \\ &= -\frac{\alpha_1^*}{\beta^*} \frac{\varphi}{(\alpha^*)^{1+1/\beta^*} [\alpha^{-1/\beta_0} - \psi]} + \alpha_1 \frac{\varphi}{(\alpha^*)^{1/\beta^*} [\alpha^{-1/\beta_0} - \psi]^2} \\ &= \frac{\alpha_1^*}{\beta_0} \frac{\varphi}{(\alpha^*)^{1+1/\beta^*} [\alpha^{-1/\beta_0} - \psi]^2} \times \text{sgn} \end{aligned}$$

avec :

$$\text{sgn}(L) = \frac{\alpha_1}{\alpha_1^*} \frac{\alpha^*}{\alpha^{1+1/\beta_0}} - \frac{\beta_0}{\beta^*} \left[ \alpha^{-1/\beta_0} - \psi \right]$$

Le signe de  $\partial\varpi/\partial L$  à  $D$  et  $H$  fixés est égal au signe de  $\text{sgn}$ .

Lorsque  $\alpha_0^* = \alpha_0$ ,  $\alpha_1^* = \alpha_1$  et  $\beta_0^* = \beta_0$ , l'expression de  $\text{sgn}$  se simplifie en :

$$\begin{aligned} \text{sgn}(L) &= \alpha^{-1/\beta_0} - \frac{\beta_0}{\beta} \left[ \alpha^{-1/\beta_0} - \psi \right] \\ &= \frac{\beta_0}{\beta} \psi + \alpha^{-1/\beta_0} \left( 1 - \frac{\beta_0}{\beta} \right) \end{aligned}$$

Comme  $\beta_0 < \beta$  et  $\psi > 0$ ,  $\partial\varpi/\partial L > 0$ .

Même quand on distingue  $\alpha_0^*$ ,  $\alpha_1^*$  et  $\beta_0^*$  de  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$  et  $\beta_0$ , on ne peut pas avoir  $\partial\varpi/\partial L < 0$  pour tout  $L$  car au voisinage de  $(\psi^{-\beta_0} - \alpha_0)/\alpha_1$  (qui est un nombre positif) le signe de  $\text{sgn}$  est positif. Pour avoir  $\text{sgn}(L) < 0$  sur un domaine aussi grand que possible, il faut que  $\alpha_0^*$  soit petit ou  $\alpha_1^*$  grand ou  $\beta_0^*$  petit ou  $\beta_1^*$  petit. ■

Par exemple en fixant de façon arbitraire  $\alpha_0^* = 3,55$ ,  $\alpha_1^* = 10$ ,  $\beta_0^* = 0,84$  et  $\beta_1^* = 6,79 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^{-1}$  (cf. figure 1.7) dans l'expression de  $dD/dt$  (équation 1.27) tout en maintenant les valeurs de  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$  et  $\beta_0$  dans l'expression de  $P$  (équation 1.26), on obtient une dépendance de  $\varpi$  vis-à-vis de  $L$  qui s'interprète plus naturellement (figure 1.15b). Avec ces valeurs de paramètres, la hauteur moyenne à diamètre donné augmente avec la densité du peuplement (figure 1.16b).

Le fait que  $\varpi$  diminue lorsque  $L$  diminue (à  $D$  et  $H$  fixés) ne signifie pas cependant que la part de l'accroissement investie dans la croissance en diamètre diminue lorsque l'arbre grossit. En prenant en effet l'expression moyenne de  $L$  en fonction de  $D$  (équation 1.19) et la relation  $H = \phi_{\gamma,\theta}(D)$  qui en résulte (cf. § 1.2.4),  $\varpi$  n'est plus fonction que du diamètre. La figure 1.17 illustre cette relation moyenne : on y vérifie que la part de l'accroissement investie dans la croissance en diamètre ne cesse d'augmenter avec la taille de l'arbre.

## 1.5 Étude de la répartition spatiale

Dans cette partie nous étudions les répartitions spatiales des arbres telles qu'observées à Paracou et telles que simulées par le modèle arbre type modèle de trouées. Les répartitions spatiales des essences forestières de Paracou ont déjà été étudiées par Bariteau (1992); Collinet (1997); Dessard (1996); Durrieu de Madron (1989); Forget *et al.* (1999); Gader (1990); Grandval (1993); Kokou (1992); Picard (1996); Traissac (1998). Elles sont le plus

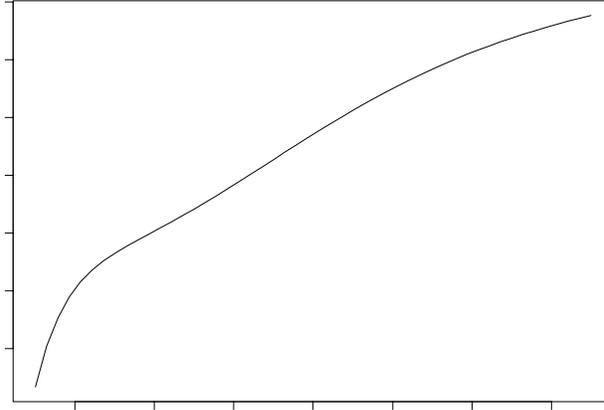


FIG. 1.17: *Dépendance de la part  $\varpi$  de la croissance en volume investie dans la croissance en diamètre vis-à-vis du diamètre, pour le modèle arbre sans interactions obtenu en calculant  $L$  d'après l'équation (1.19).*

souvent agrégatives ou aléatoires, comme dans la plupart des forêts tropicales (Forman & Hahn, 1980). Cependant on considère ici un peuplement gris, sans distinction d'espèces. Dans un premier temps la méthode d'étude sera présentée, puis les répartitions de Paracou seront caractérisées, enfin les simulations seront analysées.

### 1.5.1 Caractérisation d'une répartition spatiale

Une répartition spatiale est considérée comme une réalisation d'un processus ponctuel (annexe B). On suppose que ce processus est homogène et isotrope. Il peut alors être caractérisé par la fonction  $K$  de Ripley, qui s'interprète ainsi : soit  $\lambda$  la densité du peuplement (nombre d'arbres par unité de surface) ;  $\lambda K(r)$  est le nombre moyen d'arbres situés à une distance inférieure ou égale à  $r$  d'un arbre pris au hasard. Lorsque les arbres sont placés au hasard (processus de Poisson homogène),  $K(r) = \pi r^2$ . Pour un processus ponctuel qui génère des répartitions régulières,  $K(r) < \pi r^2$ . Pour un processus ponctuel qui génère des répartitions agrégatives,  $K(r) > \pi r^2$ .

Divers estimateurs de  $K$  ont été proposés (Cressie, 1991, p.640), la principale difficulté venant de la correction des effets de bord. Nous avons utilisé l'estimateur proposé par Ripley (1981, p.159) :

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{N\hat{\lambda}} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1, j \neq i}^N \frac{\mathbf{I}(0 < \|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\| \leq r)}{w(\mathbf{q}_i, \|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\|)}$$

où  $w(\mathbf{q}, u)$  est la proportion de la circonférence du cercle centré en  $\mathbf{q}$  et de rayon  $u$  qui se trouve à l'intérieur de la zone  $\mathcal{A}$ . Si  $\mathcal{A}$  est un rectangle de dimensions  $l \times L$  par exemple, on pose :

$$d_i = \text{distance de } \mathbf{q} \text{ au } i^{\text{e}} \text{ bord le plus proche } (i = 1, 2)$$

et l'expression de  $w$  pour  $u < \frac{1}{2} \min(l, L)$  est alors (Cressie, 1991, p.640) :

$$w(\mathbf{q}, u) = \begin{cases} 1 - \frac{1}{\pi} [\text{acos}(\min(d_1, u)/u) + \text{acos}(\min(d_2, u)/u)] & \text{si } u^2 \leq d_1^2 + d_2^2 \\ \frac{3}{4} - \frac{1}{2\pi} [\text{acos}(d_1/u) + \text{acos}(d_2/u)] & \text{si } u^2 > d_1^2 + d_2^2 \end{cases}$$

L'estimateur de l'intensité est simplement :

$$\hat{\lambda} = \frac{N}{\nu(\mathcal{A})}$$

où  $\nu(\mathcal{A})$  est la surface de la parcelle  $\mathcal{A}$ .

L'écart de  $\hat{K}(r)$  à  $\pi r^2$  est jugé significatif si  $\hat{K}(r)$  sort de l'enveloppe de 100 réalisations d'un processus de Poisson homogène de même intensité que la répartition étudiée.

On s'intéressera également à l'interaction entre petits et gros arbres, un « petit » arbre étant un arbre de diamètre inférieur à un diamètre seuil  $D_s$  et un « gros » arbre étant un arbre de diamètre supérieur au même seuil. Ces notions reviendront dans les chapitres 2 et 4. Leur répartition est alors considérée comme une réalisation d'un processus ponctuel bivarié (cf. annexe B). L'indépendance du processus qui génère la position des petits arbres et du processus qui génère la position des gros arbres peut être testée *via* la fonction d'interaction  $K_{12}(r)$  de Ripley qui est égale à  $\pi r^2$  lorsque les deux processus sont indépendants. Nous avons utilisé l'estimateur de  $K_{12}$  proposé par Hanisch & Stoyan (1979) :

$$\hat{K}_{12}(r) = \frac{\nu(\mathcal{A})}{N_1 N_2} \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=1}^{N_2} \frac{1}{2} \left\{ \frac{1}{w(\mathbf{q}_i^{(1)}, \|\mathbf{q}_i^{(1)} - \mathbf{q}_j^{(2)}\|)} + \frac{1}{w(\mathbf{q}_j^{(2)}, \|\mathbf{q}_i^{(1)} - \mathbf{q}_j^{(2)}\|)} \right\} \mathbf{I}(0 < \|\mathbf{q}_i^{(1)} - \mathbf{q}_j^{(2)}\| \leq r)$$

où  $\{\mathbf{q}_1^{(1)}, \dots, \mathbf{q}_{N_1}^{(1)}\}$  est l'ensemble des coordonnées des petits arbres et  $\{\mathbf{q}_1^{(2)}, \dots, \mathbf{q}_{N_2}^{(2)}\}$  est l'ensemble des coordonnées des gros arbres.

### 1.5.2 Répartitions spatiales à Paracou

On s'intéresse aux parcelles avant tout traitement, en l'occurrence en 1984. La figure 1.18 montre la fonction  $K$  de Ripley estimée sur la parcelle

1. La répartition spatiale est régulière aux distances inférieures à 10 m et agrégative autour de 30 m. La fonction  $K$  de Ripley peut être résumée en indiquant simplement les échelles auxquelles elle passe au-dessus de l'enveloppe supérieure (régularité de la répartition) ou en-dessous de l'enveloppe inférieure (agrégativité de la répartition). La figure 1.19 montre ainsi le résumé de la fonction  $K$  de Ripley pour les parcelles 1 à 12 de Paracou. Il y a régularité aux distances inférieures à 10 m sur toutes les parcelles, de manière plus ou moins marquée. L'agrégation autour de 30 m n'est pas aussi systématique (elle est absente notamment sur les parcelles 7 et 8), mais ressort néanmoins globalement.

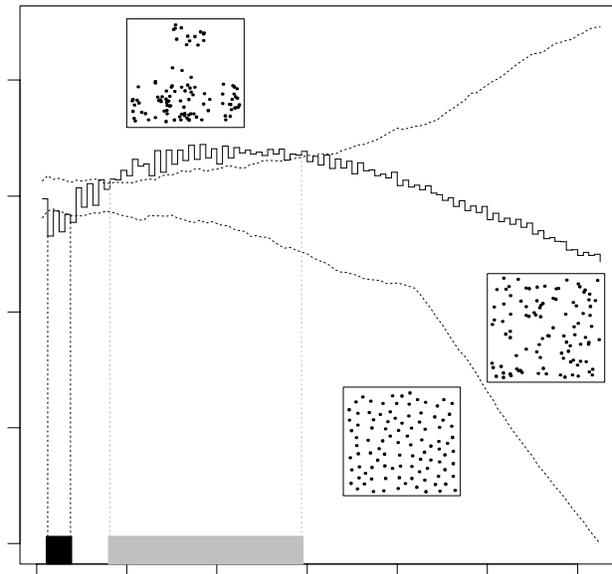


FIG. 1.18: *Fonction  $K$  de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 (—) et enveloppes de 100 réalisations d'un processus de Poisson de même intensité (····). La fonction  $\sqrt{K(r)}/\pi - r$  plutôt que  $K(r)$  est représentée, de sorte que des valeurs positives (respectivement négatives) indique de l'agrégativité (respectivement de la régularité). La bande sous-jacente indique les distances auxquelles un écart significatif à la répartition aléatoire se produit (■ régularité; ■ agrégativité).*

L'analyse peut être approfondie en calculant la fonction  $K$  de Ripley en se restreignant au sous-ensemble des arbres de diamètre *supérieur* à  $D_s$ , où  $D_s$  est un diamètre seuil. La figure 1.20 montre ainsi le résumé de la fonction  $K$  de Ripley pour les 12 parcelles lorsque  $D_s$  varie de 10 à 70 cm. Il apparaît

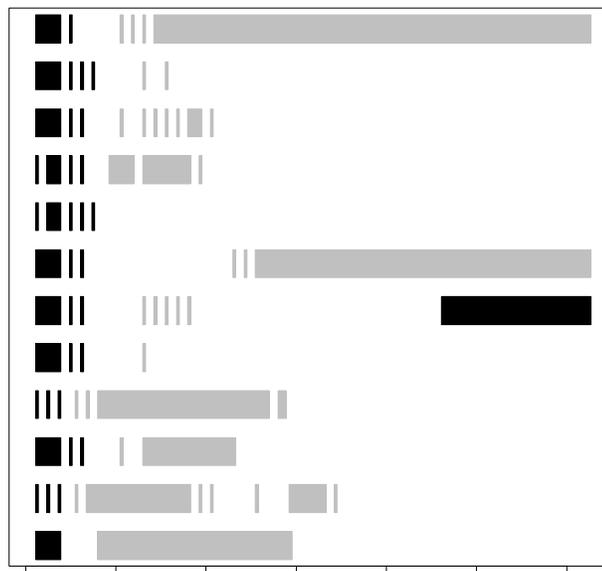


FIG. 1.19: *Résumé de la fonction  $K$  de Ripley pour les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984*: l'abscisse indique la distance; ■ indique de la régularité; ■ indique de l'agrégativité.

que l'agrégation à 30 m est le fait des petits arbres ( $D \lesssim 15$  cm) : lorsqu'on ne prend en compte que les arbres de diamètre supérieur à 15 cm, l'agrégation à 30 m n'est en effet plus apparente. La régularité en dessous de 10 m se maintient en revanche même en se restreignant aux plus gros arbres (jusqu'à 40-50 cm de diamètre).

Réciproquement la fonction  $K$  de Ripley peut être calculée en se restreignant au sous-ensemble des arbres de diamètre *inférieur* à  $D_s$ . La régularité en dessous de 10 m disparaît lorsque l'on restreint aux petits arbres ( $D \lesssim 15$  cm).

L'étude de l'interaction entre petits arbres (arbres de diamètre inférieur à 20 cm) et gros (arbres de diamètre supérieur à 40 cm) ne met en évidence aucune interaction entre les deux populations, excepté une attraction à grande échelle (petite distance) sur certaines parcelles et une répulsion à 20 ou 40 m sur les parcelles 3, 5 et 12 (figure 1.21).

En fin de compte, la répartition spatiale des arbres à Paracou, toutes espèces confondues, présente de la régularité sur des distances inférieures à 10 m et de l'agrégativité autour de 30 m. La régularité est le fait des « gros arbres » ( $D \gtrsim 15$  cm) tandis que les agrégats sont le fait des petits arbres ( $D \lesssim 15$  cm). Il n'y a pas d'interaction nette entre petits et gros arbres. On

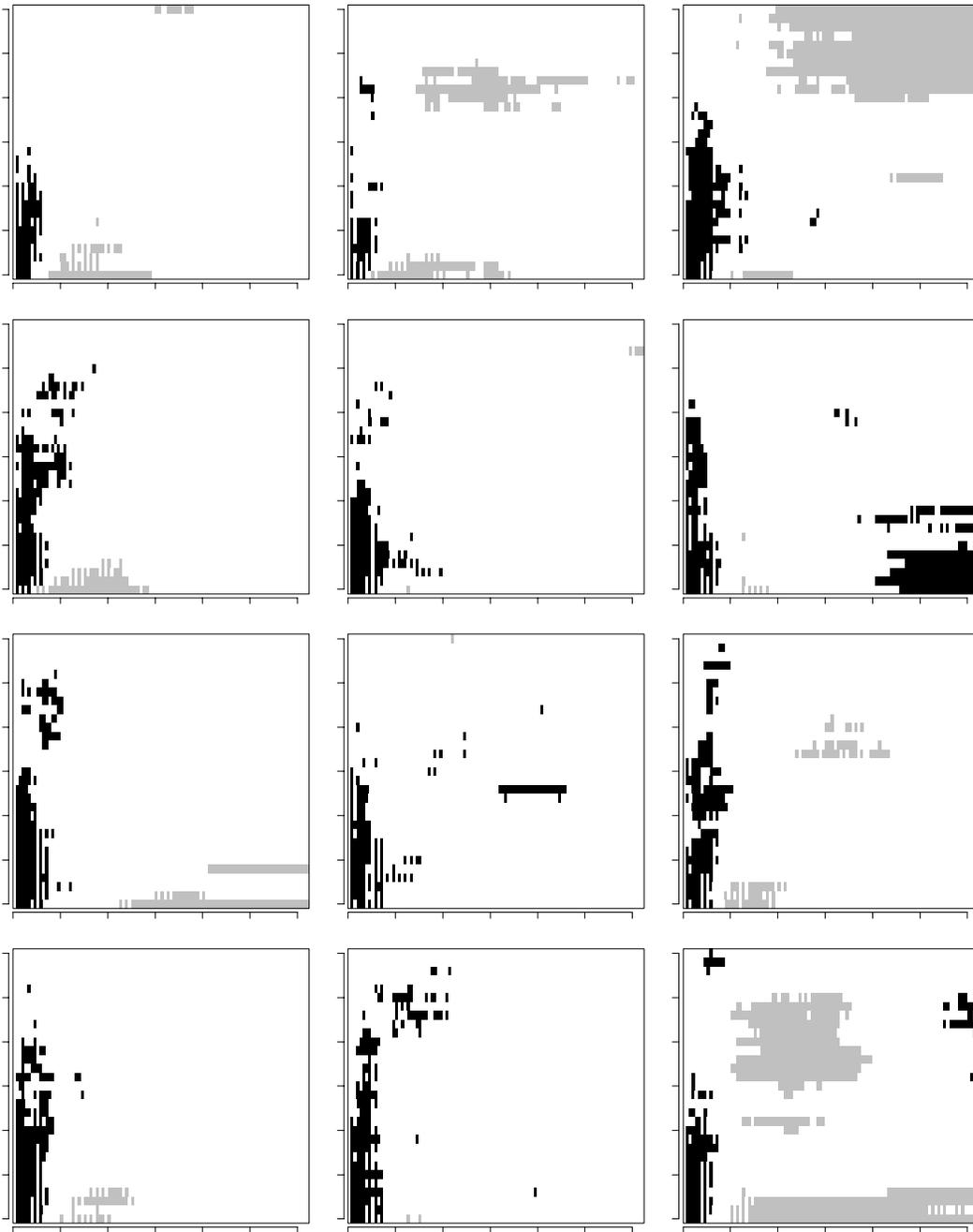


FIG. 1.20: *Résumé des fonctions  $K$  de Ripley pour les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984 lorsque l'on se restreint aux arbres de diamètre supérieur à  $D_s$ , et pour des valeurs de  $D_s$  allant de 10 à 70 cm par pas de 2 cm : l'abscisse indique la distance (en m) ; ■ indique de la régularité ; ■ indique de l'agrégativité.*

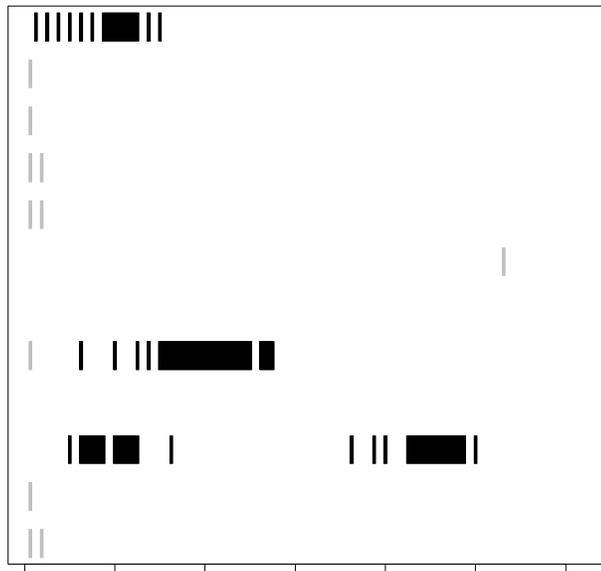


FIG. 1.21: *Résumé de la fonction  $K_{12}$  d'interaction entre les petits ( $D \leq 20$  cm) et les gros ( $D \geq 40$  cm) arbres sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984 : l'abscisse indique la distance ; ■ indique de la répulsion ; ▒ indique de l'attraction.*

remarquera que la distance de 30 m est égale au rayon optimal du voisinage dans le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997).

### 1.5.3 Répartitions spatiales simulées

Le modèle arbre type modèle de trouées génère de la régularité aux distances inférieures à 10 m, mais pas d'agrégats. Par exemple la figure 1.22 montre la fonction  $K$  de Ripley calculée pour l'état stationnaire  $\mathcal{E}_0$  du modèle en se restreignant aux arbres de diamètre supérieur à 10 cm. Là encore l'analyse peut être approfondie en calculant la fonction  $K$  de Ripley pour chaque sous-ensemble d'arbres de diamètre supérieur à  $D_s$ . Le résultat est montré sur la figure 1.23 qui est à confronter à la figure 1.20. On observe un accord qualitatif entre la régularité à 10 m générée par le modèle et la régularité à 10 m observée à Paracou. En revanche le modèle ne reproduit pas l'agrégation à 30 m.

La figure 1.24 montre enfin la fonction  $K$  de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 (cf. figure 1.18) avec les enveloppes de 100 répétitions du modèle arbre type modèle de trouées. Lorsque tous les arbres de diamètre

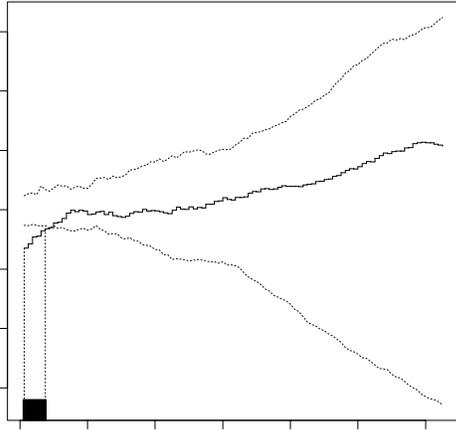


FIG. 1.22: *Fonction  $K$  de Ripley pour l'état stationnaire  $\mathcal{E}_0$  du modèle arbre type modèle de trouées (—) et enveloppes de 100 réalisations d'un processus de Poisson de même intensité (⋯). La fonction  $\sqrt{K(r)}/\pi - r$  plutôt que  $K(r)$  est représentée. La bande sous-jacente indique les distances auxquelles un écart significatif à la répartition aléatoire se produit (■ régularité; ■ agrégativité).*

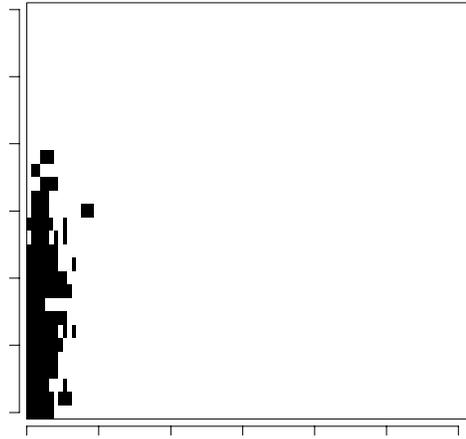


FIG. 1.23: *Résumé des fonctions  $K$  de Ripley pour 100 simulations du modèle arbre type modèle de trouées, lorsque l'on se restreint aux arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  et pour des valeurs de  $D_s$  allant de 10 à 70 cm par pas de 2 cm : l'abscisse indique la distance; ■ indique la régularité; ■ indique l'agrégativité. La régularité ou l'agrégativité n'est indiquée que si elle est présente sur au moins 20 des 100 simulations.*

supérieur à 10 cm sont pris en compte, la parcelle 1 montre une régularité encore plus marquée que celle générée par le modèle. En revanche quand on se restreint à des arbres plus gros ( $D > 22$  cm), la fonction  $K$  de Ripley de la parcelle 1 reste (presque) à l'intérieur des enveloppes du modèle.

En fin de compte le modèle arbre type modèle de trouées génère une régularité aux distances inférieures à 10 m qui est compatible avec celle observée à Paracou, du moins si l'on se restreint à des arbres suffisamment gros. En revanche l'agrégativité à 30 m observée à Paracou n'est pas reproduite par le modèle.

Ces résultats peuvent être confrontés aux répartitions spatiales simulées par le modèle arbre dépendant des distances SELVA de Gourlet-Fleury (1997). La figure 1.25 montre ainsi la fonction  $K$  de Ripley pour une simulation avec SELVA, et la figure 1.26 montre le résumé de la fonction  $K$  de Ripley pour chaque sous-ensemble d'arbres de diamètre supérieur à  $D_s$ . À l'opposé du

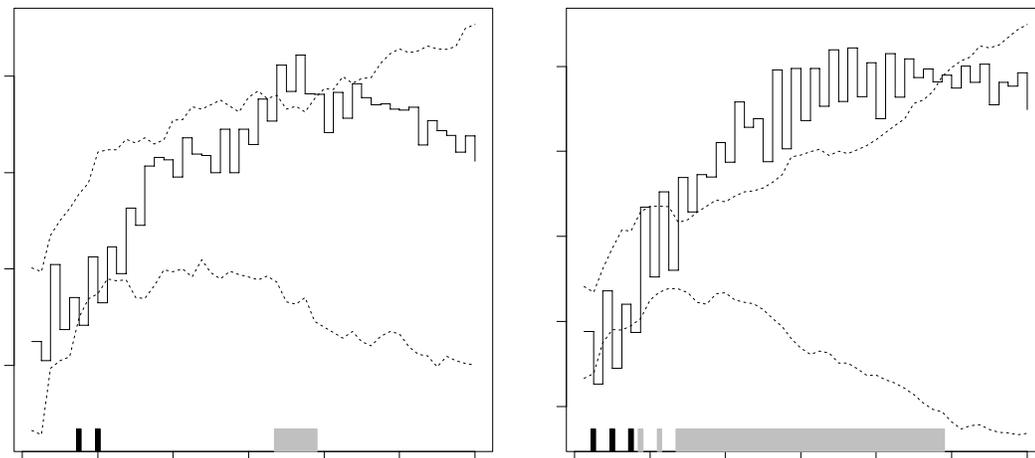


FIG. 1.24: *Fonction  $K$  de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 (—) et enveloppes de 100 simulations avec le modèle arbre type modèle de trouées (⋯). La fonction  $\sqrt{K(r)/\pi} - r$  plutôt que  $K(r)$  est représentée. La figure de droite montre la fonction  $K$  calculée sur l'ensemble des arbres de diamètre supérieur à 10 cm; la figure de gauche montre la fonction  $K$  calculée sur l'ensemble des arbres de diamètre supérieur à 22 cm.*

modèle arbre type modèle de trouées, SELVA génère de l'agrégativité à 30 m mais ne reproduit pas la régularité en-dessous de 10 m.

## 1.6 Discussion

Après avoir appliqué le modèle à l'étude de deux questions (partage de la croissance entre diamètre et hauteur, répartitions spatiales), abordons à présent une discussion des résultats. Nous reviendrons en premier lieu (§ 1.6.1) sur les choix qui ont guidé la construction du modèle telle qu'exposée dans les paragraphes 1.1 à 1.3. Les deux sections suivantes (1.6.2 et 1.6.3) seront consacrées aux répartitions spatiales, telles qu'étudiées dans le paragraphe 1.5: nous tâcherons d'abord de comprendre les rouages du modèle qui mènent à la régularité, puis la discussion sera élargie (§ 1.6.3) à d'autres facteurs susceptibles d'influencer la répartition spatiale.

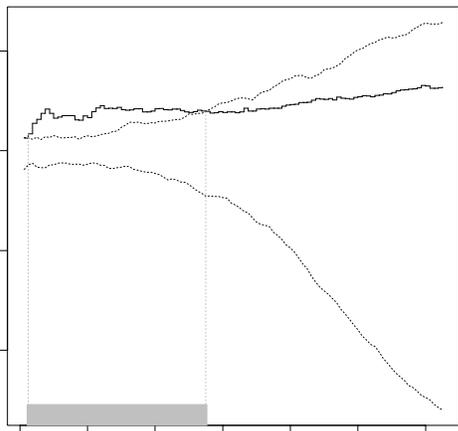


FIG. 1.25: *Fonction  $K$  de Ripley pour une simulation avec le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997) (—) et enveloppes de 100 réalisations d'un processus de Poisson de même intensité (⋯). La fonction  $\sqrt{K(r)}/\pi - r$  plutôt que  $K(r)$  est représentée. La bande sous-jacente indique les distances auxquelles un écart significatif à la répartition aléatoire se produit (■ régularité; ■ agrégativité).*

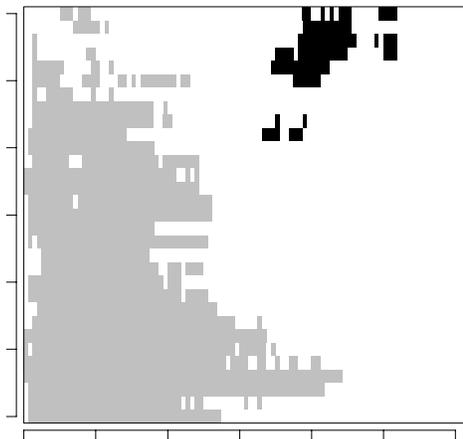


FIG. 1.26: *Résumé des fonctions  $K$  de Ripley pour une simulation avec le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997) lorsque l'on se restreint aux arbres de diamètre supérieur à  $D_s$ , et pour des valeurs de  $D_s$  allant de 10 à 70 cm par pas de 2 cm : l'abscisse indique la distance; ■ indique la régularité; ■ indique l'agrégativité.*

### 1.6.1 Choix pour la construction du modèle

#### Espace des phases

L'espèce n'est pas une variable descriptive de l'arbre : le peuplement est un peuplement « gris ». Ce choix de négliger la diversité spécifique peut paraître étonnant pour un modèle qui tient des modèles de trouées. Cependant notre but n'est pas d'étudier les successions végétales mais d'évaluer la pertinence de la variable de compétition  $L$  pour prédire des accroissements individuels.

La diversité spécifique pourrait être prise en compte dans un deuxième temps en introduisant des groupes d'espèces à chacun duquel correspondrait un jeu de paramètres. Il nous paraît cependant plus important de bien comprendre le fonctionnement du modèle le plus simple avant d'y introduire des raffinements. La diversité spécifique ne sera en fait prise en compte qu'au chapitre 4, dans un modèle différent de celui-ci.

## Modules mortalité et recrutement

Par souci de simplicité, le recrutement a été fixé de manière à compenser exactement la mortalité. Le modèle ne peut donc pas rendre compte de la dynamique des effectifs. Cette simplification ne se justifie que si le modèle décrit l'état stationnaire du peuplement : dans ce cas les effectifs évoluent autour d'un effectif moyen et on peut les considérer constants en première approximation. De la même façon le calcul du taux de mortalité suppose le peuplement dans un état stationnaire. C'est pourquoi tous les résultats qui ont été présentés dans cette partie correspondent à l'état stationnaire du modèle, censé reproduire l'état stationnaire du peuplement de Paracou.

Nous reportons au chapitre 4 la construction d'un modèle plus réaliste susceptible de rendre compte de l'évolution du peuplement après une perturbation (coupe, traitement sylvicole...) qui l'écarte de son état stationnaire.

Ce choix de construction ne doit pas éluder la question suivante : quelle est la sensibilité du modèle à une variation de l'effectif  $N$  ? C'est-à-dire : comment est modifié l'état stationnaire du modèle lorsque l'on fixe l'effectif total à une autre valeur que 9445 arbres de diamètre supérieur à 1 cm ? Cette question a été effleurée au paragraphe 1.4 (figure 1.16). Nous y reviendrons également au chapitre 3 (§ 3.4.2 p.160 et figure 3.8 p.162). Une augmentation de  $N$  a pour effet d'intensifier la compétition, ce qui modifie notamment la distribution des hauteurs (la distribution diamétrique reste quasiment inchangée même pour de fortes variations de  $N$ ). Cependant, il faut pratiquement doubler ou diviser par deux l'effectif pour observer des changements notables : une variation de l'effectif d'arbres de quelques centaines d'unités ne perturberait guère les résultats du modèle. Il resterait à compléter ces observations qualitatives par une estimation numérique de la sensibilité de certaines variables de sortie du modèle (par exemple le mode de la distribution des hauteurs) à  $N$ .

## Module croissance

**Fonction de croissance en diamètre.** L'équation adoptée pour modéliser l'accroissement diamétrique explique 5,8 % seulement de la variance de  $\Delta D$ . Outre la variabilité individuelle incompressible, il peut y avoir deux raisons (non exclusives) à la faiblesse de ce pourcentage :

- la variable de compétition  $L$  n'est pas une variable explicative pertinente de  $\Delta D$  ;
- $L$  est une variable explicative pertinente mais la forme du modèle (équations 1.15 à 1.17) est inappropriée.

Pour tenter de répondre au premier point, on peut noter que dans tous les modèles de régression qui ont été essayés  $L$  contribue significativement à expliquer  $\Delta D$ , même si cette contribution est faible. D'autres variables que  $L$  sont cependant bien plus efficaces pour prédire  $\Delta D$ . Ainsi dans le modèle SELVA, 23 % de la variabilité de  $\Delta D$  (Gourlet-Fleury, 1997, p.109) est expliquée à partir de 3 variables explicatives (et 7 paramètres) : le diamètre, le nombre  $NBD$  d'individus de taille supérieure à celle du sujet dans un rayon de 30 m autour de lui et la variation sur 3 ans de  $NBD$ . Rappelons néanmoins que le but de ce chapitre n'est pas de rechercher les meilleures variables explicatives de  $\Delta D$ , mais simplement de regarder la pertinence de la variable  $L$ . Par ailleurs  $L$ , par construction, ne peut rendre compte que d'interactions locales. Pour véritablement juger de la pertinence de cette variable, il faudrait donc être capable de séparer dans  $\Delta D$  la part due aux interactions locales de la part due à d'autres facteurs (pédologie, facteurs climatiques, interactions à longue portée...).

Quant au second point, il n'est guère possible d'améliorer le pourcentage de variance expliquée en se cantonnant aux variables explicatives  $D$  et  $L$ . Par exemple un modèle additif du type :  $\Delta D = \alpha + \varphi_1(D) + \varphi_2(L) + \varepsilon$ , où  $\varphi_1$  et  $\varphi_2$  sont des fonctions spline de lissage, ajusté par l'algorithme de « backfitting » (Venables & Ripley, 1994, p.250-251), permet d'expliquer 6,9 % de la variance de  $\Delta D$ . Un autre essai d'ajustement non paramétrique a été fait avec un réseau de neurones (réseau à deux couches dont la couche apparente est linéaire et la couche cachée tangente-sigmoïde, avec un entraînement par la méthode de « backpropagation » ; voir Demuth & Beale, 1998), mais avec des résultats peu probants.

Dans une approche paramétrique, l'ajustement de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  à une loi de Weibull semble correcte. À supposer que cette loi soit exacte, sa variance illustrée sur la figure 1.11 (p.38) traduirait une variabilité individuelle autour de la relation moyenne  $E(\Delta D|D, L)$  qui ne pourrait pas être réduite en l'absence d'information supplémentaire.

Il est néanmoins possible d'améliorer la relation entre les paramètres de la loi de Weibull et les variables explicatives  $D$  et  $L$ . Par exemple, la description de la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  par une loi de Weibull de paramètres  $(\alpha^\beta, \beta)$  avec une dépendance hyperbolique de  $\alpha$  vis-à-vis de  $D$  :

$$\begin{aligned}\alpha &= 2,36 + \frac{9,63}{(D - 10,069)} + 0,986.L \\ \beta &= 0,0134 + 0,0535.D\end{aligned}$$

permet d'expliquer 7,8 % de la variance de  $\Delta D$  (mais cette relation ne peut pas être extrapolée jusqu'à 1 cm de diamètre). Une loi de Burr (Lindsay *et al.*, 1996), qui présente plus de souplesse que la loi de Weibull grâce à l'introduction d'un paramètre supplémentaire, pourrait également être utilisée.

Dans tous les cas les gains en pourcentage de variance expliquée sont faibles. Par comparaison un modèle linéaire :

$$\Delta D = 0,179 + 0,00378.D - 0,0437.L$$

permet d'expliquer 5,4 % de la variance de  $\Delta D$ . On a donc favorisé la simplicité, c'est-à-dire peu de paramètres et des relations linéaires entre les paramètres  $\alpha, \beta$  et les variables explicatives  $D$  et  $L$ .

Une autre approche consisterait à prédire l'accroissement diamétrique  $\Delta D(t+1)$  au temps  $t+1$  en fonction du diamètre, de la variable de compétition  $L$  et de l'accroissement  $\Delta D(t)$  au temps  $t$ . On observe en effet à Paracou une corrélation élevée entre  $\Delta D(t+1)$  et  $\Delta D(t)$  (par exemple le coefficient de corrélation linéaire entre l'accroissement lissé sur la période 1988-91 et l'accroissement lissé sur 1992-95 vaut 0,81). Cette approche est équivalente à modéliser l'accélération de la croissance diamétrique  $\Delta^2 D = \Delta D(t+1) - \Delta D(t)$  en fonction de la vitesse de croissance, du diamètre et de  $L$ . Elle a rarement été suivie en foresterie (sauf exceptions : Houllier, 1986, p.166 et suivantes ; Wan Razali & Rustagi, 1988), mais est plus fréquente dans d'autres domaines d'étude de la croissance, notamment la croissance humaine.

**Choix du réducteur  $P$ .** La forme du réducteur  $P(L)$  est obtenue en regardant comment décroît avec  $L$  l'accroissement diamétrique maximum ( $\Delta D_{\text{pot}}$ ) des arbres dont l'indice de compétition vaut  $L$ . Son expression se calcule une fois la distribution conditionnelle de  $\Delta D$  sachant  $D$  et  $L$  connue : elle dépend alors *a priori* du quantile  $1 - \tau$  qui définit  $\Delta D_{\text{pot}}$ . Dans le cas présent l'expression de  $P(L)$  se simplifie de sorte que son expression finale ne dépend plus de  $\tau$ , mais il peut être embarrassant dans d'autres situations de faire dépendre  $P$  d'un quantile  $\tau$  arbitraire.

On pourrait alors envisager d'estimer directement  $\Delta D_{\text{pot}}$  à partir d'un jeu de données  $(D, L, \Delta D)$ , comme celui représenté sur la figure 1.5. La difficulté est alors d'écarter les arbres ayant eu une croissance exceptionnellement élevée. Une méthode basée sur les polygones de Voronoï a été mise au point pour estimer l'enveloppe supérieure d'un nuage de points  $(D, \Delta D)$  (en considérant donc  $L$  fixé) (Picard & Bar-Hen, 1999), mais elle n'a finalement pas été utilisée :

- d'une part parce que cela conduirait à introduire une relation empirique supplémentaire sans gain décisif de précision ;

- d'autre part parce que cette méthode repose sur une définition différente de  $\Delta D_{\text{pot}}$ , comme le quantile de  $(\Delta D, D)$  sachant  $L$  plutôt que le quantile de  $\Delta D$  sachant  $(D, L)$ .

**Estimation des paramètres.** Les données sur les diamètres disponibles à Paracou sont structurées (Houllier, 1986, p.110) selon un axe temps (mesures annuelles de 1984 à 1995 et en 1997) et transversalement selon un axe « individus » (chaque année tous les individus des 12 parcelles sont mesurés). Pour construire le modèle on s'est restreint à l'axe transversal, en considérant l'état du peuplement en 1988. La dimension temporelle des données n'a donc pas été exploitée.

Certes la longueur des séries temporelles correspondant à la croissance de chaque individu est trop courte si on lisse les accroissements sur 3 ans : il ne reste alors que 3 mesures correspondant aux périodes 1984-88, 1988-91, 1992-95. Néanmoins le traitement par les séries chronologiques ne nécessite peut-être pas de lisser les accroissements. Notons que modéliser  $\Delta D(t+1)$  (ou  $\Delta^2 D$ ) en fonction de  $\Delta D$ ,  $D$  et  $L$  rejoint ce point de vue.

Sans se lancer dans les séries chronologiques, la dimension temporelle des données pourrait être exploitée pour estimer les paramètres. Étant donné un jeu de paramètres que l'on note en raccourci  $\Theta$ , en prenant comme état initial le peuplement en 1984 et en calant la mortalité sur celle observée, le modèle permet de prédire en effet le diamètre de chaque individu jusqu'en 1995. Les paramètres peuvent alors être estimés en minimisant par rapport à  $\Theta$  :

$$\sum_{t=1984}^{1995} \sum_{i=1}^{N(t)} [D_i(t) - \tilde{D}_i(t)]^2$$

où  $D$  est le diamètre mesuré et  $\tilde{D}$  le diamètre prédit par le modèle.

### 1.6.2 Répartitions spatiales générées par le modèle

Le modèle une fois construit peut être considéré, indépendamment de toute considération biologique, comme un processus ponctuel dynamique. Le comportement de ce processus ponctuel dynamique peut être analysé de manière à comprendre pourquoi il génère des répartitions régulières à grande échelle.

Le recrutement et la mortalité d'un individu sont, par un choix délibéré, indépendant de son voisinage spatial. Les arbres recrutés sont placés au hasard : le module recrutement « tire » donc la répartition vers une répartition aléatoire, et ne peut donc en aucun cas rendre compte de la répartition

régulière simulée. Imaginons par exemple que le module croissance soit indépendant des distances : alors la répartition spatiale serait aléatoire, quel que soit le diamètre minimum imposé pour prendre en considération un arbre. L'indice de compétition  $L$ , qui seul est dépendant des distances, est donc responsable de la régularité de la répartition spatiale.

Comme les arbres sont des organismes fixes, leur répartition spatiale ne peut cependant pas être le fruit d'un processus de croissance. Le déplacement d'un point représentant la position d'un arbre se produit lorsqu'un individu meurt et est immédiatement remplacé par un jeune arbre. L'indice de compétition  $L$  est ainsi responsable de la régularité *via* la mortalité. Plus précisément : un arbre proche d'un gros arbre croît plus lentement qu'un arbre isolé de la même taille. Il reste donc plus longtemps dans la même classe de diamètre. Comme le taux de mortalité est fonction du diamètre seulement, pour atteindre la même taille un arbre isolé et un arbre soumis à la compétition seront soumis à des probabilités cumulées de mourir différentes. Ainsi pour observer un arbre d'une taille donnée près d'un gros arbre il faut partir d'un contingent d'individus plus gros que pour observer un arbre de la même taille dans un emplacement dégagé. Comme le nombre d'arbres d'une taille donnée est contraint par la distribution diamétrique, la sur-mortalité des arbres soumis à la compétition produit la régularité de la répartition spatiale (Peterson & Squiers, 1995).

Comme la distribution diamétrique est exponentielle, les petits arbres représente la majeure partie de la population et leur répartition spatiale (proche de la répartition aléatoire puisque le module recrutement place les semis au hasard) est susceptible de masquer la répartition spatiale des plus gros arbres qui ont subi la compétition pendant un temps plus long. Cela peut expliquer pourquoi sur la figure 1.24 la régularité sur les parcelles simulées est moins marquée quand tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre sont pris en compte (figure de droite) que lorsque les arbres de plus de 22 cm en diamètre seulement sont pris en compte (figure de gauche). Comme la régularité résulte du processus de croissance *via* la mortalité, il faut laisser du temps à la compétition de s'exprimer avant que la régularité ne devienne apparente.

L'intensité de la compétition, donc la régularité de la répartition spatiale, dépend par ailleurs de la valeur des paramètres. Parmi les paramètres listés dans le tableau 1.1, ceux qui influencent directement la compétition sont  $\alpha_1$  (par l'équation 1.16) et  $\beta_0$  (par l'équation 1.18), qui fixent l'intensité de la compétition, ainsi que le rapport rayon du houppier / diamètre  $\rho$  qui fixe la portée des interactions entre arbres. Le coefficient  $\rho$  est en fait le seul paramètre dont dépend la variable de compétition  $L$ . On peut se demander s'il existe un lien entre la plus grande distance de régularité (telle qu'elle appa-

raît sur les figures 1.23 et 1.24) et la portée des interactions entre arbres. La figure 1.27 montre qu'effectivement la distance de régularité augmente avec  $\rho$ . La répartition spatiale à courtes distances reflète ainsi le chevauchement des couronnes. Ce résultat n'est vrai cependant que pour un certain rang de valeurs de  $\rho$ . On montrera en effet au chapitre 3 que prendre la limite  $\rho \rightarrow +\infty$  revient à faire l'approximation du champ moyen. Le modèle arbre devient alors un modèle arbre indépendant des distances, dont la répartition spatiale est aléatoire.

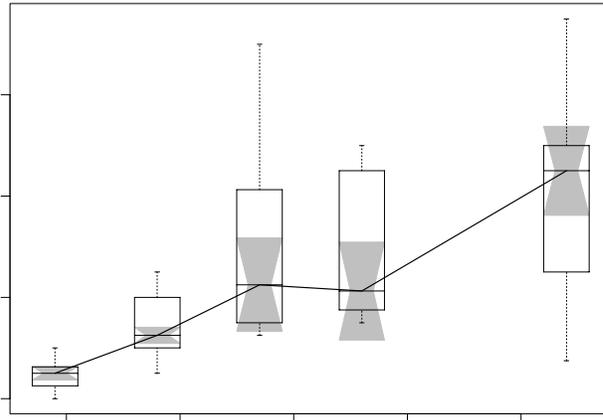


FIG. 1.27: Variations de la distance maximale de régularité ( $r_{\max}$ ) avec  $\rho$ . Cinq valeurs de  $\rho$  ont été testées (0,045 ; 0,09 qui est la valeur de  $\rho$  dans le modèle ; 0,135 ; 0,18 et 0,27  $m.cm^{-1}$ ). Pour chaque valeur, 20 (100 pour  $\rho = 0,09 m.cm^{-1}$ ) simulations ont été faites et sont résumées par une boîte à moustaches. Pour chaque simulation,  $r_{\max}$  est estimé en comparant la fonction  $K$  de Ripley calculée sur la répartition spatiale des arbres de plus de 10 cm en diamètre avec l'enveloppe de 100 simulations d'un processus de Poisson.

En fin de compte le modèle peut être considéré comme un processus ponctuel dynamique qui génère de la régularité à grande échelle mais pas d'agrégats. Des processus ponctuels qui reproduisent la répartition spatiale de peuplements ont été proposés dans la littérature (Brisson & Reynolds, 1997 ; Hanus *et al.*, 1998 ; Moeur, 1997 ; Pielou, 1960). Mais ces processus sont construits de manière à obtenir la répartition spatiale voulue, et ne prennent pas en compte les processus biologiques qui guident la croissance des arbres. Au contraire le modèle présenté ici est d'abord basé sur la compétition sur la lumière.

### 1.6.3 Facteurs qui influencent la répartition spatiale

La compétition pour la lumière est le seul facteur pris en compte dans ce modèle. C'est un facteur dissymétrique dans la mesure où la compétition que subit un arbre ne provient que des arbres plus grand que lui, comme l'indique le terme  $\mathbf{I}(H_j > H_i)$  dans l'équation (1.9). De façon similaire à ce qui est obtenu ici, Ford & Diggle (1981) montrent pour des plantes sous serre que la mise à distance des individus dominants est due à l'asymétrie de la compétition pour la lumière (voir aussi Huston & DeAngelis, 1987 pour le rôle de l'asymétrie de la compétition).

Dans le modèle SELVA (Gourlet-Fleury, 1997), un indice de compétition dissymétrique est également utilisé. Il s'agit de la variable *NBD* qui représente le nombre d'individus de taille supérieure à celle du sujet dans un rayon de 30 m autour de lui et qui s'écrit :  $NBD_i = \sum_{j \neq i} l_{ji}$ , où :

$$l_{ji} = \mathbf{I}(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\| < 30) \mathbf{I}(D_j > D_i)$$

On a remarqué que SELVA génère des agrégats de 30 m. Ainsi une répartition agrégative n'est pas incompatible avec un indice de compétition dissymétrique (mais bien d'autres facteurs que l'indice de compétition *NBD* interviennent dans SELVA).

D'autres facteurs que la compétition pour la lumière sont susceptibles d'influencer la répartition spatiale des arbres, parmi lesquels : la compétition pour les ressources du sol (eau, sels minéraux...), le milieu (pédologie notamment), la dispersion des graines.

La compétition pour les ressources du sol pourrait être ajoutée au modèle en définissant le facteur RED dans l'équation (1.2). Par analogie avec les modèles de trouées, on pourrait poser :

$$\begin{aligned} \text{RED}_i &= 1 - \frac{1}{V_{\max}} \sum_{j \neq i} l_{ji} D_j^2 H_j & (1.28) \\ l_{ji} &= \mathbf{I}(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\| < U) \end{aligned}$$

où  $V_{\max}$  est le volume maximal que peut supporter le milieu et  $U$  est le rayon d'influence d'un arbre pour l'eau et les sels minéraux. Cet indice est symétrique puisque  $l_{ij} > 0 \Rightarrow l_{ji} > 0$ . Busing (1991) a ainsi construit un modèle arbre dépendant des distances issu des modèles de trouées, où deux indices de compétition interviennent simultanément : un indice symétrique du type (1.28), et un indice de compétition pour la lumière qui est l'indice asymétrique habituel des modèles de trouées. Ce modèle génère des répartitions agrégatives.

Le milieu est susceptible de provoquer un écart à la répartition aléatoire s'il est hétérogène : ainsi une espèce tributaire d'un milieu particulier reflétera

dans sa répartition spatiale celle de ce milieu. Par exemple à Paracou la répartition en plaques d'*Eperua falcata* Aublet reflète les milieux les plus pauvres (Barthès, 1988, 1991 ; Bariteau, 1992). D'autres exemples sont donnés par Gader (1990) ; Grandval (1993) ; Kokou (1992) ; Traissac (1998). Quand on néglige la diversité spécifique en considérant une seule espèce grise, l'effet du milieu devient moins net. À Paracou les analyses sont rendues plus difficiles par l'absence de couverture systématique des variables de milieu comme les variables pédologiques. Une analyse menée en utilisant deux variables topographiques (altitude et pente) comme variables explicatives de l'accroissement diamétrique n'apporte aucun résultat probant. Gourlet-Fleury (1997, p.141-146) arrive à des conclusions semblables. D'un point de vue méthodologique, l'effet du milieu pourrait être incorporé dans le modèle *via* un réducteur  $RED = f(\mathbf{q})$  qui dépend explicitement des variables d'espace.

Les deux points qui viennent d'être abordés touchent le module croissance. Le module recrutement également est susceptible d'affecter la répartition spatiale des arbres. Par exemple une probabilité de dispersion des graines qui décroît avec la distance à l'arbre semencier tendrait à produire des agrégats. Nous développerons rapidement ce point au chapitre 4 (§ 4.1.4 p.191 et § 4.3.2 p.215).

Pour finir, il resterait à étudier comment ces différents facteurs interagissent. Le modèle de Busing (1991) évoqué ci-dessus génère ainsi des répartitions agrégatives, ce qui laisse supposer que l'indice de compétition symétrique prévaut sur l'indice asymétrique. Si chaque facteur produit un écart à la répartition aléatoire à une échelle différente, alors il est possible de distinguer l'effet de chacun. À Paracou en particulier, on peut faire l'hypothèse (à tester...) que la régularité aux petites distances provient de la compétition pour la lumière, tandis que l'agrégation aux distances moyennes proviendrait de l'hétérogénéité du milieu ou de la dispersion des graines.

## 1.7 Conclusion

Dans ce chapitre un modèle arbre type modèle de trouées a été construit, en se basant sur l'équation de croissance du modèle de trouées FORSKA et en décrivant la compétition pour la lumière par un indice de compétition dépendant des distances qui étend au cas spatial celui utilisé dans les modèles de trouées. La simplicité a été délibérément favorisée : la diversité spécifique a été ignorée, le recrutement et la mortalité ont été réduits à des processus aussi simples que possible, et seule la compétition pour la lumière a été prise en compte dans la croissance.

Un des buts de ce modèle arbre était d'évaluer la pertinence de l'indice de compétition pour la lumière dérivé des modèles de trouées pour expliquer les accroissements diamétriques individuels. Le résultat de ce point de vue est décevant au niveau individuel : la fonction de croissance sélectionnée ne permet d'expliquer que 5,6 % de la variance des accroissements diamétriques, même si des fonctions plus complexes permettent d'améliorer légèrement ce pourcentage (sans dépasser les 10 %). Il n'en reste pas moins que la variable de compétition  $L$  contribue significativement à expliquer les accroissements diamétriques annuels.

Un autre résultat décevant est la règle de partage entre la croissance en diamètre et la croissance en hauteur qui résulte de la fonction empirique de croissance en diamètre : les relations hauteur moyenne / diamètre réagissent en effet de façon irréaliste à un changement de l'intensité de compétition. Le problème pourrait être pris à l'envers en fixant une règle de partage entre diamètre et hauteur (cf. Mäkelä, 1997 pour un exemple de règle), et en en déduisant la fonction de croissance en diamètre.

À un niveau de description moins fin, le modèle est cependant capable de reproduire certains traits du peuplement réel. Ainsi les distributions en diamètre et en hauteur simulées reproduisent en première approximation celles observées. De même le modèle rend compte de la répartition régulière observée à des distances inférieures à 10 m ; il ne rend pas compte en revanche des agrégats de 30 m observés à Paracou. Il s'agit là d'une vérification du modèle, et non pas d'une validation qui nécessiterait un jeu de données indépendant de celui qui a servi à sa construction.

La vérification d'un modèle arbre à un niveau plus grossier que celui auquel il fonctionne (niveau de la distribution plutôt que niveau individuel) est fréquente en modélisation forestière, car le caractère stochastique du modèle (principalement au niveau des modules recrutement et mortalité) fait rapidement diverger l'état simulé d'un état particulier, pour une description à l'échelle individuelle. On ne peut par ailleurs pas dire que deux peuplements différents parce que les caractéristiques individuelles de leurs arbres (emplacement, diamètre...) diffèrent : il faut comparer des caractéristiques moins fines des peuplements comme leur distribution diamétrique, voire des caractéristiques globales comme l'effectif par hectare ou la surface terrière par hectare. De ce point de vue le modèle arbre décrit dans ce chapitre décrit en première approximation correctement l'état stationnaire des parcelles de Paracou.

En ce qui concerne les répartitions spatiales, on retiendra que les parcelles de Paracou présentent, toutes espèces confondues, une répartition régulière aux petites distances ( $\leq 10$  m) et une répartition agrégative autour de 30 m. De plus la régularité est le fait des gros arbres tandis que les agrégats sont le fait des petits arbres. Enfin la compétition pour la lumière peut être

proposée comme mécanisme explicatif de la régularité à grande échelle. Ces résultats seront utilisés dans le prochain chapitre.

Le choix délibéré de favoriser la simplicité du modèle, au détriment de son réalisme, fait partie de notre approche de la modélisation : il nous paraît plus important de construire un modèle simple, qui permet de garder une capacité de compréhension de son fonctionnement, qu'un simulateur complexe où les résultats de simulations ne peuvent être que péniblement reliés aux processus modélisés. Cette démarche nous a permis de proposer la compétition pour la lumière comme mécanisme explicatif de la régularité à grande échelle. Elle nous a également fourni une « maquette » de modèle de la dynamique forestière qui sera utilisée au chapitre 3 comme support pour présenter une méthodologie de passage des modèles arbre aux modèles de distribution. Reste à introduire un à un de nouveaux facteurs, par exemple la compétition pour les ressources du sol sous la forme d'un réducteur symétrique de la fonction de croissance, afin de rendre le modèle plus réaliste tout en gardant la capacité de juger de la pertinence de ces facteurs.

D'autres voies, qui ont été effleurées dans ce chapitre, restent à poursuivre. Par ordre d'importance croissante, on peut envisager quatre développements. On pourrait tout d'abord chercher à rendre l'indice de compétition  $L$  plus réaliste, par exemple en tenant compte de la marche du soleil qui induit une anisotropie dans les interactions entre arbres (le soleil est ici supposé situé à la verticale, de sorte que l'interaction entre deux arbres ne dépend que de la distance qui les sépare et de leurs tailles respectives).

Le lien entre la distribution multimodale de la variable de compétition  $L$  et les strates observées par les botanistes en forêt naturelle serait aussi à creuser (Birnbaum, 1997 ; Oldeman, 1974, p.131 ; voir aussi annexe B p.318). Des mesures seraient les bienvenues pour être confrontées à la distribution calculée, soit en mesurant l'indice foliaire sur des profils verticaux (Smith *et al.*, 1992 ; Strachan & McCaughey, 1996 ; Vester, 1997), soit en calculant sa valeur à l'aide de modèles de transfert radiatif et de maquettes tridimensionnelles de la canopée (Brunner, 1998 ; Koop & Sterck, 1994 ; West & Wells, 1992).

Une troisième voie à explorer serait la définition d'une règle de partage de la croissance entre diamètre et hauteur. Là encore un recours à des données (seules les données sur les hauteurs manquent à Paracou) serait nécessaire.

Enfin la modélisation empirique de la croissance diamétrique à Paracou pourrait être entreprise en se basant non plus sur les accroissements mais sur l'accélération (dérivée seconde par rapport au temps). Plus généralement, la longueur des séries de mesure des diamètres dont on dispose à Paracou pourrait être exploitée à l'aide de modèles de série chronologique.



## Chapitre 2

# Découpage d'une parcelle en bosquets

LES MODÈLES DE TROUÉES supposent que le peuplement peut-être découpé suivant un pavage de placettes telles que :

1. à l'intérieur d'une placette, les interactions entre arbres sont résumées par un champ moyen (homogène spatialement),
2. les placettes sont indépendantes les unes des autres, du moins tant que l'on s'en tient aux processus de croissance (il peut y avoir interaction entre placettes voisines lorsqu'il s'agit de la dissémination des graines, des chablis, etc.).

Dans le chapitre précédent nous nous sommes intéressés à la pertinence de la variable de compétition pour la lumière des modèles de trouées comme variable explicative de la croissance des arbres à Paracou. Dans ce chapitre nous nous intéressons à l'hypothèse d'indépendance des placettes qui est faite dans les modèles de trouées. La question posée est la suivante : peut-on définir à Paracou une méthode de découpage des parcelles en groupes d'arbres, de sorte que les groupes d'arbres obtenus aient une croissance indépendante les uns des autres ?

Le découpage dont il est question ici est un découpage *spatial* du peuplement : la parcelle est découpée en placettes et l'ensemble des arbres présents sur une placette forme un groupe d'arbres. Afin qu'il y ait pas de confusion entre les groupes d'arbres ainsi définis et d'autres concepts forestiers (voir par exemple Bastien & Otto, 1998), on les désignera désormais sous le nom de *bosquets*.

L'indépendance de la croissance de deux bosquets a un sens biologique : c'est l'absence d'interactions, bénéfiques en cas de mutualisme, néfastes en

cas de compétition, entre eux deux. Néanmoins une formalisation en termes mathématiques est nécessaire pour prétendre à un traitement quantitatif de la question posée. La première tâche sera donc de définir les variables d'état qui caractérise un bosquet. Puis il s'agira de définir un critère pour tester l'indépendance de la croissance d'un bosquet vis-à-vis de ses voisins. Enfin il s'agira de rechercher un découpage du peuplement en bosquets de manière à satisfaire ce critère.

L'objectif de la recherche de bosquets indépendants reste la modélisation de leur croissance. Si un bosquet n'influence pas l'accroissement de son voisin, on peut en effet construire un modèle indépendant des distances, qui est à tout point de vue plus simple qu'un modèle dépendant des distances. La construction d'un modèle de bosquet indépendant des distances sera donc le prolongement naturel d'un découpage du peuplement en bosquets indépendants.

L'indépendance des placettes des modèles de trouées est une hypothèse qui a rarement été testée. Les auteurs estiment le plus souvent qu'il s'agit d'une hypothèse simplificatrice mais peu réaliste (Lieberman *et al.*, 1989). Busing (1991) montre que la répartition spatiale simulée par un modèle arbre dépendant des distances dont les équations de croissance sont issues des modèles de trouées présente des agrégats de taille supérieure à la taille des placettes des modèles de trouées. Il en conclut que ces dernières ne peuvent pas être considérées comme indépendantes. De même des simulations avec des modèles de trouées spatialisés (tel que ZELIG) présentent des structures spatiales réalistes sur des distances supérieures à la taille de la placette (Weishampel *et al.*, 1992 ; Weishampel & Urban, 1996) : de tels résultats seraient impossibles à obtenir sous l'hypothèse d'indépendance des placettes.

Le chapitre est construit comme suit : dans un premier temps (paragraphe 2.1) la construction des bosquets sera présentée, ce qui implique deux étapes :

- définir une procédure pour répartir les arbres du peuplement dans des bosquets (§ 2.1.1),
- définir les variables d'état qui caractérisent un bosquet (§ 2.1.2).

Puis un critère d'indépendance de la croissance d'un bosquet vis-à-vis de ses voisins sera défini (paragraphe 2.2). Le découpage des parcelles de Paracou en bosquets sera alors effectué et analysé (paragraphe 2.3), ce qui aboutira à la construction d'un modèle de croissance de bosquets indépendants des distances. Dans un dernier temps (paragraphe 2.4) la démarche suivie sera approfondie : on montrera, en se basant essentiellement sur des simulations, que le critère d'indépendance choisi peut provoquer des artéfacts.

## 2.1 Définition d'un bosquet

Dans un premier temps les méthodes de découpage d'une parcelle en bosquets seront présentées, puis les variables descriptives d'un bosquet seront définies.

### 2.1.1 Méthodes de découpage des parcelles

Soit  $N$  le nombre d'arbres dans la parcelle et  $P$  le nombre de bosquets que l'on se fixe *a priori*. Un découpage est une application surjective :

$$\mathfrak{D} : \{1 \dots N\} \rightarrow \{1 \dots P\}$$

Comme l'ordre des arbres à l'intérieur d'un bosquet n'importe pas, le nombre  $u_N^P$  de découpages distincts vaut :

$$u_N^P = \frac{\Delta^P \text{Id}_0^{(N)}}{P!} = \sum_{i=0}^P \frac{(-1)^{P-i}}{i!(P-i)!} i^N \quad (2.1)$$

où  $\Delta$  est l'opérateur des différences finies tel que pour une suite  $(x_k)_{k \in \mathbb{N}}$  :

$$\begin{aligned} \Delta x_k &= x_{k+1} - x_k \\ \forall r \in \mathbb{N}^*, \Delta^r x_k &= \Delta^{r-1} \circ \Delta x_k = \Delta^{r-1} x_{k+1} - \Delta^{r-1} x_k \end{aligned}$$

et  $(\text{Id}_k^{(N)})_{k \in \mathbb{N}}$  est la suite d'entiers naturels définie par :

$$\text{Id}_k^{(N)} = k^N$$

*Démonstration :*  $u_N^P$  est le nombre de façons de partager un ensemble de  $N$  éléments en  $P$  parties non vides ( $P \leq N$ ). Raisonnons par récurrence :

- pour  $P = 1$ , il y a un seul découpage possible qui est l'ensemble tout entier. De même pour  $P = N$  il y a un seul partage possible, tel que chaque partie contient un seul élément de l'ensemble ;
- pour obtenir tous les partages distincts d'un ensemble de  $N$  éléments en  $P$  parties non vides, on peut procéder de la façon suivante :
  1. on partage l'ensemble des  $N - 1$  premiers éléments en  $P$  parties non vides, et pour chaque partage on rajoute le  $N^e$  élément dans l'une des  $P$  parties ; cela fournit  $P u_{N-1}^P$  possibilités ;

2. on partage l'ensemble des  $N - 1$  premiers éléments en  $P - 1$  parties non vides, et pour chaque partage on rajoute le  $N^e$  élément comme singleton qui constitue la  $P^e$  partie.

On obtient donc la relation de récurrence suivante :

$$\begin{cases} u_N^1 = u_N^N = 1 \\ u_N^P = Pu_{N-1}^P + u_{N-1}^{P-1} \end{cases}$$

Le passage de cette relation de récurrence à l'équation (2.1) est démontré dans Stevens (1937). La relation de récurrence montre également qu'un minorant de  $u_N^P$  est  $P^{N-P}$  (on obtient cette minoration en négligeant le terme  $u_{N-1}^{P-1}$  dans la relation de récurrence). ■

Le nombre  $u_N^P$  de découpages possibles est gigantesque (typiquement  $N \sim 4000$  et  $P \sim 100$ ). Néanmoins seule une petite partie d'entre eux nous intéresse, si l'on respecte la contrainte de voisinage spatial de deux arbres d'un même bosquet.

Étant donné un critère d'indépendance  $c$  des bosquets (tel que  $c = 0$  lorsque les bosquets sont indépendants), la question posée se ramène à un problème d'optimisation : il s'agit de déterminer le découpage  $\mathfrak{D}$  qui minimise  $|c|$ . Même si l'on pourrait envisager d'explorer une partie des découpages possibles en utilisant des algorithmes tels que recuit simulé ou algorithmes génétiques, on a préféré se limiter à quelques méthodes de découpage.

### Algorithme de découpage en bosquets

Les méthodes de découpage sélectionnées fonctionnent toutes en deux temps :

1. des graines (ou germes) sont choisies en nombre  $P$  ; ce sont :
  - soit les  $P$  arbres dont le diamètre se rapproche le plus d'un diamètre cible  $D_c$  ; les diamètres cibles qui ont été essayés sont  $D_c = +\infty$  (les graines sont les  $P$  plus gros arbres), 20 cm (petits arbres), 30 cm (arbres moyens) ;
  - soit  $P$  arbres pris au hasard ;
2. les arbres sont rattachés aux graines, selon leur proximité ou selon leur dépendance hiérarchique.

Dans la mesure où les bosquets sont construits en rattachant les arbres à des graines (qui sont eux-mêmes des arbres), on peut identifier les bosquets à leur graine. Soient  $n_j \in \{1 \dots N\}$ ,  $j = 1 \dots P$ , les indices des  $P$  graines. Un découpage  $\mathfrak{D}$  peut alors être vu comme une application  $\mathfrak{D} : \{1 \dots N\} \rightarrow \{n_1, n_2, \dots, n_P\}$  telle que  $\mathfrak{D}(n_j) = n_j$ .

Le rattachement d'un arbre à une graine nécessite de définir un indice de distance, noté  $d$ , entre deux arbres. En pratique deux indices de distance ont été utilisés :

1. la distance euclidienne usuelle  $d_e$  dans le plan,
2. un indice  $d_p$  correspondant à la distance euclidienne pondérée par le diamètre des arbres :

$$d_p(i, j) = \frac{d_e(i, j)}{D_i + D_j}$$

où  $D_i$  est le diamètre de l'arbre  $i$ .

Pour tenir compte des effets de bord, la parcelle est considérée comme un tore comme au chapitre 1 (cf. figure 1.12 p.41). Cette correction est envisageable lorsque la taille du système est grande vis-à-vis de la portée des corrélations spatiales et donc n'introduit pas de perturbations. En pratique on vérifiera que les corrélations spatiales sont toujours à peu près nulles à des distances de l'ordre d'une demi-parcelle.

Rattachement par proximité signifie alors :

$$\mathfrak{D}(i) = n_j \Leftrightarrow d(i, n_j) = \min_{k=1 \dots P} d(i, n_k)$$

Autrement dit : un arbre est rattaché à la graine la plus proche (au sens de la distance  $d$ ). L'application  $\mathfrak{D}$  est définie à condition qu'aucun arbre ne soit équidistant de deux graines (ou plus). En pratique cet événement ne se produit guère. Le rattachement par proximité avec la distance euclidienne revient à faire un pavage de Voronoï autour des graines (Chertov *et al.*, 1999, p.47 ; Green & Sibson, 1978 ; Mead, 1966 ; Mercier, 1997 ; Møller, 1998 ; Okabe *et al.*, 1992 ; d'autres méthodes de pavage du plan autour de graines sont présentées dans Lyambabaje, 1992).

Le rattachement par dépendance hiérarchique sous-entend qu'il existe une hiérarchie entre les arbres. La hiérarchie suivante a été utilisée : le supérieur hiérarchique  $\mathcal{S}(i)$  d'un arbre  $i$  est son plus proche voisin qui est plus gros que lui, c'est-à-dire :

$$j = \mathcal{S}(i) \Leftrightarrow d(i, j) = \min \{d(i, k) \mid k \in \{1 \dots N\} \text{ et } D_k > D_i\}$$

où  $D_i$  est le diamètre de l'arbre  $i$  et  $d$  est comme précédemment un indice de distance. Sous la même restriction que précédemment, un arbre a un unique supérieur hiérarchique, excepté le plus gros arbre de la parcelle qui n'en a pas (figure 2.1). Rattachement par dépendance hiérarchique signifie alors :

$$\mathfrak{D}(i) = n_j \Leftrightarrow \exists p \geq 0 \text{ tel que } \begin{cases} n_j = \mathcal{S}^p(i) = \underbrace{\mathcal{S} \circ \dots \circ \mathcal{S}}_{p \text{ fois}}(i) \\ \forall k, 0 \leq k < p, \mathcal{S}^k(i) \notin \{n_1, \dots, n_P\} \end{cases} \quad (2.2)$$

Autrement dit : un arbre est rattaché à la première graine rencontrée quand on remonte sa hiérarchie. Le rattachement par dépendance hiérarchique est défini si et seulement si le plus gros arbre de la parcelle fait partie des graines.

*Démonstration* : soit  $n_G \in \{1 \dots N\}$  l'indice du plus gros arbre de la parcelle. Soit (i) la proposition :  $\mathfrak{D}$  définie par (2.2) est une application de  $\{1 \dots N\}$  dans  $\{n_1, n_2, \dots, n_P\}$  telle que  $\mathfrak{D}(n_j) = n_j$ , et (ii) la proposition :  $n_G \in \{n_1, \dots, n_P\}$ . Il s'agit de montrer que (i)  $\Leftrightarrow$  (ii).

Montrons d'abord que  $\lceil(ii) \Rightarrow \lceil(i)$ . Si  $n_G \notin \{n_1, \dots, n_P\}$ ,  $n_G$  n'a pas d'image par  $\mathfrak{D}$  puisque  $n_G$  n'a pas de supérieur hiérarchique et  $\mathcal{S}^0(n_G) = n_G \notin \{n_1, \dots, n_P\}$ .

Montrons à présent que (ii)  $\Rightarrow$  (i). Le plus gros arbre de la parcelle est au sommet de la hiérarchie, donc  $\forall i \in \{1 \dots N\}$ ,  $\exists m \geq 0$ ,  $\mathcal{S}^m(i) = n_G$ . Comme de plus  $n_G \in \{n_1, \dots, n_P\}$ , l'ensemble  $\{m \geq 0 : \mathcal{S}^m(i) \in \{n_1, \dots, n_P\}\}$  n'est pas vide. Cet ensemble admet donc un minimum unique, que l'on note  $p$ , et on vérifie immédiatement que  $\mathfrak{D}(i) = \mathcal{S}^p(i)$ . Par ailleurs  $\mathfrak{D}(n_j) = n_j$  puisque  $n_j = \mathcal{S}^0(n_j)$ . ■

Le rattachement par dépendance hiérarchique n'a toutefois d'intérêt que lorsque les graines sont les  $P$  plus gros arbres ( $D_c = +\infty$ ). Autrement on peut se retrouver avec des bosquets réduits à leur graine, tandis que d'autres bosquets sont démesurément étendus. Dans le cas où les graines sont les  $P$  plus gros arbres, le découpage par rattachement hiérarchique revient à couper la hiérarchie à un diamètre seuil (qui est le plus petit diamètre des  $P$  plus gros arbres) (cf. figure 2.1).

En croisant les quatre méthodes de choix des graines, les deux indices de distance et les deux méthodes de rattachement des arbres aux graines, on obtient 10 méthodes de découpage, parmi lesquelles 7 ont été évaluées (tableau 2.1). Les méthodes 1 à 4 sont illustrées sur la figure 2.2, pour la parcelle 1 de Paracou en 1984. Cette parcelle a la particularité que le plus gros arbre de la parcelle se situe dans une zone de forte densité en gros arbres. Il apparaît sur la figure 2.2 qu'avec la métrique euclidienne le plus gros arbre de la parcelle appartient à un petit bosquet, tandis qu'avec la métrique pondérée

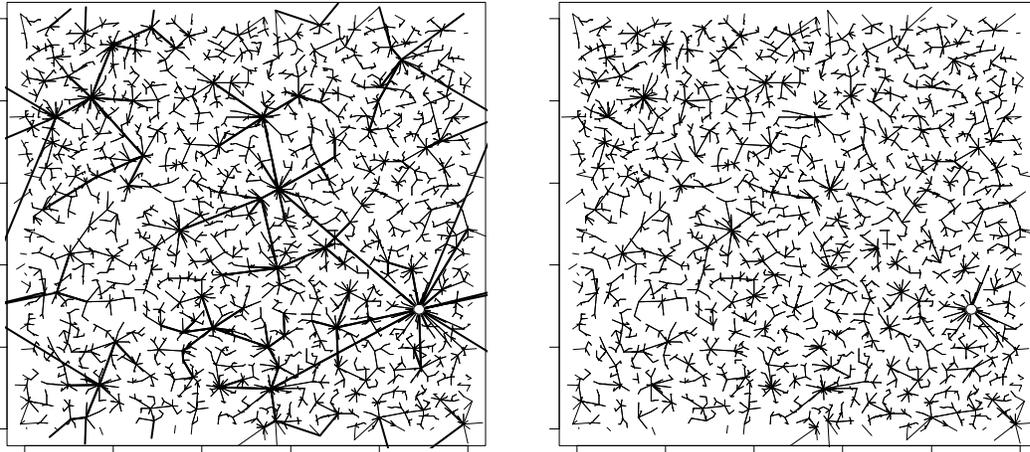


FIG. 2.1: *Graphe de la hiérarchie des arbres sur la parcelle 1 de Paracou en 1984, avec l'indice de distance pondérée par le diamètre des arbres. (a) Chaque arbre est relié à son supérieur hiérarchique, excepté le plus gros arbre de la parcelle (indiqué par le symbole  $\circ$ ): — lien reliant un arbre de diamètre inférieur à 55 cm à son supérieur hiérarchique; — idem mais pour les arbres de diamètre supérieur à 55 cm. (b) La hiérarchie est coupée au niveau des arbres de diamètre 55 cm; un ensemble d'arbres reliés entre eux constitue un bosquet. La parcelle est considérée comme un tore.*

par le diamètre il appartient à un grand bosquet. La métrique euclidienne donne ainsi des bosquets dont la taille reflète la densité des graines, tandis que la métrique pondérée par le diamètre donne des bosquets dont la taille reflète la taille de la graine. La deuxième métrique semble donc préférable, dans la mesure où un arbre a une aire d'influence d'autant plus étendue qu'il est gros et n'a pas de concurrents proches aussi gros que lui.

### Nombre de bosquets et surface moyenne

Le nombre  $P$  de bosquets est fixé *avant* le découpage. Afin de pouvoir comparer les méthodes entre elles, on utilise dans les sept cas, et pour une parcelle donnée, la même série de valeurs pour le nombre  $P$  de bosquets. Afin de pouvoir comparer les 12 parcelles de Paracou entre elles alors qu'elles n'ont pas le même effectif total, on établit par ailleurs une correspondance (notée  $\Upsilon$ ) entre  $P$  et un diamètre seuil  $D_s$  de la façon suivante : le nombre d'arbres de diamètre supérieur ou égal à  $D_s$  est égal à  $P$ , c'est-à-dire :

$$P = \Upsilon(D_s) = N [1 - \hat{F}(D_s)] \quad (2.3)$$

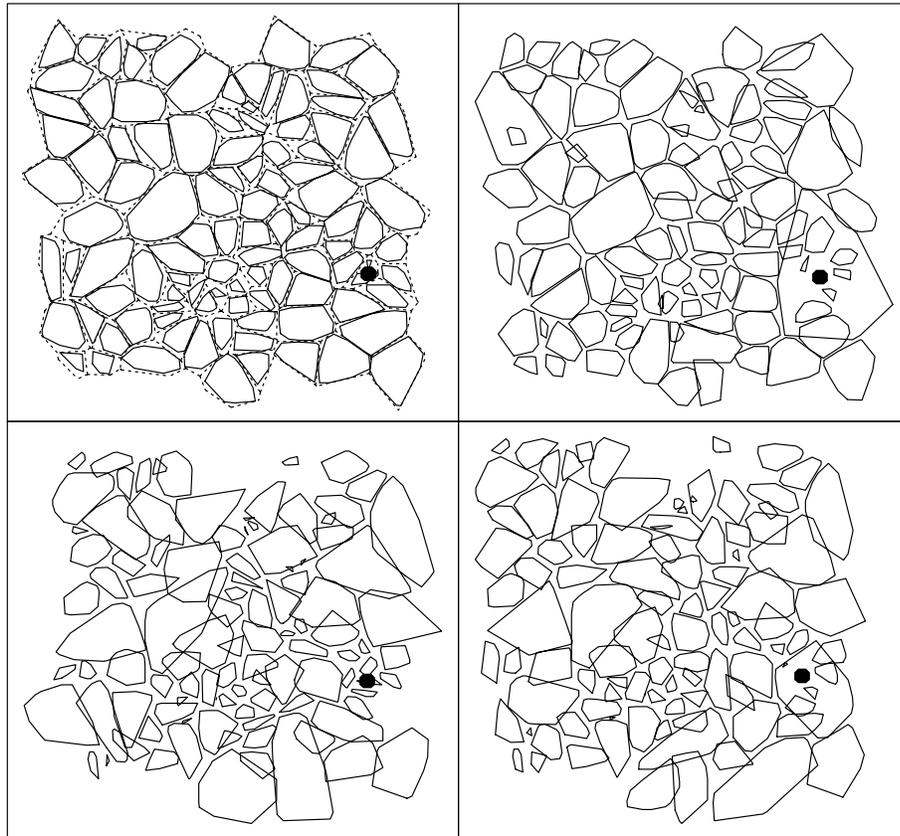


FIG. 2.2: *Enveloppe convexe des bosquets, pour les quatre méthodes de rattachement des arbres autour des gros arbres ( $D \geq 55$  cm) sur la parcelle 1 de Paracou en 1984 : (a) méthode par proximité avec distance euclidienne ; ... pavage de Voronoï autour des gros arbres ; (b) méthode par proximité avec distance euclidienne pondérée ; (c) méthode par hiérarchie avec distance euclidienne ; (d) méthode par hiérarchie avec distance euclidienne pondérée. Le point ● indique le plus gros arbre de la parcelle.*

TAB. 2.1: Méthodes de découpage d'une parcelle en groupes d'arbres. Les méthodes qui ont été évaluées sont numérotées de 1 à 7; « × » indique une méthode qui n'est pas définie.

Méthode de rattachement	Graines			
	gros arbres ( $D_c = \infty$ )	arbres moyens ( $D_c = 30$ cm)	petits arbres ( $D_c = 20$ cm)	arbres pris au hasard
par proximité				
indice $d_e$	1	-	-	-
indice $d_p$	2	5	6	7
par hiérarchie				
indice $d_e$	3	×	×	×
indice $d_p$	4	×	×	×

où  $\hat{F}$  est la fonction de répartition empirique des diamètres. Cette correspondance, qui dépend *via*  $\hat{F}$  de la parcelle sur laquelle elle est établie, est illustrée sur la figure 2.3. Par la suite on quantifiera le nombre de groupes d'arbres par  $D_s$  plutôt que par  $P$ .

Lorsque les graines sont les  $P$  plus gros arbres ( $D_c = +\infty$ ),  $D_s$  est le diamètre seuil au-delà duquel un arbre est une graine.

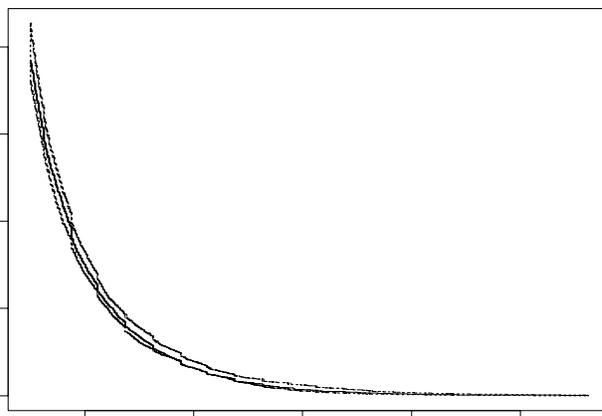


FIG. 2.3: Relation  $\Upsilon$  entre le diamètre seuil  $D_s$  et le nombre  $P$  de bosquets : —  $\Upsilon$  pour la parcelle 1 de Paracou en 1984;  $\cdots$  enveloppe des courbes des 12 parcelles de Paracou en 1984.

Pour une parcelle découpée en  $P$  bosquets, la surface moyenne des bosquets est :  $\nu(\mathcal{A})/P = \nu(\mathcal{A})/\Upsilon(D_s)$ . On peut donc faire correspondre la sur-

face moyenne des bosquets et le diamètre seuil des graines choisies comme les  $P$  plus gros arbres. Pour une taille moyenne de 1/12 ha par exemple, qui est la taille des placettes dans bon nombre de modèles de trouées (cf. tableau A.3 p.275), on trouve en moyenne sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984 :  $D_s = 61,4$  cm (minimum : 57,3 cm ; maximum : 67,8 cm).

### 2.1.2 Variables d'état d'un bosquet

Lorsque le nombre  $P$  de bosquets est égal au nombre  $N$  d'arbres, c'est-à-dire que tous les arbres sont des graines, alors  $\mathfrak{D}$  est l'identité. Au contraire lorsque  $P = 1$ , tous les arbres sont dans le même bosquet, c'est-à-dire que le bosquet est le peuplement tout entier. La croissance de  $P$  de 1 à  $N$  correspond donc à un passage du peuplement à l'arbre, et on recherche des variables d'état du bosquet qui puissent être aussi bien des variables individuelles que des variables globales du peuplement.

Un bosquet, tout comme un peuplement (cf. annexe A), peut par ailleurs être décrit à différents niveaux :

- au niveau individuel : si  $\mathbf{x}$  est le vecteur d'état d'un arbre, le bosquet  $j \in \{1 \dots P\}$  peut être décrit au niveau individuel par la collection :

$$\{\mathbf{x}_i, i \in \mathfrak{D}^{-1}(j)\}$$

- au niveau de la distribution : le bosquet peut être décrit par la distribution  $f(\mathbf{x})$  telle que  $f(\mathbf{x}) d\mathbf{x}$  est le nombre d'arbres dans le bosquet qui ont la caractéristique  $\mathbf{x}$  à  $d\mathbf{x}$  près ;
- au niveau global : le bosquet est décrit par un ou plusieurs moments de la distribution  $f$ .

Par la suite on ne considérera que deux variables caractéristique de l'arbre : sa surface terrière  $B = \frac{\pi}{4}D^2$  et ses coordonnées spatiales  $\mathbf{q}$ . La description individuelle du bosquet n'offre guère d'intérêt, car on reste au niveau de l'arbre. Voyons donc comment *agréger* chacune des deux variables caractéristique d'un arbre en une variables de bosquet. D'autres variables d'état (globales) d'un bosquet peuvent également être définies :

- son effectif  $Y_j = \text{Card}\mathfrak{D}^{-1}(j)$ ,
- sa surface.

### Agrégation de la surface terrière

La surface terrière des arbres d'un bosquet peut être résumée par une distribution ou par une variable globale telle que la surface terrière moyenne.

**Agrégation en une distribution.** Plutôt que les surfaces terrières, on considère (dans ce paragraphe uniquement) les diamètres car les distributions diamétriques sont plus couramment utilisées en modélisation forestière que les distributions en surface terrière. Néanmoins le raisonnement reste le même qu'il s'agisse de  $D$  ou de  $\frac{\pi}{4}D^2$ .

Le diamètre est discrétisé en  $Q$  classes de diamètre qui couvrent  $\mathbb{R}^+$ , et chaque bosquet est décrit par un vecteur  $\mathbf{f} = (f_1, \dots, f_Q)$  tel que  $f_i$  est la proportion d'arbres du bosquet qui appartiennent à la  $i^{\text{e}}$  classe de diamètre. Comme  $\sum_{i=1}^Q f_i = 1$ , chaque bosquet est représenté par un point dans le simplexe  $x_1 + \dots + x_Q = 1$ ,  $0 \leq x_i \leq 1$  de  $(\mathbb{R}^+)^Q$ .

Smith & Urban (1988) décrivent ainsi chaque placette du modèle de trouées ZELIG par une distribution en cinq classes de diamètre, et montrent que cette distribution parcourt un cycle qui représente le cycle sylvigénétique simulée par les modèles de trouées (cf. annexe A).

Lorsque  $Q = 3$  classes de diamètre, le vecteur  $\mathbf{f}$  peut être représenté sur un triangle dont chaque sommet correspond à une classe de diamètre (cf. figure 2.4). Intéressons-nous à l'évolution de  $\mathbf{f}$  lorsque le nombre  $P$  de bosquets décroît de  $N$  à 1. Comme chaque arbre se répartit dans l'une des classes de diamètre, lorsque les arbres sont les bosquets ( $P = N$ ),  $\mathbf{f}$  ne peut prendre que l'une des valeurs  $(1, 0, 0)$  (petit arbre),  $(0, 1, 0)$  (arbre moyen) ou  $(0, 0, 1)$  (gros arbre). L'ensemble des bosquets projeté sur le triangle  $x_1 + x_2 + x_3 = 1$ ,  $0 \leq x_i \leq 1$  a alors l'allure représentée sur la figure 2.4a. Lorsque le peuplement forme un seul bosquet ( $P = 1$ ), il n'y a qu'un seul point sur le triangle. Si l'on choisit les bornes des classes de diamètre de sorte qu'il y ait autant d'arbres du peuplement dans chaque classe, alors cet unique  $\mathbf{f}$  vaut  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$  (cf. figure 2.4c). Dans les cas intermédiaires ( $1 < P < N$ ), les points occupent plus ou moins l'intérieur du triangle (figure 2.4b).

L'espace occupé à l'intérieur du triangle est une mesure de la diversité des bosquets. On peut la quantifier de deux façons :

1. en mesurant la surface (notée  $\nu$ ) de l'enveloppe convexe des points (représentée en pointillé sur la figure 2.4b) ;
2. en comptant le nombre (noté  $Y_{\text{dis}}$ ) de points distincts.

Par ailleurs il faut tenir compte de la variation du nombre  $P$  de bosquets (c'est-à-dire de points dans le triangle) : une surface de 0,3 n'a pas la même

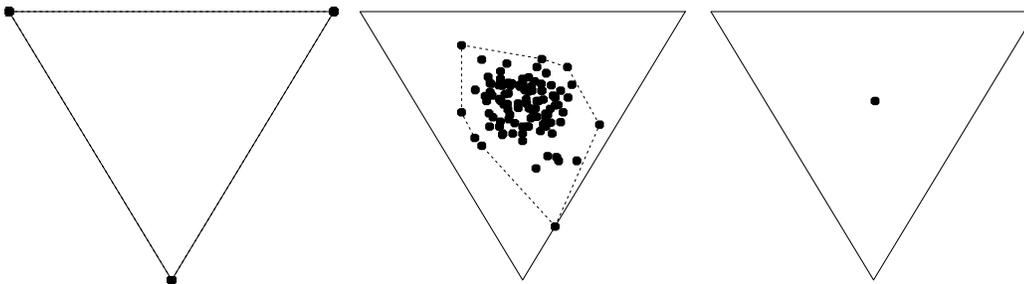


FIG. 2.4: *Représentation des bosquets sur le triangle  $x_1 + x_2 + x_3 = 1$ ,  $0 \leq x_i \leq 1$ , pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 avec un découpage par proximité et avec la métrique euclidienne autour des plus gros arbres. Chaque bosquet est décrit un vecteur qui donne la proportion d'arbres dans les trois classes de diamètre:  $[10 \text{ cm} ; 14 \text{ cm}[$ ,  $[14 \text{ cm} ; 22,1 \text{ cm}[$ ,  $[22,1 \text{ cm} ; +\infty[$ . Les bornes des classes sont déterminées de manière à ce qu'il y ait autant d'arbres de la parcelle dans chaque classe. (a) Les graines sont les arbres de diamètre supérieur à 10 cm ( $P = N$ ). (b) Les graines sont les arbres de diamètre supérieur à 55 cm ( $P = 104$ );  $\cdots$ : enveloppe convexe de l'ensemble des points. (c) La graine est le plus gros arbre de la parcelle ( $P = 1$ ).*

signification s'il s'agit de la surface de l'enveloppe convexe de 15 points ou de 1500 points; de même 15 points distincts n'a pas la même signification s'il y a 15 points en tout ou s'il y en a 1500. On considère donc également comme mesure de la diversité des bosquets les nombres :

1. l'inverse  $\nu/P$  de la densité de points,
2. l'inverse  $Y_{\text{dis}}/P$  du nombre moyen de points superposés.

La figure 2.5 illustre la dépendance de ces quatre mesures vis-à-vis du diamètre minimum  $D_s$  des graines, pour un découpage par proximité et avec la métrique euclidienne autour des plus gros arbres sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984. Le nombre de points distincts, initialement égal à 3 pour  $D_s = 10 \text{ cm}$ , passe par un maximum pour  $D_s \sim 40 \text{ cm}$ , puis redécroit jusqu'à 1 lorsque  $D_s$  est égal au diamètre maximal de la parcelle. Si l'on relativise par rapport au nombre total  $P$  de points, on obtient une courbe croissante de  $3/N$  à 1, avec un brusque saut au voisinage de  $D_s \sim 40 \text{ cm}$ .

Le seuil  $D_s \sim 40 \text{ cm}$  se retrouve également quand on mesure la surface occupée par les points représentatifs des bosquets: la surface de l'enveloppe convexe des points est égal à la surface du triangle pour  $D_s = 10 \text{ cm}$  et

décroît jusqu'à zéro pour  $D_s$  égal au diamètre maximal, avec une décroissance maximale autour de  $D_s \sim 40$  cm. Lorsque l'on relativise par rapport au nombre total  $P$  de points, la surface moyenne par point démarre à  $\sqrt{3}/4N$ , passe par un maximum pour  $D_s \sim 40$  cm, puis redécroît jusqu'à zéro lorsque  $D_s$  est égal au diamètre maximal.

La même analyse a été conduite en découpant le diamètre en  $Q = 5$  classes, ou en changeant les bornes des classes de diamètre (en gardant  $Q = 3$ ). Les courbes obtenues ont la même allure que celles représentées sur la figure 2.5. En fin de compte, le contraste entre les bosquets lorsqu'ils sont décrits par une distribution en classes de diamètre est maximum pour un diamètre seuil des graines voisin de 40 cm. En-deçà les bosquets tendent à être décrits par une seule classe de diamètre ; au-delà ils tendent à être décrit par une même distribution qui est celle du peuplement dans son ensemble.

**Agrégation en une variable globale.** Les variables agrégées peuvent être :

1. la surface terrière totale :

$$B_j^{\text{tot}} = \sum_{i \in \mathcal{D}^{-1}(j)} B_i$$

2. la surface terrière moyenne :

$$\bar{B}_j = \frac{B_j^{\text{tot}}}{Y_j} \tag{2.4}$$

où  $Y_j$  est l'effectif du bosquet  $j$ .

La surface terrière totale  $B^{\text{tot}}$  a l'inconvénient de refléter à la fois la surface terrière par unité de surface (ou la surface terrière moyenne) et la surface (ou l'effectif) du bosquet. Or pour un processus ponctuel marqué défini en deux temps par :

1. les points sont placés suivant un processus de Poisson homogène,
2. puis le pavage de Voronoï correspondant à cette répartition spatiale est calculé, et la marque associée à chaque point est la surface de son polygone de Voronoï,

on observe une autocorrélation spatiale négative des marques à courtes distances (cf. annexe B, § B.3 p.334), alors même qu'aucune structure n'est définie. En raisonnant sur la surface terrière totale  $B^{\text{tot}}$ , on risque de n'observer que cet artéfact. On retiendra en fin de compte la description d'un groupe d'arbres par sa surface terrière moyenne  $\bar{B}$ .

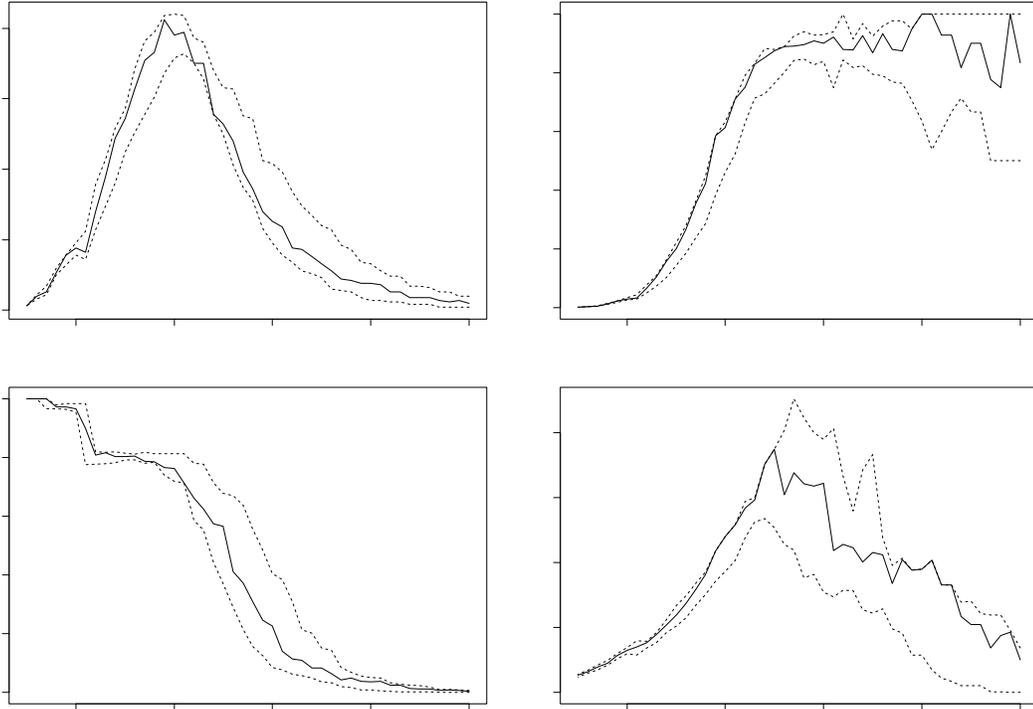


FIG. 2.5: Quatre mesures de la diversité des bosquets décrits par leur distribution diamétrique :  $Y_{dis}$  : nombre de points distincts ;  $Y_{dis}/P$  : inverse du nombre moyen de points superposés ;  $\nu$  : surface de l'enveloppe convexe des points ;  $\nu/P$  : surface moyenne par point. — parcelle 1 en 1984 ;  $\cdots$  enveloppe des courbes pour les 12 parcelles en 1984. En abscisse : diamètre minimum  $D_s$  des graines =  $\Upsilon^{-1}(P)$ . Les bosquets sont obtenus par un découpage par proximité et avec la métrique euclidienne autour des plus gros arbres. Il y a trois classes de diamètre dont les bornes sont calculées pour chaque parcelle de manière à ce qu'il y ait autant d'arbres de la parcelle dans chaque classe.

### Agrégation des coordonnées spatiales

Le choix le plus naturel pour agréger les coordonnées spatiales est de définir la position  $\mathbf{Q}$  du bosquet comme le barycentre des positions des arbres qui le composent :

$$\mathbf{Q}_j = \frac{1}{Y_j} \sum_{i \in \mathfrak{D}^{-1}(j)} \mathbf{q}_i \quad (2.5)$$

Cependant, autant les arbres à l'échelle d'une parcelle peuvent être considérés comme des points, autant il est douteux de résumer la description spatiale d'un bosquet par la donnée d'un point  $\mathbf{Q}$ , sans extension spatiale.

Pour rester plus près de l'idée un arbre = un point, on pourrait imaginer de garder la description individuelle du bosquet pour les variables d'espace uniquement, et de *désagréger* les autres variables descriptives du bosquet :

1. en redistribuant la variable moyenne entre les arbres du bosquet ; le bosquet  $j$  est alors décrit par une collection  $\{(\mathbf{q}_i^*, B_i^*), i \in \mathfrak{D}^{-1}(j)\}$  avec :

$$\mathbf{q}_i^* = \mathbf{q}_i \quad \text{et} \quad B_i^* = \bar{B}_j$$

où  $\bar{B}_j$  est la surface terrière moyenne du bosquet (définie par l'équation 2.4) ;

2. en permutant au hasard la variable entre les arbres d'un même bosquet ; le bosquet  $j$  est alors décrit par une collection  $\{(\mathbf{q}_i^*, B_i^*), i \in \mathfrak{D}^{-1}(j)\}$  avec :

$$\mathbf{q}_i^* = \mathbf{q}_i \quad \text{et} \quad B_i^* = B_{\pi(i)}$$

où  $\pi : \mathfrak{D}^{-1}(j) \rightarrow \mathfrak{D}^{-1}(j)$  est une permutation aléatoire des indices des arbres du bosquet  $j$ .

La première de ces méthodes induit une forte corrélation positive à grande échelle puisqu'à l'intérieur d'une placette tous les arbres ont la même surface terrière ; la seconde annule la corrélation à grande échelle. Pour peu que le découpage en bosquets ne corresponde pas aux limites des structures présentes sur la parcelle, ces méthodes aboutissent à une destruction de ces structures (sachant que les structures à grande échelle sont de toute manière détruites).

### Espace des phases d'un bosquet

Il nous paraît plus judicieux finalement de considérer les bosquets comme des unités ayant leurs caractéristiques et leur dynamique propres, sans redescendre à l'échelle de l'arbre. La description agrégée des groupes d'arbres

définie par les équations (2.4) pour la surface terrière et (2.5) pour la position spatiale a donc été adoptée, même si le résumé par un point d'un groupe d'arbres peut paraître artificiel. Un autre inconvénient de cette méthode est qu'il n'est pas possible de remonter des caractéristiques agrégées des bosquets à celles des arbres : toute interaction détectée entre bosquets devra être interprétée en tant que telle, sans pouvoir faire d'interprétation au niveau de l'arbre.

## 2.2 Critère d'indépendance d'un bosquet vis-à-vis de ses voisins

La notion d'indépendance entre bosquets qui nous intéresse ici est relative à la modélisation de la dynamique du bosquet. Considérons un bosquet décrit par sa surface terrière moyenne  $\bar{B}$  et ses coordonnées spatiales  $\mathbf{Q}$ . Chaque bosquet  $i$  possède un voisinage spatial  $\vartheta(i)$  qui est l'ensemble des indices des bosquets qui interagissent avec lui. Un modèle de croissance de bosquet dépendant des distances s'écrit alors :

$$\frac{d\bar{B}_i}{dt} = a\left(\bar{B}_i, (\bar{B}_j)_{j \in \vartheta(i)}\right) + \varepsilon \quad (2.6)$$

où  $a$  est une fonction de croissance et  $\varepsilon$  un terme d'erreur. Si les bosquets n'interagissent pas entre eux, alors  $(\bar{B}_j)_{j \in \vartheta(i)}$  n'influence pas la croissance du bosquet  $i$  et on obtient un modèle indépendant des distances :

$$\frac{d\bar{B}_i}{dt} = a(\bar{B}_i) + \varepsilon$$

Les modèles indépendants des distances sont à tout point de vue plus simples que les modèles dépendants des distances, d'où l'intérêt de rechercher un découpage en bosquets indépendants.

Le modèle posé sous sa forme générale (2.6) laisse trop d'amplitude pour pouvoir être utile. Le plus souvent, la pertinence d'une variable explicative est évaluée (au moins dans un premier temps) grâce à un modèle linéaire qui s'écrirait ici :

$$\frac{d\bar{B}_i}{dt} = \alpha_0 + \alpha_1 \bar{B}_i + \sum_{j \in \vartheta(i)} \beta_j \bar{B}_j + \varepsilon \quad (2.7)$$

La notion d'indépendance entre bosquets pourrait donc être définie comme la nullité des coefficients  $\beta_j$  dans (2.7). Le problème ainsi posé est cependant encore trop général car la forme du voisinage  $\vartheta$  n'est pas connue *a priori*.

En considérant les surfaces terrières  $\bar{B}_j$  non plus comme les données certaines d'un modèle linéaire mais comme les variables aléatoires d'une régression, on va s'intéresser dorénavant à la covariance  $\text{Cov}(d\bar{B}_i/dt, \bar{B}_j)$ . Il serait plus juste de s'intéresser à la covariance entre  $\bar{B}_j$  et le résidu  $(d\bar{B}_i/dt) - \alpha_0 - \alpha_1 \bar{B}_i$ , car la variable  $\bar{B}_i$  pourrait masquer l'effet de  $\bar{B}_j$ . Néanmoins on ne s'intéresse dans un premier temps à  $\bar{B}_j$  comme variable explicative que si elle a un effet nettement perceptible sur  $\bar{B}_i$ .

La vitesse de croissance en surface terrière  $d\bar{B}/dt$  est approchée par l'accroissement annuel en surface terrière  $\Delta\bar{B}/\Delta t$  avec  $\Delta t = 1$  an. Le critère d'indépendance entre deux bosquets  $i$  et  $j$  est finalement :

$$\text{Cov}(\Delta\bar{B}_i, \bar{B}_j) = 0 \quad (2.8)$$

### 2.2.1 Cadre mathématique : variables régionalisées ou processus ponctuels ?

Précisons à présent le cadre mathématique dans lequel l'égalité (2.8) prend son sens. Le découpage de la parcelle en bosquets aboutit à un nuage de points  $(\mathbf{Q}_i)_{i=1\dots P}$  associé aux deux marques  $\bar{B}_i$  et  $\Delta\bar{B}_i$ . Quand on observe une parcelle, chaque bosquet est observé *une seule fois*. Dans ces conditions il n'est pas possible d'estimer  $\text{Cov}(\Delta\bar{B}_i, \bar{B}_j)$ . Les interactions entre bosquets sont donc supposées homogènes spatialement, de sorte que l'interaction entre deux bosquets  $i$  et  $j$  ne dépend que de la distance  $r = \|\mathbf{Q}_i - \mathbf{Q}_j\|$  entre eux. Dans ce cas  $\text{Cov}(\Delta\bar{B}_i, \bar{B}_j) = C(r)$  peut être estimé à partir de l'ensemble des couples de bosquets distants de  $r$ .

En faisant varier  $r$  les différentes échelles sont inspectées, ce qui permet par ailleurs de préciser la portée du voisinage d'interaction  $\vartheta$ .

Deux théories mathématiques fournissent un cadre au calcul de  $\text{Cov}(\Delta\bar{B}_i, \bar{B}_j)$  (Ripley, 1981) :

1. dans la théorie des *variables régionalisées* (Bouchon, 1979 ; Cressie, 1991), les marques  $\Delta\bar{B}$  et  $\bar{B}$  sont des variables aléatoires définies en tout point du plan. Le covariogramme  $\text{Cov}(\Delta\bar{B}_i, \bar{B}_j)$  se définit alors simplement comme la covariance entre deux variables aléatoires. Un nuage de points bimarqués  $\left\{ (\mathbf{Q}_i, \bar{B}_i, \Delta\bar{B}_i)_{i=1\dots P} \right\}$  s'interprète comme l'observation en  $P$  points des variables régionalisées, et il existe des estimateurs du covariogramme basés sur de telles observations (Cressie, 1991 ; Freycon & Sébastien, 1991) ;
2. dans la théorie des *processus ponctuels* (cf. annexe B), l'ensemble du nuage bimarqué  $\left\{ (\mathbf{Q}_i, \bar{B}_i, \Delta\bar{B}_i)_{i=1\dots P} \right\}$  constitue *une* réalisation d'un

processus ponctuel bimarqué. La covariance  $\text{Cov}(\Delta\bar{B}_i, \bar{B}_j)$  n'est définie que conditionnellement à la présence d'un bosquet en  $\mathbf{Q}_i$  et d'un autre en  $\mathbf{Q}_j$ .

La théorie des variables régionalisées n'est pas adaptée au cas présent car les bosquets sont positionnés ponctuellement et ne peuvent pas être considérés comme des observations ponctuelles d'une variable sous-jacente définie partout sur le plan. On considère donc désormais le découpage du peuplement en bosquets comme une réalisation d'un processus ponctuel bimarqué de marques  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ .

La fonction utilisée pour estimer la corrélation spatiale dans la théorie des processus ponctuels marqués est la densité produit de second ordre  $\rho_{mm}$  dont la définition et l'interprétation sont données en annexe B (§ B.1.3 p.316). En l'absence de corrélation spatiale,  $\rho_{mm}(r) = E(\bar{B}) E(\Delta\bar{B}) \rho(r)$  où  $E(m)$  est la valeur moyenne de la marque  $m$  et  $\rho$  est la densité produit de second ordre du processus ponctuel non marqué. La densité produit de second ordre  $\rho_{mm}$  peut être reliée au covariogramme  $C(r)$  conditionnel à la présence d'un bosquet en  $\mathbf{Q}_i$  et d'un autre en  $\mathbf{Q}_j$  (avec  $r = \|\mathbf{Q}_i - \mathbf{Q}_j\|$ ). On montre que (cf. annexe B, § B.3 p.331) :

$$\rho_{mm}(r) = \{C(r) + E(\bar{B}) E(\Delta\bar{B})\} \rho(r)$$

Ainsi l'absence de corrélation spatiale au sens des processus ponctuels correspond bien au critère (2.8) :  $C(r) = 0$ . En théorie des processus ponctuels, on parle d'*étiquetage aléatoire* plutôt que de corrélation spatiale nulle pour signifier que :  $C(r) = 0$  (ou indifféremment que  $\rho_{mm}(r) = E(\bar{B}) E(\Delta\bar{B}) \rho(r)$ ). C'est en effet une conséquence de l'indépendance du processus qui place les points et de celui qui leur affecte leurs marques.

### 2.2.2 Estimation du critère

Pour tester  $\rho_{mm}(r) = E(\bar{B}) E(\Delta\bar{B}) \rho(r)$  contre  $\rho_{mm}(r) \neq E(\bar{B}) E(\Delta\bar{B}) \rho(r)$ , on utilise plutôt une primitive de  $\rho_{mm}$  appelée la fonction  $K_{mm}$  de Ripley, définie par (Stoyan & Stoyan, 1994, p.303) :

$$K_{mm}(r) = \frac{1}{\lambda^2} \int_0^r \rho_{mm}(u) 2\pi u du$$

où  $\lambda$  est l'intensité du processus ponctuel. Nous avons utilisé l'estimateur  $\hat{K}_{mm}$  de  $K_{mm}$  proposé par Penttinen *et al.* (1992) : pour un nuage de points bimarqués  $\{(\mathbf{x}_i, z_i, z_i^*), i = 1 \dots N\}$  sur la zone  $\mathcal{A}$  du plan,

$$\hat{K}_{mm}(r) = \frac{\nu(\mathcal{A})}{N^2} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1, j \neq i}^N z_i z_j^* \frac{\mathbf{I}(0 < \|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\| \leq r)}{w(\mathbf{x}_i, \|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|)}$$

où  $w$  est défini au paragraphe 1.5.1 page 49.

Le test est construit par simulation de Monte-Carlo : les marques sont permutées aléatoirement un nombre élevé de fois en laissant les positions des points inchangées. On en déduit des enveloppes de confiance à un niveau  $\alpha$ . Si  $K_{mm}(r)$  se situe en dehors des enveloppes, l'hypothèse de non corrélation à l'échelle  $1/r$  est rejetée au seuil  $\alpha$ , au profit d'une corrélation positive à l'échelle  $1/r$  si  $K_{mm}(r)$  se trouve au-dessus de l'enveloppe supérieure ou d'une corrélation négative à l'échelle  $1/r$  si  $K_{mm}(r)$  se trouve au-dessous de l'enveloppe inférieure.

## 2.3 Découpage des parcelles de Paracou en bosquets

Dans cette partie les méthodes de découpage d'un peuplement en bosquets et d'estimation de la corrélation spatiale des marques définies dans la partie précédente sont mises en application sur les parcelles de Paracou. Dans un premier temps les sept découpages recensés dans le tableau 2.1 sont effectués sur chacune des 12 parcelles de Paracou et leur fonction  $K_{mm}$  de Ripley estimée. Puis un indice de dissimilarité entre découpages est défini et calculé afin d'évaluer les différences de découpage entre quatre des sept méthodes (§ 2.3.2). Enfin un modèle « naïf » de croissance de bosquet est construit (§ 2.3.3).

### 2.3.1 Fonctions $K_{mm}$ de Ripley

En résumé, la démarche est la suivante :

- choisir l'une des 12 parcelles de Paracou ; on s'est restreint à l'état des parcelles en 1984 (avant tout traitement) ;
- fixer un nombre  $P$  de bosquets ;
- effectuer le découpage selon l'une des sept méthodes recensées dans le tableau 2.1 ; on obtient alors un nuage de points bimarqués  $\{(\mathbf{Q}_i, \bar{B}_i, \Delta\bar{B}_i), i = 1 \dots P\}$  qui décrit l'ensemble des bosquets ;
- calculer la fonction  $K_{mm}$  de Ripley pour ce nuage de points bimarqués.

Sur chaque parcelle, les données nécessaires sont : les coordonnées spatiales  $\mathbf{q}$ , le diamètre  $D$  en 1984 et l'accroissement diamétrique annuel en 1984 de chaque arbre. L'accroissement diamétrique annuel en 1984 est obtenu

par lissage du diamètre sur la période 1984-1987, comme décrit au chapitre 1 (§ 1.2.1 p.25). Pour les arbres morts entre 1985 et 1987, l'accroissement diamétrique annuel est obtenu en lissant le diamètre de 1984 à leur mort.

Le nombre  $P$  de bosquets le plus pertinent n'est pas connu *a priori*. La démarche a donc été répétée pour différentes valeurs de  $P$ . En pratique on a pris :  $P = \Upsilon(D_s)$  avec  $D_s$  allant de 10 à 70 cm par pas de 2 cm (et  $\Upsilon$  est défini par l'équation 2.3). Comme  $\Upsilon$  varie d'une parcelle à l'autre, le nombre de bosquets n'est pas le même d'une parcelle à l'autre. Il nous semble toutefois plus pertinent de se baser sur des diamètres seuils communs que sur des nombres de bosquets communs pour comparer les parcelles entre elles, car les densités des parcelles ne sont pas égales.

L'enveloppe des fonctions  $K_{mm}$  de Ripley, permettant de dire si la fonction s'écarte significativement d'un étiquetage aléatoire, a été construite à partir de 100 permutations aléatoires des marques (en laissant la position des points inchangée).

La figure 2.6, par exemple, montre la fonction  $K_{mm}$  pour  $D_s = 10$  cm et pour la parcelle 1 de Paracou en 1984. Il n'est pas nécessaire de préciser la méthode de découpage lorsque  $D_s = 10$  cm, car elles sont alors toutes identiques :  $D_s = 10$  cm est en effet équivalent à « un bosquet = un arbre », c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'agrégation. En d'autres mots, fixer  $D_s = 10$  cm revient à travailler sur la répartition spatiale formée par tous les arbres de la parcelle.

La fonction  $K_{mm}$  de Ripley peut être résumée en ne retenant que l'information qualitative « à l'échelle  $1/r$  il y a corrélation positive », ou bien « il y a corrélation négative », ou bien « il n'y a pas de corrélation significativement non nulle » (cf. figure 2.6). Ces résumés qualitatifs sont représentés pour les parcelles 1 à 12 de Paracou, pour les différentes valeurs de  $D_s$  et pour les sept méthodes de découpage, sur les figures 2.7 à 2.13 :

Figure	Graine	Rattachement	Métrie
2.7	gros arbres	par proximité	euclidienne
2.8	gros arbres	par proximité	pondérée
2.9	gros arbres	par hiérarchie	euclidienne
2.10	gros arbres	par hiérarchie	pondérée
2.11	petits arbres	par proximité	pondérée
2.12	arbres moyens	par proximité	pondérée
2.13	arbres pris au hasard	par proximité	pondérée

Si on ne regarde pour l'instant que la ligne  $D_s = 10$  cm (tous les arbres de la parcelle) sur la figure 2.7 (ou de façon équivalente sur n'importe laquelle des figures) : on voit qu'il y a corrélation négative entre la surface terrière des arbres et son accroissement jusqu'à 30 m environ, sur toutes les parcelles

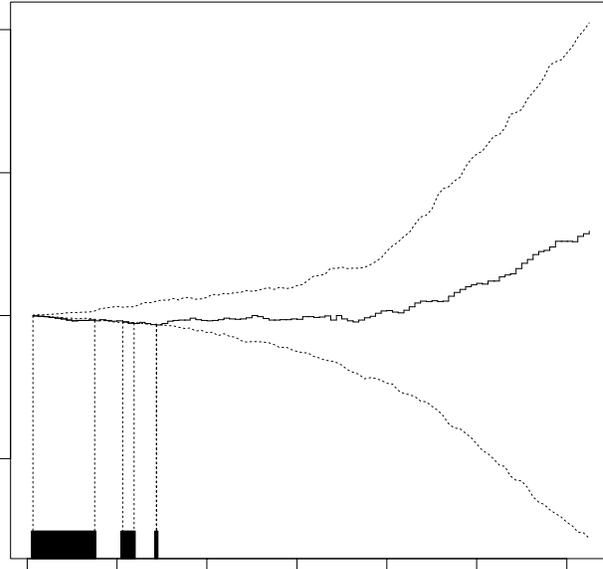


FIG. 2.6: *Fonction  $K_{mm}$  de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984, en prenant en compte tous les arbres de diamètre supérieur à 10 cm, les marques étant  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$  : —  $K_{mm}(r) - E(\bar{B})E(\Delta\bar{B})K(r)$  ; ... enveloppe de 100 permutations au hasard des marques. La bande sous-jacente indique à quelles échelles il y a corrélation négative (■) et positive (■).*

de Paracou. La question de savoir si l'on peut faire disparaître la corrélation négative en agrégeant les arbres en bosquets se pose donc réellement.

Si on compare à présent les sept figures dans leur ensemble, il apparaît que les quatre méthodes basées sur un découpage autour des plus gros arbres (figures 2.7 à 2.10) donnent des résultats semblables entre eux, et différents de ceux donnés par les trois autres méthodes (figures 2.11 à 2.13). Ainsi :

1. la corrélation spatiale est peu sensible à la méthode de rattachement des arbres aux graines ;
2. au contraire la corrélation spatiale est sensible au choix des graines.

Lorsque les groupes d'arbres sont construits autour des gros arbres (figures 2.7 à 2.10), la corrélation négative disparaît assez rapidement, mais laisse place à de la corrélation positive (pour  $D_s \geq 20$  cm). Au contraire lorsque les groupes d'arbres sont construits autour des petits (et même des moyens) arbres, la corrélation négative demeure. Lorsque l'on prend les graines

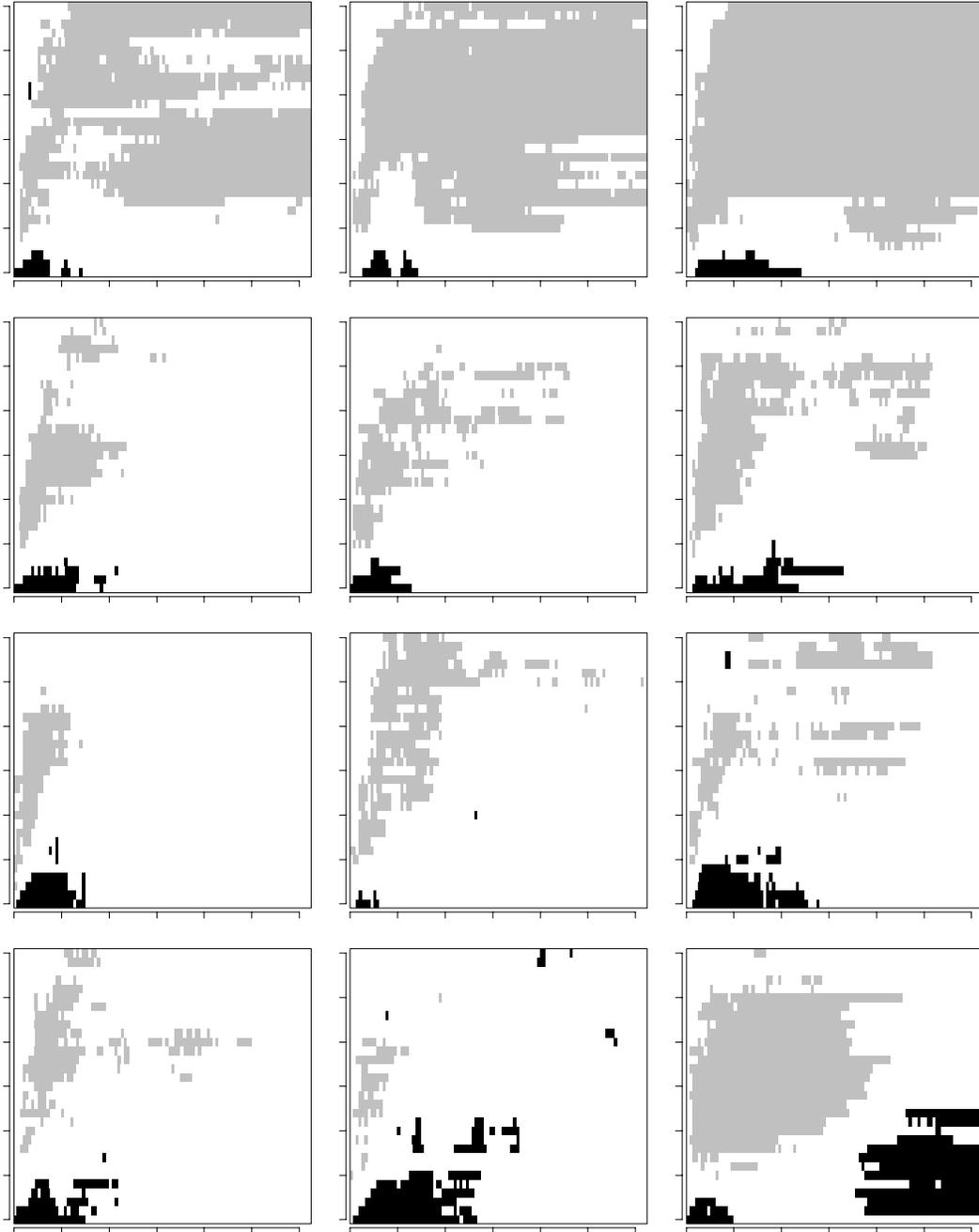


FIG. 2.7: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour des plus gros par proximité avec la distance euclidienne. Chaque graphe correspond à une parcelle de Paracou en 1984. L'axe des abscisse représente l'échelle; l'axe des ordonnées représente le nombre de groupes d'arbres, quantifié par  $D_s = \Upsilon^{-1}(P)$  (cf. figure 2.3). Chaque bande horizontale est le résumé d'une fonction  $K_{mm}$  de Ripley (cf. figure 2.6): ■ corrélation négative, ■ corrélation positive.

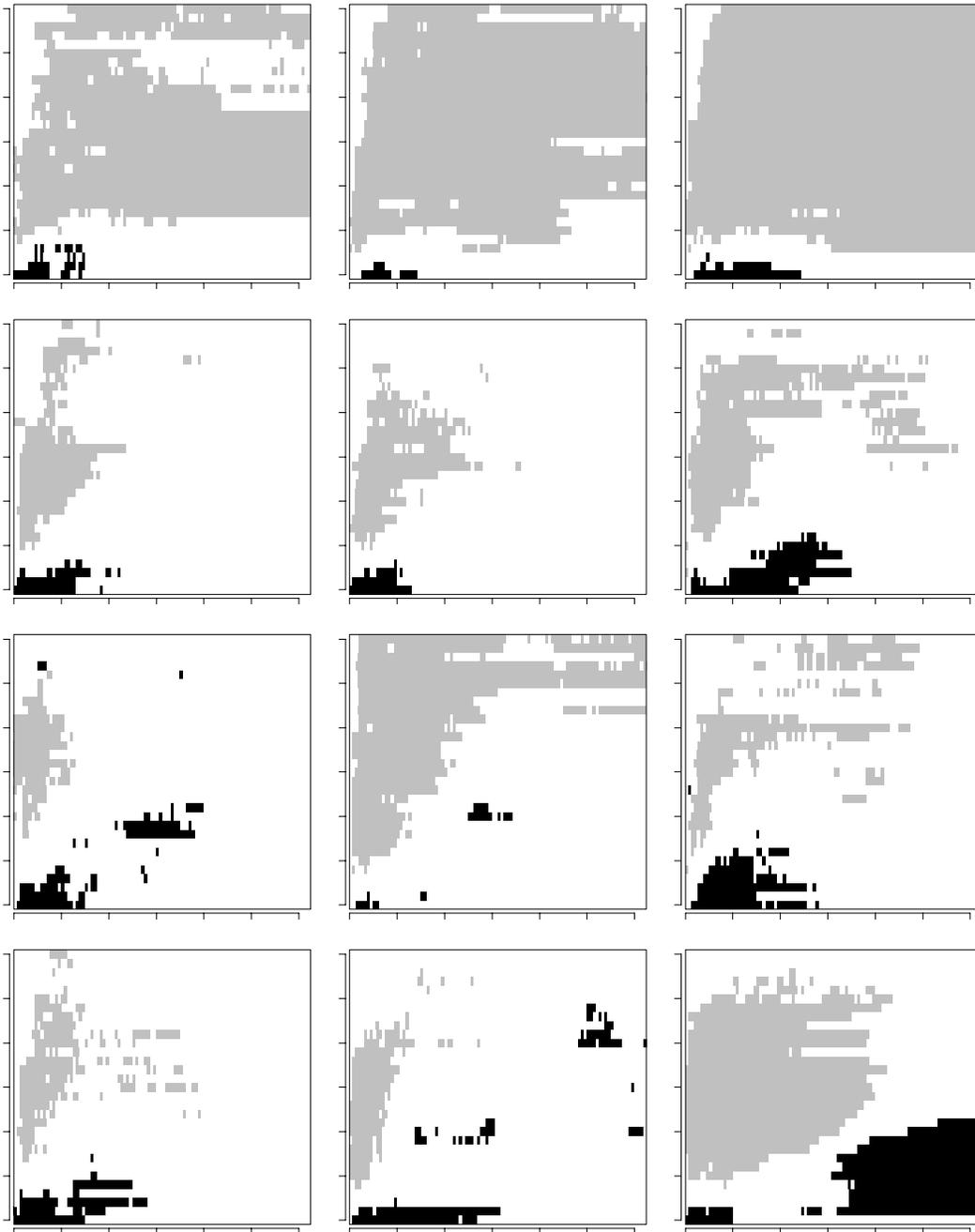


FIG. 2.8: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour des plus gros par proximité avec la distance pondérée. Pour la signification des axes et des couleurs, cf. figure 2.7.

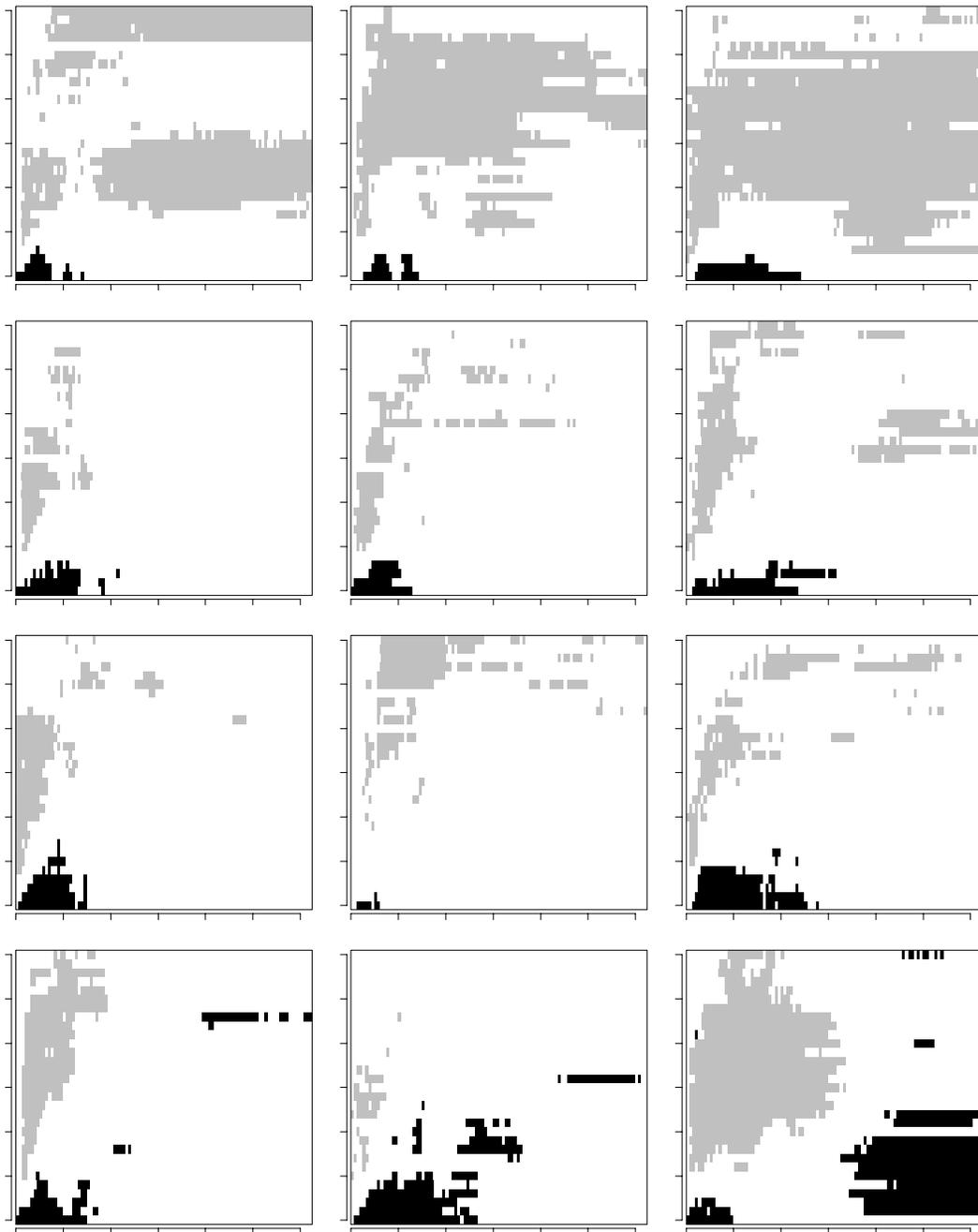


FIG. 2.9: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour des plus gros par hiérarchie avec la distance euclidienne. Pour la signification des axes et des couleurs, cf. figure 2.7.

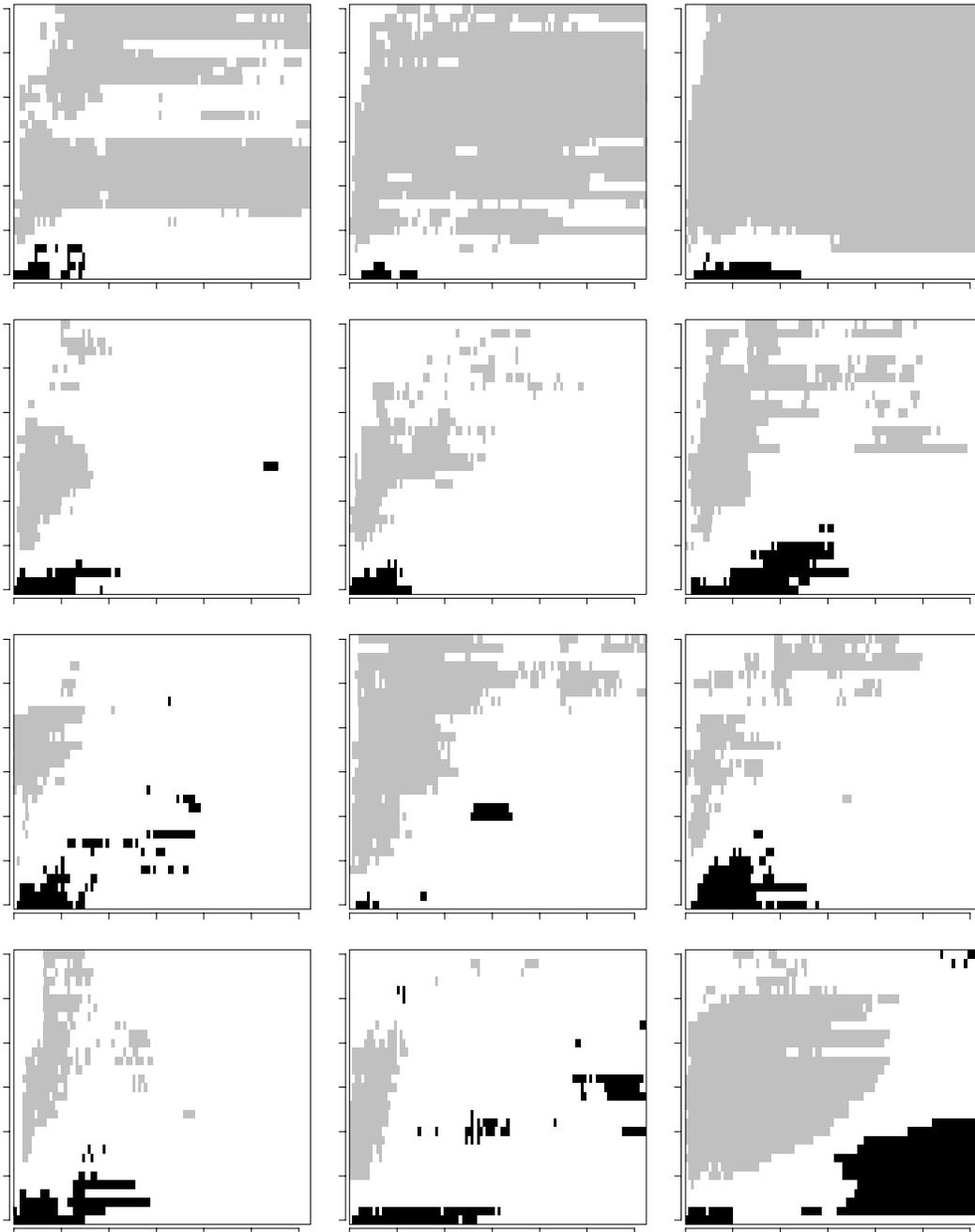


FIG. 2.10: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour des plus gros par hiérarchie avec la distance pondérée. Pour la signification des axes et des couleurs, cf. figure 2.7.

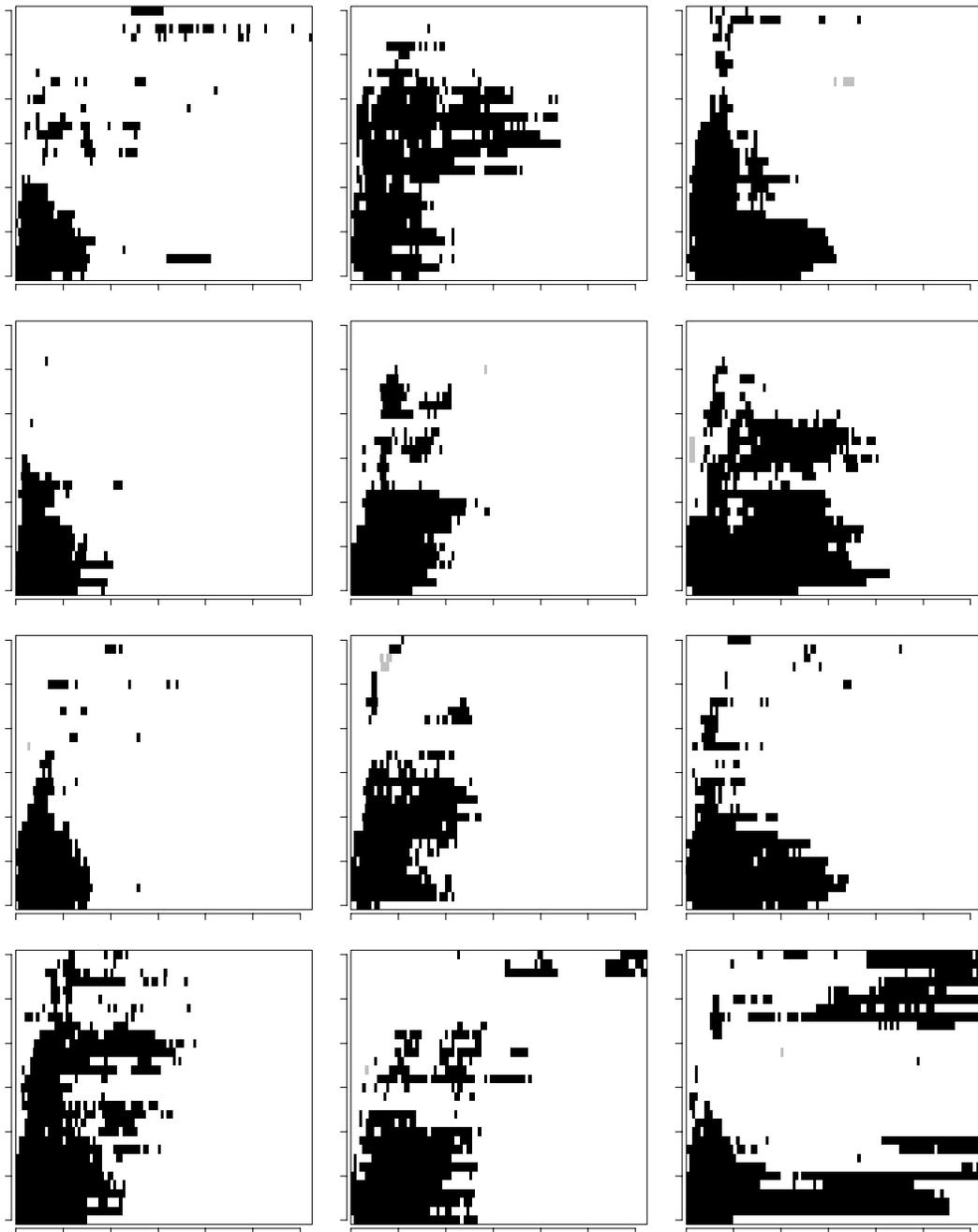


FIG. 2.11: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour des plus petits ( $D_c = 20$  cm) par proximité avec la distance pondérée. Pour la signification des axes et des couleurs, cf. figure 2.7.

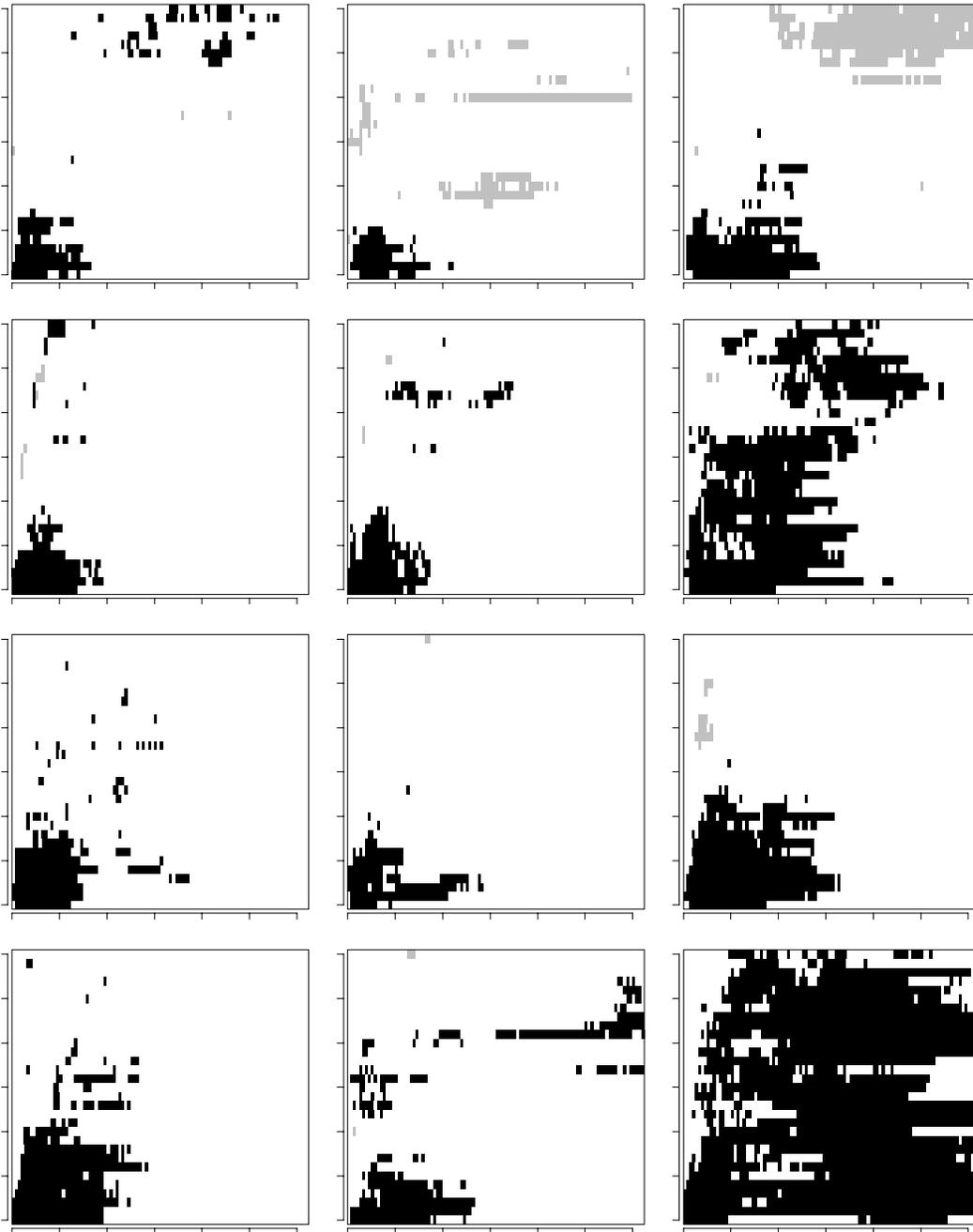


FIG. 2.12: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour des arbres moyens ( $D_c = 30$  cm) par proximité avec la distance pondérée. Pour la signification des axes et des couleurs, cf. figure 2.7.

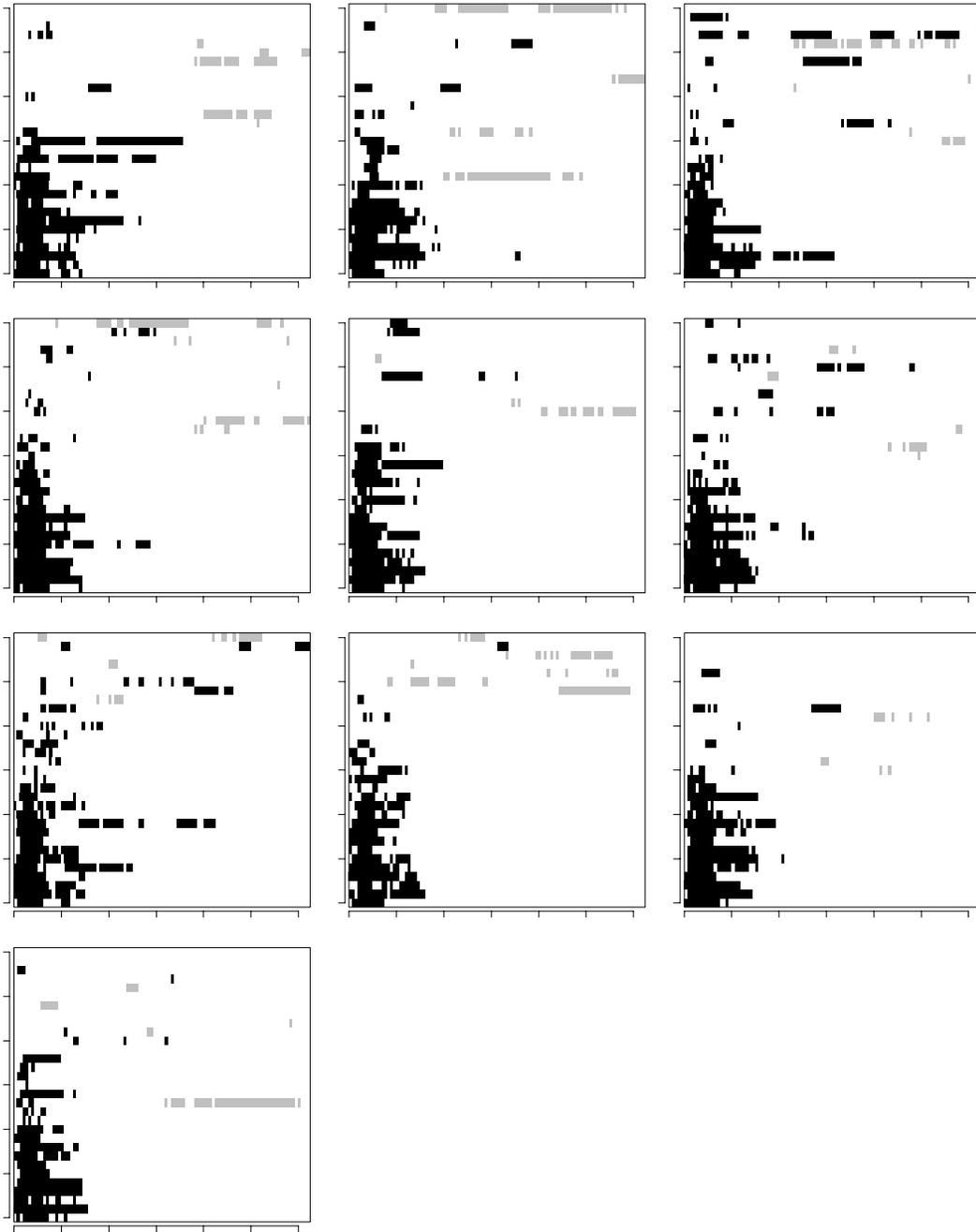


FIG. 2.13: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les bosquets avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Les arbres sont rattachés autour d'arbres pris au hasard par proximité avec la distance pondérée. Chaque graphe correspond à un tirage au hasard des germes sur la parcelle 1 de Paracou en 1984. Pour la signification des axes et des couleurs, cf. figure 2.7.

au hasard, la corrélation négative demeure également, ce qui du reste n'a rien d'étonnant dans la mesure où la plupart des arbres sont des petits arbres.

### 2.3.2 Écart entre les découpages

Dans la mesure où les quatre méthodes de rattachement des arbres aux graines donnent des résultats semblables lorsque les graines sont les  $P$  plus gros arbres, on peut se demander si les découpages qu'ils induisent ne sont pas très proches (cf. figure 2.2). Tant que les graines sont les mêmes, on peut définir une dissimilarité entre deux découpages comme la probabilité pour que, en prenant un arbre au hasard, il soit rattaché à des graines distinctes dans les deux découpages. Cette probabilité se calcule par :

$$\text{diss}(\mathfrak{D}_1, \mathfrak{D}_2) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \mathbf{I}(\mathfrak{D}_1(i) \neq \mathfrak{D}_2(i))$$

où  $\text{diss}(\mathfrak{D}_1, \mathfrak{D}_2)$  désigne la dissimilarité entre les découpages  $\mathfrak{D}_1$  et  $\mathfrak{D}_2$ , et  $\mathbf{I}(p)$  est comme précédemment la fonction indicatrice de la proposition  $p$ .

La figure 2.14 montre la dissimilarité entre les six couples de découpages. Lorsque  $D_s = 10$  cm, la dissimilarité est bien sûr nulle puisque les découpages sont alors tous égaux à l'identité de  $\{1 \dots N\}$  dans  $\{1 \dots N\}$ . La dissimilarité augmente lorsque le nombre de groupes d'arbres diminue. Pour  $D_s = 40$  cm elle avoisine 0,2, ce qui signifie que 20 % des arbres appartiennent à des groupes différents. On comprend alors que les quatre méthodes de rattachement donnent des résultats assez semblables.

On note également que la méthode de rattachement a une influence sur la dissimilarité que n'a pas la métrique : la dissimilarité entre deux découpages est en effet « faible » (c'est-à-dire qu'elle plafonne à 20 %) lorsque la méthode de rattachement est la même pour les deux découpages, alors que la dissimilarité peut être forte même lorsque la métrique est identique pour les deux découpages. De plus le découpage par hiérarchie avec la distance euclidienne est plus dissemblable des découpages par proximité que ne l'est le découpage par hiérarchie avec la distances pondérée.

### 2.3.3 Modèle de croissance « naïf »

Revenons au but premier qui est de construire un modèle de bosquet indépendant des distances. Nous ne construirons pas dans ce paragraphe un modèle de croissance pour les bosquets, mais chercherons simplement à vérifier que le choix des graines pour le découpage détermine la pertinence des variables d'interaction pour expliquer  $\Delta\bar{B}$ .

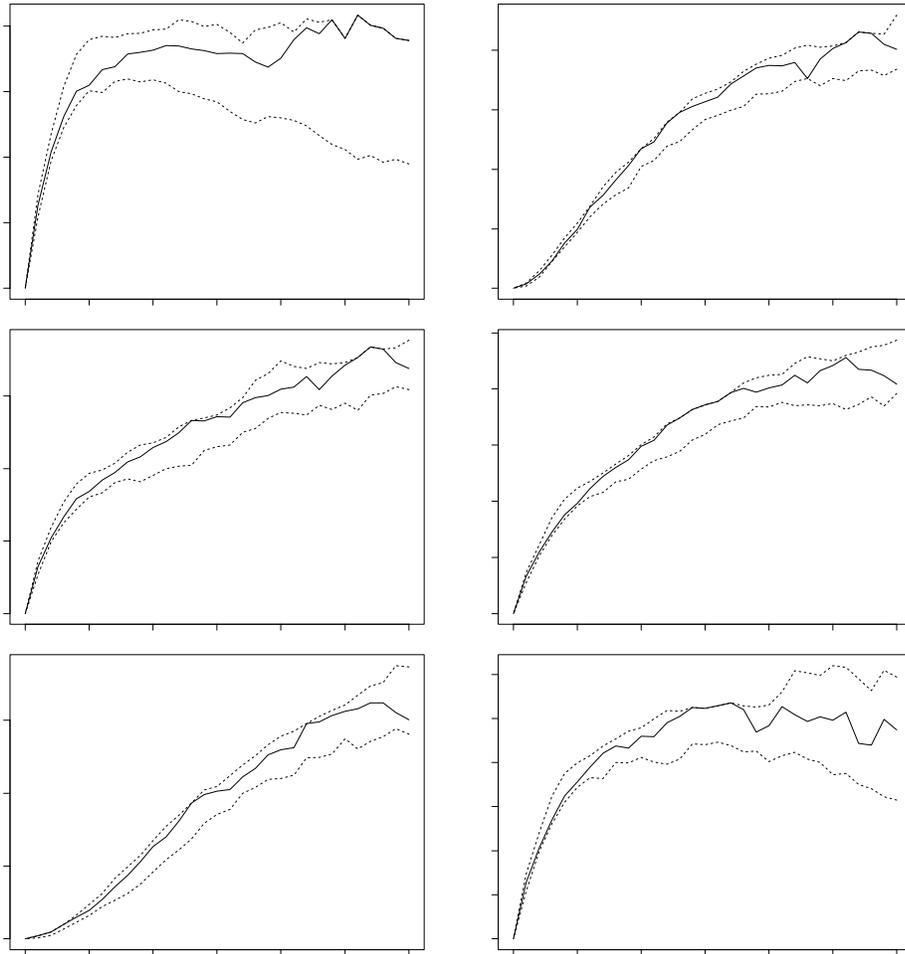


FIG. 2.14: *Dissimilarité entre les découpages pour différentes façons de rattacher les arbres aux arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  : PE par proximité avec la distance euclidienne, PP par proximité avec la distance pondérée, HE par hiérarchie avec la distance euclidienne, HP par hiérarchie avec la distance pondérée. — parcelle 1 en 1984 ;  $\cdots$  enveloppe des courbes pour les 12 parcelles de Paracou en 1984. L'évolution de la dissimilarité dans chacun des cas peut être résumée par le tableau suivant :*

	PP	HE	HP
PE	<i>palier à 0,2</i>	<i>croissance jusqu'à 0,4</i>	<i>ralentissement vers 0,3</i>
PP		<i>croissance jusqu'à 0,4</i>	<i>ralentissement vers 0,3</i>
HE			<i>palier à 0,2</i>

On se restreint à titre d'exemple à la parcelle 1 de Paracou en 1984. Les bosquets sont caractérisés par leur surface terrière totale  $B$ , leur surface terrière moyenne  $\bar{B}$ , leur accroissement moyen en surface terrière  $\Delta\bar{B}$ , et les coordonnées  $\mathbf{Q}$  du barycentre des arbres. Le voisinage  $\vartheta(i)$  du bosquet  $i$  est défini comme l'ensemble des bosquets situés à moins de  $R = 10$  m de lui :

$$\vartheta(i) = \{j \mid \|\mathbf{Q}_i - \mathbf{Q}_j\| \leq R\}$$

On choisit comme variable pour résumer la compétition exercée sur  $i$  par ses voisins :

$$B_i^{\text{vois}} = \sum_{j \in \vartheta(i)} B_j$$

et on cherche un modèle empirique de croissance qui explique  $\Delta\bar{B}$  à l'aide de  $\bar{B}$  et  $B^{\text{vois}}$ .

Un modèle souple consiste en un modèle additif :

$$\Delta\bar{B} = \alpha + \varphi_1(\bar{B}) + \varphi_2(B^{\text{vois}}) + \varepsilon$$

où  $\alpha$  est un paramètre,  $\varphi_1$  et  $\varphi_2$  sont des fonctions spline de lissage, et  $\varepsilon$  le résidu. Le modèle est ajusté grâce à l'algorithme de « backfitting » (Venables & Ripley, 1994, p.251).

Le modèle est ajusté pour  $P = 318$  bosquets (ce qui correspond à  $D_s = 40$  cm). Le découpage est effectué par proximité avec la distance pondérée par le diamètre, pour deux choix de graines :

1. les  $P$  plus gros arbres,
2. et  $P$  arbres pris au hasard.

Les résultats sont montrés sur la figure 2.15. Cette figure montre que :

- la dépendance entre  $\Delta\bar{B}$  et ses deux variables explicatives est approximativement linéaire, de sorte qu'un modèle linéaire ferait aussi bien l'affaire que le modèle additif ;
- $\Delta\bar{B}$  décroît avec  $B^{\text{vois}}$  lorsque les groupes d'arbres sont construits autour d'arbres pris au hasard, alors que  $\Delta\bar{B}$  est approximativement indépendant de  $B^{\text{vois}}$  lorsque les groupes d'arbres sont construits autour des gros arbres ;
- la contribution de  $B^{\text{vois}}$  est plus faible que celle de  $\bar{B}$ .

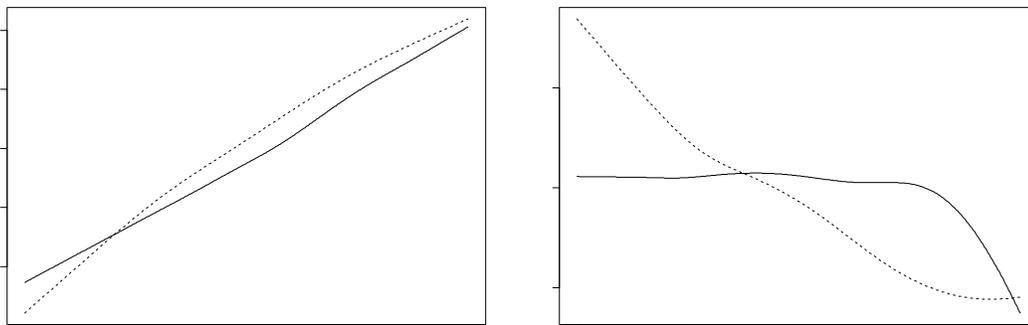


FIG. 2.15: Graphe des fonctions  $\varphi_1$  et  $\varphi_2$  du modèle additif  $\Delta\bar{B} = \alpha + \varphi_1(\bar{B}) + \varphi_2(B^{\text{vois}}) + \varepsilon$  : — découpage autour des gros arbres (rattachement par proximité, distance pondérée) ; ..... découpage autour d'arbres pris au hasard (même méthode de rattachement). Dans le premier cas,  $\alpha = 6,39 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ , dans le second  $\alpha = 6,18 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ .

Un modèle linéaire :

$$\Delta\bar{B} = \alpha + \beta_1\bar{B} + \beta_2B^{\text{vois}} + \varepsilon$$

peut alternativement être construit (cf. tableau 2.2). Un test de Student ne permet pas de rejeter l'hypothèse  $\beta_2 = 0$  au seuil 5 % lorsque les groupes d'arbres sont construits autour des gros arbres ( $\Pr[> |t|] > 0,95$ ), alors que l'hypothèse est rejetée au seuil de 5 % lorsque les groupes sont construits autour des arbres pris au hasard ( $\Pr[> |t|] < 0,05$ ).

TAB. 2.2: Valeur des paramètres du modèle linéaire  $\Delta\bar{B} = \alpha + \beta_1\bar{B} + \beta_2B^{\text{vois}} + \varepsilon$ .

Graines	paramètre	valeur	écart-type	t	$\Pr[>  t ]$
Arbres pris au hasard	$\alpha$	2,2981	0,3050	7,5355	0,0000
	$\beta_1$	$8,44 \cdot 10^{-3}$	$5,06 \cdot 10^{-4}$	16,6780	0,0000
	$\beta_2$	<b><math>-2,06 \cdot 10^{-5}</math></b>	<b><math>9,54 \cdot 10^{-6}</math></b>	<b>-2,1572</b>	<b>0,0317</b>
Gros arbres	$\alpha$	1,6286	0,4278	3,8068	0,0002
	$\beta_1$	$8,61 \cdot 10^{-3}$	$6,89 \cdot 10^{-4}$	12,4952	0,0000
	$\beta_2$	<b><math>6,08 \cdot 10^{-7}</math></b>	<b><math>1,17 \cdot 10^{-5}</math></b>	<b>0,0521</b>	<b>0,9585</b>

En fin de compte, il paraît réaliste de construire un modèle de croissance des bosquets sans prendre en compte l'effet du voisinage lorsque les groupes sont construits autour des gros arbres. En revanche lorsque les groupes sont

construits autour d'arbres pris au hasard, le voisinage d'un bosquet semble avoir un effet significatif sur sa croissance.

## 2.4 Approfondissement de la démarche suivie

Le raisonnement tenu jusqu'à présent est le suivant : le peuplement est découpé en bosquets ; ce découpage est fait de sorte que la corrélation entre l'accroissement d'un bosquet et la taille de ses voisins soit nulle ; on peut alors construire un modèle de croissance des bosquets qui est indépendant des distances. La « naïveté » de ce raisonnement réside dans la phrase suivante, qui est sous-entendue : la corrélation spatiale négative traduit la compétition entre arbres, et l'absence de corrélation spatiale traduit l'absence d'interactions entre arbres.

La correspondance n'est en fait pas aussi simple. La corrélation spatiale telle qu'elle est estimée par la fonction  $K_{mm}(r)$  de Ripley (ou indifféremment par le covariogramme conditionnel  $C(r)$ ) est le fruit du positionnement des points et de leur marque simultanément. Pour bien saisir la différence avec la théorie des variables régionalisées : dans la théorie des variables régionalisées, les points sont des points d'observation ; leur position est choisie par l'observateur *a priori* indépendamment de la marque dont la structure spatiale est estimée par le covariogramme. Dans la théorie des processus ponctuels au contraire, le placement des points et leur attribution d'une marque sont les produits simultanés du processus. Ce que teste la fonction  $K_{mm}(r)$  de Ripley est l'hypothèse d'étiquetage aléatoire, c'est-à-dire l'indépendance du placement des points vis-à-vis de l'attribution de leur marque.

Dans cette partie nous allons tâcher de mieux comprendre ce qui provoque un écart à l'étiquetage aléatoire, et montrerons qu'une corrélation spatiale non nulle peut résulter (entre autres) des trois phénomènes suivants : une répartition non aléatoire des points de marque élevée, une répartition non aléatoire des points de marque faible, une dépendance entre la répartition des points de marque élevée et celle des points de marque faible. Cela étant plus facile à comprendre avec un processus ponctuel bivarié qu'avec un processus ponctuel marqué, on effectuera d'abord quelques calculs pour un processus bivarié (§ 2.4.1), puis on étudiera à l'aide de simulations le cas des processus marqués (§ 2.4.2). Enfin on replacera ces résultats dans le contexte du découpage des peuplements en bosquets (§ 2.4.3).

### 2.4.1 Cas d'un processus ponctuel bivarié

On considère dans ce paragraphe et le suivant un processus ponctuel bimarqué  $N_{mm}$  dont chaque réalisation est un nuage de points  $\{(\mathbf{q}_i, z_i, z_i^*), i = 1 \dots N\}$ . Pour rendre le discours plus imagé, on identifiera les points à des arbres (ou des bosquets) et les marques au diamètre  $D$  et l'accroissement diamétrique  $\Delta D$  (ou la surface terrière moyenne  $\bar{B}$  et l'accroissement en surface terrière moyenne  $\Delta \bar{B}$ ).

Comme  $D$  est positivement corrélé à  $\Delta D$  (il en est de même pour  $\bar{B}$  et  $\Delta \bar{B}$ ), on peut en première approximation se ramener à un processus marqué de marque  $D$ . Pour simplifier davantage, on suppose que cette marque continue  $D$  peut être séparée en deux groupes de valeurs : l'ensemble des « gros » arbres qui ont à la fois un gros diamètre ( $D \geq D_s$ ) et un fort accroissement diamétrique et l'ensemble des « petits » arbres ( $D < D_s$ ) qui ont un petit diamètre et un faible accroissement diamétrique. Le processus ponctuel bimarqué  $N_{mm}$  est ainsi dégradé en un *processus ponctuel bivarié* (cf. annexe B), dont les deux processus marginaux correspondent aux gros et aux petits arbres. On suppose de plus que tous les gros arbres ont la même marque  $D_g = E(D|D \geq D_s)$  et que tous les petits arbres ont la même marque  $D_p = E(D|D < D_s)$ .

#### Étiquetage aléatoire et indépendance des processus marginaux

L'intérêt de se ramener à un processus bivarié est qu'un tel processus peut être vu indifféremment comme un processus ponctuel marqué dont la marque est discrète et prend deux valeurs ( $D_g$  et  $D_p$ ), ou comme la réalisation conjointe de deux processus ponctuels univariés. On peut alors définir la notion d'*indépendance des processus marginaux* : il y a indépendance des processus marginaux quand le processus qui place les gros arbres est indépendant du processus qui place les petits. Il est important de noter qu'étiquetage aléatoire et indépendance des processus marginaux sont deux notions différentes (quoique liées !), comme cela est illustré sur la figure 2.16.

D'un point de vue plus mathématique, soit  $K_{gp} = K_{pg}$  la fonction  $K_{12}$  d'interaction de Ripley du processus bivarié (cf. annexe B). L'étiquetage aléatoire se caractérise par :

$$K_{gp}(r) = K_{pg}(r) = K_g(r) = K_p(r) = K_0(r)$$

où  $K_g$  est la fonction  $K$  de Ripley du processus marginal des gros arbres,  $K_p$  est la fonction  $K$  de Ripley du processus marginal des petits arbres, et  $K_0$  est la fonction  $K$  de Ripley du processus global (sans distinction de marques),

tandis que l'indépendance des processus marginaux se caractérise par :

$$K_{gp}(r) = K_{pg}(r) = \pi r^2$$

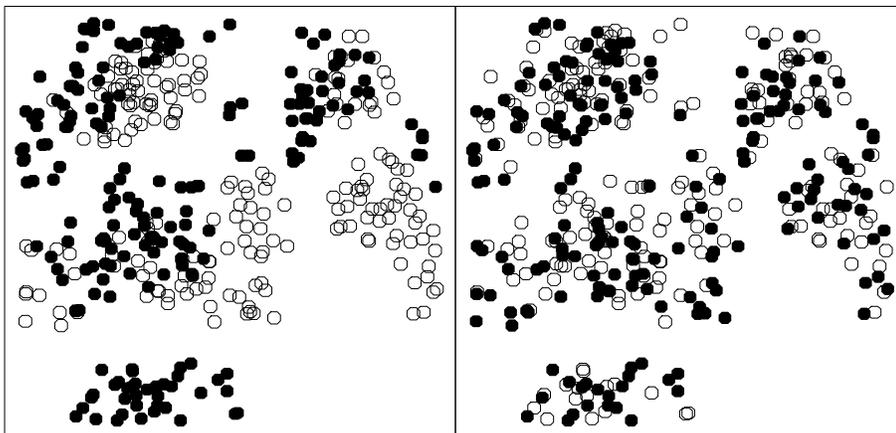


FIG. 2.16: *Différence entre indépendance des processus marginaux (a) et étiquetage aléatoire (b) : la figure (a) résulte de la superposition de deux processus de Neyman-Scott indépendants, mais il n'y a pas étiquetage aléatoire ; sur la figure (b) il y a étiquetage aléatoire mais les processus marginaux (noir et blanc) ne sont pas indépendants (il y a attraction à l'échelle des agrégats). Les positions des points sont identiques dans les deux cas.*

### Caractères d'un processus bivarié potentiellement responsables d'un écart à l'étiquetage aléatoire

La compétition entre gros et petits arbres se traduit par une répulsion entre les processus marginaux, plus que par une corrélation négative (étiquetage non aléatoire) entre les marques  $D_g$  et  $D_p$ . Il s'agit donc de mieux comprendre les liens entre un étiquetage non aléatoire et une dépendance des processus marginaux.

On se place désormais à une échelle donnée  $1/r$ , et on étudie la corrélation spatiale entre les marques pour des points distants de  $r$ . Soit  $\mathcal{H}_0$  l'ensemble des processus ponctuels bivariés tels que :

- les gros sont répartis au hasard à l'échelle  $1/r$ ,
- les petits sont répartis au hasard à l'échelle  $1/r$ ,

– les gros sont répartis indépendamment des petits à l'échelle  $1/r$ .

Pour un processus de  $\mathcal{H}_0$ , il y a à la fois indépendance des processus marginaux et étiquetage aléatoire à l'échelle  $1/r$ . La corrélation spatiale à l'échelle  $1/r$  est donc nulle dans ce cas, c'est-à-dire :

$$C(r) = \frac{n_1^* D_g^2 + n_2^* D_p^2 + n_3^* D_g D_p}{n_1^* + n_2^* + n_3^*} - \bar{D}^2 = 0 \quad (2.9)$$

avec  $n_1^*$  : nombre de couples (gros, gros) distants de  $r$ ,  
 $n_2^*$  : nombre de couples (petit, petit) distants de  $r$ ,  
 $n_3^*$  : nombre de couples (gros, petit) distants de  $r$ ,  
 $\bar{D}$  : moyenne des marques

La moyenne des marques  $\bar{D}$  est égale à  $(\lambda_g D_g + \lambda_p D_p) / (\lambda_g + \lambda_p)$  où  $\lambda_g$  (respectivement  $\lambda_p$ ) désigne l'intensité du processus marginal des gros (respectivement des petits) arbres. Comme précédemment,  $C(r)$  désigne le covariogramme des marques de points distants de  $r$ .

Regardons à présent ce qui se passe pour un processus qui n'appartient pas à  $\mathcal{H}_0$ . On note  $n_1$  (respectivement  $n_2$  et  $n_3$ ) le nombre de couples (gros, gros) (respectivement (petit, petit) et (gros, petit)) distants de  $r$ . Trois cas sont possibles :

**1<sup>er</sup> cas :** les petits arbres sont répartis au hasard et les gros sont répartis indépendamment des petits. Cela signifie  $n_2 = n_2^*$  et  $n_3 = n_3^*$ . Le covariogramme vaut alors :

$$C(r) = \frac{n_1 D_g^2 + n_2^* D_p^2 + n_3^* D_g D_p}{n_1 + n_2^* + n_3^*} - \bar{D}^2$$

D'où en utilisant l'équation (2.9) :

$$\begin{aligned} C(r) &= \frac{n_1 D_g^2 + n_2^* D_p^2 + n_3^* D_g D_p}{n_1 + n_2^* + n_3^*} - \frac{n_1^* D_g^2 + n_2^* D_p^2 + n_3^* D_g D_p}{n_1^* + n_2^* + n_3^*} \\ &= \frac{1}{nn^*} \left\{ (n_1^* - n_1) (n_2^* D_p^2 + n_3^* D_g D_p) + (n_2^* + n_3^*) (n_1 D_g^2 - n_1^* D_g^2) \right\} \end{aligned}$$

où  $n = n_1 + n_2 + n_3$  et  $n^* = n_1^* + n_2^* + n_3^*$ . En poursuivant les calculs :

$$\begin{aligned} C(r) &= \frac{n_1 - n_1^*}{nn^*} \left\{ n_2^* (D_g^2 - D_p^2) + n_3^* (D_g^2 - D_g D_p) \right\} \\ &= \frac{n_1 - n_1^*}{nn^*} (D_g - D_p) \left\{ n_2^* (D_g + D_p) + n_3^* D_g \right\} \end{aligned}$$

Comme  $D_g > D_p$ , le signe de  $C(r)$  est égal à celui de  $n_1 - n_1^*$  :

- si  $n_1 > n_1^*$ , ce qui équivaut à une répartition agrégative des gros arbres à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation positive ;
- si  $n_1 < n_1^*$ , ce qui équivaut à une répartition régulière des gros arbres à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation négative.

**2<sup>e</sup> cas :** les gros arbres sont répartis au hasard et indépendamment des petits. Cela signifie  $n_1 = n_1^*$  et  $n_3 = n_3^*$ . Le covariogramme vaut alors :

$$C(r) = \frac{n_1^* D_g^2 + n_2 D_p^2 + n_3^* D_g D_p}{n_1^* + n_2 + n_3^*} - \bar{D}^2$$

Après quelques manipulations semblables à celles ci-dessus, on trouve :

$$C(r) = \frac{n_2 - n_2^*}{nn^*} (D_p - D_g) \{n_1^* (D_p + D_g) + n_3^* D_p\}$$

Comme  $D_g > D_p$ , le signe de  $C(r)$  est l'inverse de celui de  $n_2 - n_2^*$  :

- si  $n_2 > n_2^*$ , ce qui équivaut à une répartition agrégative des petits à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation négative ;
- si  $n_2 < n_2^*$ , ce qui équivaut à une répartition régulière des petits à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation positive.

**3<sup>e</sup> cas :** les gros et les petits arbres sont répartis au hasard. Cela signifie  $n_1 = n_1^*$  et  $n_2 = n_2^*$ . Le covariogramme vaut alors :

$$C(r) = \frac{n_1^* D_g^2 + n_2^* D_p^2 + n_3 D_g D_p}{n_1^* + n_2^* + n_3} - \bar{D}^2$$

Après quelques manipulations semblables aux précédentes, on obtient :

$$C(r) = \frac{n_3 - n_3^*}{nn^*} (D_g - D_p) (n_2^* D_p - n_1^* D_g)$$

Le signe de  $C(r)$  dépend à la fois de celui de  $n_3 - n_3^*$  et de celui de  $n_2^* D_p - n_1^* D_g$ . Pour un processus de Poisson homogène d'intensité  $\lambda$ , la probabilité de trouver deux points distants de  $r$  (à  $dr$  près) vaut  $\lambda^2 2\pi r dr$ . Donc :

$$\frac{n_2^*}{n_1^*} = \frac{\lambda_p^2}{\lambda_g^2}$$

En fin de compte :

$$1. \text{ si } \frac{\lambda_p^2}{\lambda_g^2} > \frac{D_g}{D_p} :$$

- si  $n_3 > n_3^*$ , ce qui équivaut à une attraction entre les petits et les gros à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation positive ;
- si  $n_3 < n_3^*$ , ce qui équivaut à une répulsion entre les petits et les gros à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation négative.

$$2. \text{ si } \frac{\lambda_p^2}{\lambda_g^2} < \frac{D_g}{D_p} :$$

- si  $n_3 > n_3^*$ , ce qui équivaut à une attraction entre les petits et les gros à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation négative ;
- si  $n_3 < n_3^*$ , ce qui équivaut à une répulsion entre les petits et les gros à l'échelle  $1/r$  : il y a corrélation positive.

Ces résultats sont résumés dans le tableau 2.3. Ils montrent que le signe de la corrélation dépend à la fois des interactions entre gros et petits arbres, et des répartitions spatiales propres des gros et des petits arbres.

TAB. 2.3: *Effet sur le signe de la corrélation spatiale des marques des caractéristiques des processus marginaux. Les signes  $\oplus$  et  $\ominus$  indiquent une tendance à rendre positive / négative la corrélation ; son signe dépend en définitive de l'action conjuguée des différents effets aux différentes échelles.*

Type de répartition	Corrélation spatiale
répulsion entre gros et petits	$\oplus$ si $\lambda_p^2 D_p < \lambda_g^2 D_g$ , $\ominus$ sinon
attraction entre gros et petits	$\oplus$ si $\lambda_p^2 D_p > \lambda_g^2 D_g$ , $\ominus$ sinon
gros agrégés	$\oplus$
gros réguliers	$\ominus$
petits agrégés	$\ominus$
petits réguliers	$\oplus$

### 2.4.2 Cas d'un processus ponctuel marqué

Quand on a affaire à une marque continue et non plus discrète, on peut toujours parler d'étiquetage aléatoire mais plus d'indépendance des marginaux marginaux, pour la simple raison que les processus marginaux ne sont

plus définis. Pourtant c'est ce concept d'« indépendance » entre marques qui nous intéresserait pour caractériser les interactions entre arbres. La corrélation spatiale (estimée par la fonction  $K_{mm}$  de Ripley) indique s'il y a étiquetage aléatoire ou non. Le but de cette section est de montrer, comme au paragraphe précédent, qu'un écart à l'étiquetage aléatoire d'un processus ponctuel marqué peut résulter, outre d'une « dépendance » entre marques, de répartitions non aléatoires des marques extrêmes.

L'approche est non plus analytique mais basée sur des simulations. Comme précédemment, la marque (notée  $D$ ) représente le diamètre des arbres. Le processus ponctuel marqué est défini en deux temps :

1. la marque est tirée suivant une loi exponentielle ; plus précisément :

$$(D - 10 \text{ cm}) \sim \text{loi exponentielle de paramètre } 0,085 \text{ cm}^{-1}$$

2. conditionnellement à la marque, on distingue de façon arbitraire les gros arbres pour lesquels  $D \geq 40$  cm des petits pour lesquels  $D < 40$  cm. Les positions des gros et les petits arbres sont alors générées :

- soit suivant des processus ponctuels distincts et indépendants : les gros arbres sont issus d'un processus de Poisson, ou d'un processus de répulsion forte, ou d'un processus de Neyman-Scott, ou d'un mélange de ces deux processus ; les petits arbres sont issus d'un processus de Poisson, ou d'un processus SSI, ou d'un processus de Neyman-Scott ;
- soit suivant un processus de Brown.

Précisons à présent la définition de ces processus.

### Définition des processus utilisés dans les simulations

**Processus ponctuels univariés.** Le processus de Poisson consiste simplement à placer les points au hasard. Son unique paramètre est son intensité  $\lambda$ .

Le processus SSI (pour « simple sequential inhibition ») a été proposé initialement par Diggle *et al.* (1976). C'est un processus à deux paramètres (l'intensité  $\lambda$  et la distance de répulsion  $h$ ), qui se construit séquentiellement :

- le premier point est placé au hasard ;
- lorsque  $i - 1$  points ont été placés :
  1. une position d'essai pour le  $i^{\text{e}}$  point est tirée au hasard ;

2. si cette position d'essai est à moins de  $h$  d'un des  $i - 1$  points déjà en place, retour en 1, sinon la position devient définitive ;

et le processus s'achève quand  $\lambda\nu(\mathcal{A})$  points ont été placés (où  $\nu(\mathcal{A})$  est la surface de la parcelle).

Le processus SSI génère des répartitions régulières. La régularité est d'autant plus marquée que  $h$  est élevé. Mais plus  $h$  est élevé, plus le temps de génération l'est également et lorsque  $h > \sqrt{\frac{2}{\lambda\sqrt{3}}}$  (empilement compact des disques) la construction est impossible. Nous avons adopté  $h = \frac{1}{2\sqrt{\lambda}}$  comme un bon compromis entre les deux.

Le processus de répulsion forte est un processus qui, comme SSI, génère des répartitions régulières, mais en temps fini quelle que soit la valeur des paramètres. C'est un processus à deux paramètres également (l'intensité  $\lambda$  et l'intensité  $\lambda_c$  des points candidats) qui se définit en deux temps :

1. des points candidats sont placés suivant un processus de Poisson d'intensité  $\lambda_c$  ;
2. le premier point est choisi au hasard parmi les points candidats ; lorsque  $i - 1$  points ont été placés, le  $i^{\text{e}}$  point est choisi parmi les candidats restant de façon à maximiser la distance de ce point  $i$  aux  $i - 1$  points déjà en place.

La distance  $d(i, \vartheta)$  d'un point  $i$  à un ensemble de points  $\vartheta$  est définie comme :

$$d(i, \vartheta) = \min \{d(i, j), j \in \vartheta\}$$

Le processus de Neyman-Scott (Cressie, 1991, p.661) est un processus à trois paramètres (l'intensité  $\lambda$ , le nombre d'agrégats  $n_a$ , le rayon des agrégats  $R_a$ ) qui génère des répartitions agrégatives. Ils se définit en trois étapes :

1. un nombre  $n_a$  de points parents sont placés au hasard (processus de Poisson) ;
2. un support  $\mathcal{D}$  est défini par l'union des disques de centres les  $n_a$  points parents et de rayon  $R_a$  ;
3. les points sont placés au hasard sur  $\mathcal{D}$  (processus de Poisson d'intensité  $\lambda\nu(\mathcal{A})/\nu(\mathcal{D})$ , où  $\nu(\mathcal{D})$  désigne la surface du support  $\mathcal{D}$  et  $\nu(\mathcal{A})$  la surface de la parcelle).

Le processus mélange Neyman-Scott / répulsion est un processus à quatre paramètres  $(\lambda, n_a, R_a, \lambda_c)$  qui se définit en trois étapes également. Les deux premières sont identiques à celles du processus de Neyman-Scott. La troisième étape consiste à lancer un processus de répulsion forte de paramètres  $(\lambda\nu(\mathcal{A})/\nu(\mathcal{D}), \lambda_c)$  sur le support  $\mathcal{D}$ . Ce processus génère de la régularité à grande échelle et de l'agrégativité à petite échelle.

Tous les processus qui viennent d'être définis sont illustrés sur la figure 2.17.

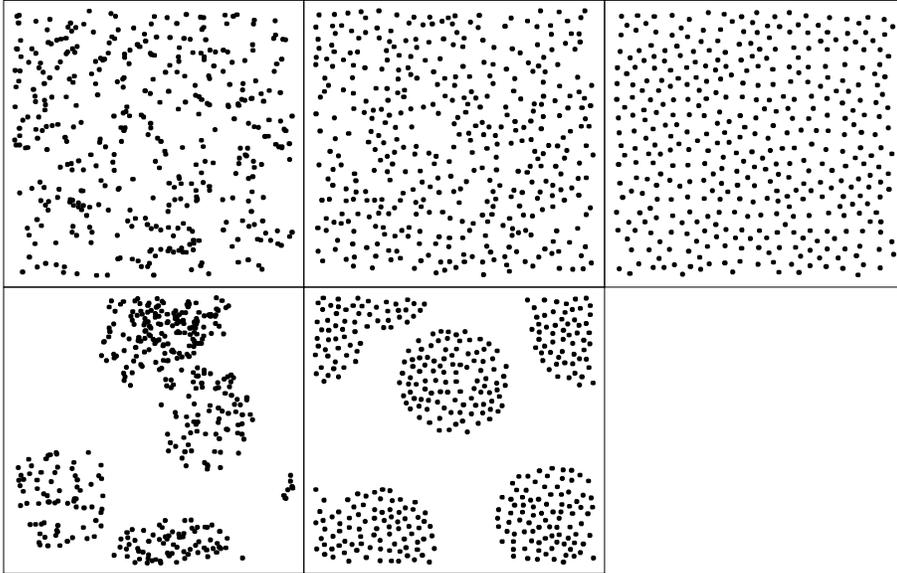


FIG. 2.17: Une réalisation des processus ponctuels univariés : (a) processus de Poisson ; (b) processus SSI ( $h = 0,5/\sqrt{\lambda}$ ) ; (c) processus de répulsion forte ( $\lambda_c = 12\lambda$ ) ; (d) processus de Neyman-Scott ( $n_a = 5, R_a = 50$  m) ; (e) processus mélange Neyman-Scott / répulsion ( $\lambda_c = 6\lambda, n_a = 5, R_a = 50$  m). Les processus sont simulés sur un carré  $250 \times 250$  m, et 400 points sont placés ( $\lambda = 6,4 \cdot 10^{-3} \text{ m}^{-2}$ ).

**Processus bivarié.** Le processus de Brown (Upton & Fingleton, 1985, p.220), est un processus bivarié tel que les processus marginaux sont non indépendants tout en étant des processus de Poisson. Soit  $\lambda_i$  l'intensité du processus marginal  $i$  ( $i = 1, 2$ ). Le processus se construit en trois temps :

1. les points du processus marginal 1 sont tirés suivant un processus de Poisson d'intensité  $\lambda_1$  ;

2. une grille carrée de côté  $R$  est superposée à la zone d'étude ;
3. pour chaque cellule  $\mathcal{C}$  de la grille, soit  $n_1$  le nombre le nombre de points de la répartition marginale 1 situés dans  $\mathcal{C}$ , et soit :

$$p_1 = \Pr[N_1(\mathcal{C}) \leq n_1 \mid N_1 \sim \text{Poisson}(\lambda_1)] = \sum_{k=0}^{n_1} \exp(-\lambda_1 R^2) \frac{(\lambda_1 R^2)^k}{k!}$$

Soit  $n_2$  l'entier obtenu en résolvant (de façon approchée en pratique, puisque la solution est en général un réel non entier) l'équation :

$$\begin{aligned} \Pr[N_2(\mathcal{C}) \leq n_2 \mid N_2 \sim \text{Poisson}(\lambda_2)] &= 1 - p_1 \\ \Leftrightarrow \sum_{k=0}^{n_2} \exp(-\lambda_2 R^2) \frac{(\lambda_2 R^2)^k}{k!} &= 1 - p_1 \end{aligned} \quad (2.10)$$

ou bien l'équation :

$$\Pr[N_2(\mathcal{C}) \leq n_2 \mid N_2 \sim \text{Poisson}(\lambda_2)] = p_1 \quad (2.11)$$

On place alors au hasard  $n_2$  points du processus marginal 2 dans la cellule  $\mathcal{C}$ .

Lorsque l'on résout l'équation (2.10), on obtient une répulsion entre les deux processus marginaux. Au contraire l'équation (2.11) conduit à une attraction entre les processus marginaux. Un choix correct pour la taille  $R$  de la grille semble être de faire en sorte qu'une cellule  $\mathcal{C}$  sur deux en moyenne soit occupée par le processus marginal 1, soit :

$$\Pr[N_1(\mathcal{C}) = 0] = \frac{1}{2} \Leftrightarrow \exp(-\lambda_1 R^2) = \frac{1}{2} \Leftrightarrow R = \sqrt{\frac{\ln 2}{\lambda_1}}$$

où le processus marginal 1 est le plus intense des deux ( $\lambda_1 > \lambda_2$ ). La figure 2.18 illustre les processus de Brown.

### Résultats des simulations

Les figures 2.19 et 2.20 montrent la fonction  $K_{mm}$  de Ripley pour une réalisation de chaque processus marqué défini précédemment. Intéressons nous d'abord aux processus où les gros arbres sont répartis indépendamment des petits (figure 2.19). On vérifie, conformément au tableau 2.3 :

- qu'il y a corrélation positive lorsque les gros sont agrégés et les petits aléatoires ou réguliers, et lorsque les petits sont réguliers et les gros aléatoires ou agrégés (figure 2.19b,j,k),

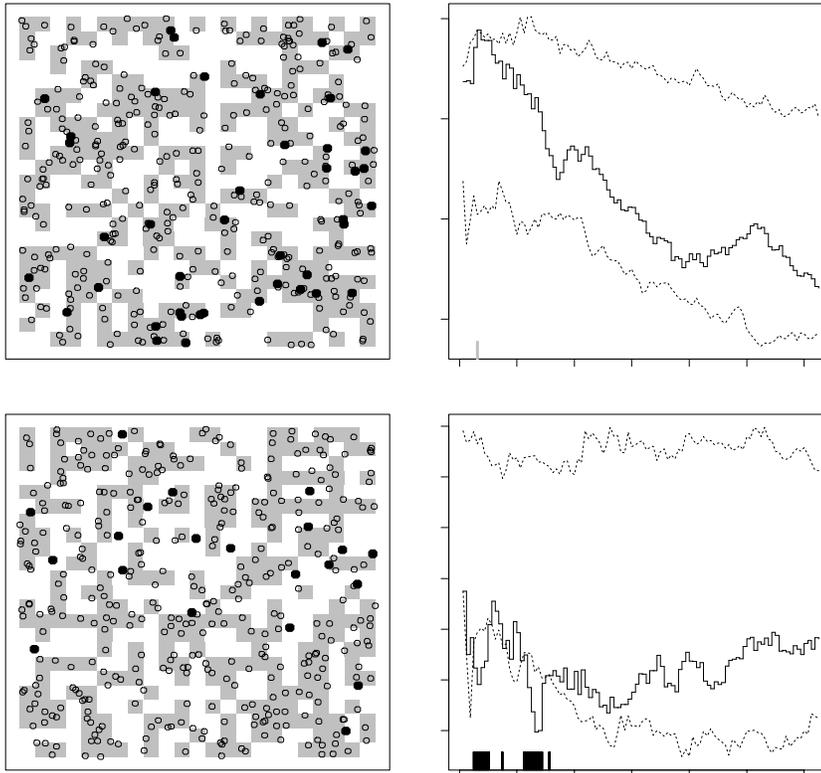


FIG. 2.18: *Processus de Brown*: en haut, processus avec attraction; en bas, processus avec répulsion. La colonne de gauche montre des réalisations des processus (■ indique les cellules de la grille occupées par les points du processus marginal 1). La colonne de droite montre la fonction d'interaction  $K_{12}$  de Ripley estimée sur ces réalisations. Valeur des paramètres:  $\lambda_1 = 6,19 \cdot 10^{-3} \text{ m}^{-2}$ ,  $\lambda_2 = 2,1 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-2}$ ,  $R = \sqrt{\ln 2 / \lambda_1}$ . Les processus sont simulés sur un carré  $250 \times 250 \text{ m}$ .

- qu'il y a corrélation négative lorsque les gros sont réguliers et les petits aléatoires ou agrégés, et lorsque les petits sont agrégés et les gros aléatoires ou réguliers (figure 2.19c,d,f).

Des choses plus intéressantes se passent lorsque les répartitions des gros et des petits arbres amènent des signes opposés de la corrélation. Les valeurs des paramètres sont choisies de sorte que la structure des gros se révèle à petite échelle et que celle des petits se révèle à grande échelle. Ainsi lorsqu'à la fois les gros et les petits sont répartis régulièrement (figure 2.19e) on observe, en accord avec le tableau 2.3, de la corrélation positive à grande échelle (due aux petits) et de la corrélation négative à petite échelle (due aux gros). Réciproquement lorsqu'à la fois les gros et les petits arbres sont répartis en agrégats (figure 2.19l) on observe, toujours en accord avec le tableau 2.3, de la corrélation négative à grande échelle (due aux petits) et de la corrélation positive à petite échelle (due aux gros).

Les choses deviennent plus subtiles encore lorsque la répartition des gros arbres est un mélange de régularité à grande échelle et d'agrégativité à petite échelle. Lorsque les petits arbres sont répartis au hasard (figure 2.19g), on observe bien de la corrélation négative à grande échelle et positive à petite échelle. Lorsque les petits arbres sont réguliers (figure 2.19h), on observe de la corrélation positive à grande échelle (due aux petits), puis de la corrélation négative (due à la régularité des gros), enfin de la corrélation positive à petite échelle (due aux agrégats de gros).

Intéressons nous à présent aux processus de Brown (figure 2.20). On se trouve dans le cas où les gros et les petits arbres sont répartis aléatoirement, mais non indépendamment les uns des autres (3<sup>e</sup> cas du § 2.4.1). Dans la mesure où l'on a affaire à présent à un processus marqué et non plus à un processus bivarié, les calculs du paragraphe 2.4.1 ne sont pas réalisables. Néanmoins on peut approcher  $D_g$  par :

$$D_g \approx E(D \mid D \geq D_s) = \int_{D_s}^{+\infty} \mu x \exp(-\mu(x - D_s)) dx = D_s + \frac{1}{\mu}$$

avec  $D_s = 40$  cm et  $\mu = 0,085$  cm<sup>-1</sup>. De même on peut approcher  $D_p$  par :

$$\begin{aligned} D_p &\approx E(D \mid D_{\min} \leq D < D_s) \\ &\approx \frac{1}{1 - \exp(-\mu(D_s - D_{\min}))} \int_{D_{\min}}^{D_s} \mu x \exp(-\mu(x - D_{\min})) dx \\ &\approx D_{\min} + \frac{1}{\mu} - \frac{(D_s - D_{\min})}{\exp(\mu(D_s - D_{\min})) - 1} \end{aligned}$$

avec  $D_{\min} = 10$  cm. Par ailleurs :

$$\frac{\lambda_p}{\lambda_g} = \frac{\Pr[D < D_s]}{\Pr[D \geq D_s]} = \frac{1 - \exp(-\mu D_s)}{\exp(-\mu D_s)}$$

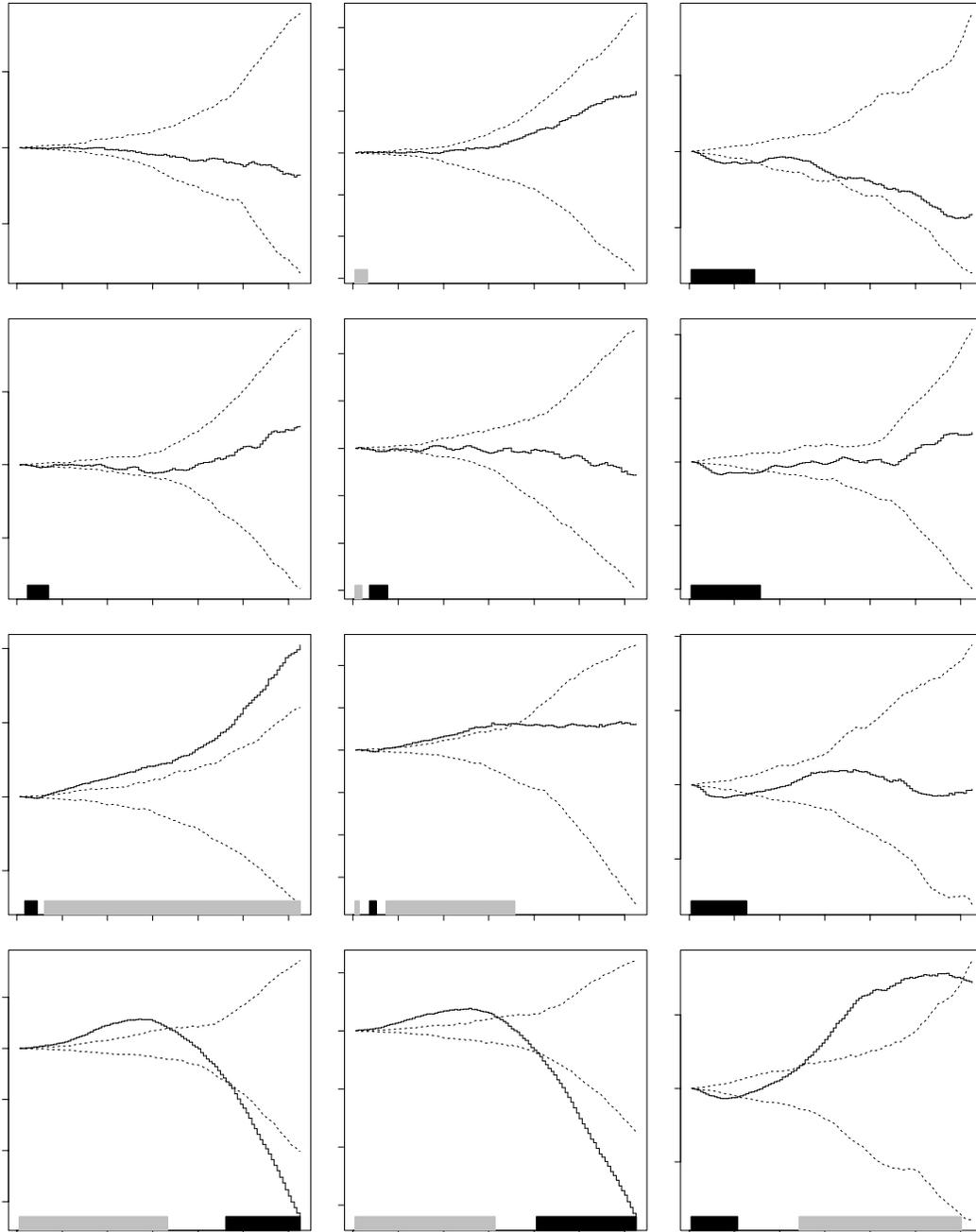


FIG. 2.19: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus bimarqués construits à partir de processus univariés. Les gros arbres suivent un processus : (a-c) de Poisson d'intensité  $\lambda_g = \lambda \Pr[D \geq D_s]$  ; (d-f) de répulsion forte ( $\lambda_c = 12\lambda_g$ ) ; (g-i) de mélange Neyman-Scott / répulsion ( $\lambda_c = 6\lambda_g$ ,  $n_a = 5$ ,  $R_a = 50$  m) ; (j-l) de Neyman-Scott ( $n_a = 5$ ,  $R_a = 50$  m). Les petits suivent un processus : (a,d,g,j) de Poisson d'intensité  $\lambda_p = \lambda \Pr[D < D_s]$  ; (b,e,h,k) SSI ( $h = 0, 5/\sqrt{\lambda_p}$ ) ; (c,f,i,l) de Neyman-Scott ( $n_a = \lambda_p \nu(\mathcal{A})/10$ ,  $R_a = 8$  m). Intensité totale :  $\lambda = 6, 144.10^{-2} \text{ m}^2$  sur un carré  $250 \times 250$  m.  $\cdots$  : enveloppes obtenues en permutant 100 fois aléatoirement les marques.

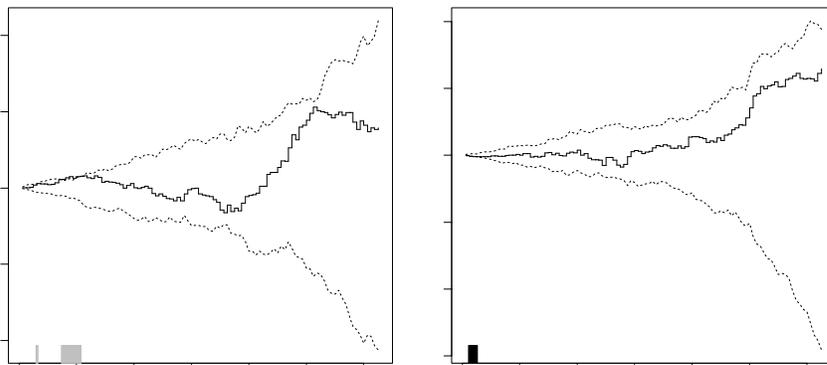


FIG. 2.20: *Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus bimarqués construits à partir de processus de Brown : (a) processus de Brown avec attraction ; (b) processus de Brown avec répulsion. Les valeurs des paramètres sont celles indiquées sur la figure 2.18. Les enveloppes (....) sont obtenues en permutant 100 fois aléatoirement les marques tout en laissant la position des points inchangée.*

L'application numérique conduit à :

$$\left(\frac{\lambda_p}{\lambda_g}\right)^2 \simeq 839 \gg \frac{D_g}{D_p} \simeq 2,7$$

On s'attend donc (cf. tableau 2.3) à ce que la corrélation soit du même signe que la fonction d'interaction  $K_{12}$  de Ripley. C'est effectivement ce que l'on observe.

### Conclusion

Pour un processus ponctuel marqué il n'est pas possible de caractériser les interactions entre les marques. Tout ce qui peut être testé est l'écart à l'étiquetage aléatoire ou, en d'autres mots, si la corrélation spatiale est nulle ou pas. Seulement une corrélation non nulle (un étiquetage non aléatoire) peut résulter :

- d'une interaction entre les marques,
- d'une répartition non aléatoire des marques les plus faibles,
- d'une répartition non aléatoire des marques les plus élevés,

et il n'est pas possible de séparer ces trois effets.

### 2.4.3 Découpage sur des simulations

Soit  $N_{mm}$  un processus ponctuel bimarqué dont une réalisation est un nuage de points  $\{(\mathbf{q}_i, B_i, \Delta B_i), i = 1 \dots N\}$ . Un découpage  $\mathfrak{D}$  qui transforme ce nuage de points en nuage de points  $\{(\mathbf{Q}_j, \bar{B}_j, \Delta \bar{B}_j), i = 1 \dots N\}$  à l'aide des relations (2.4) et (2.5) peut être vu comme une application transformant un processus ponctuel en un processus ponctuel. Une des questions que pose le découpage du peuplement en bosquets est de savoir comment un écart à l'étiquetage aléatoire chez le processus  $N_{mm}$  se reporte dans le processus  $\mathfrak{D}(N_{mm})$ . Dans ce paragraphe nous ne ferons qu'effleurer cette question. On se contentera en fait de montrer qu'un processus ponctuel bien choisi permet de reproduire l'allure des découpages sur les parcelles de Paracou, telle que décrite par les figures 2.7 à 2.13.

Deux processus ponctuels marqués ont été simulés : comme précédemment le diamètre est tirée suivant une loi exponentielle ( $D - 10 \text{ cm} \sim$  loi exponentielle de paramètre  $0,085 \text{ cm}^{-1}$ ), et on distingue arbitrairement les petits ( $D < 40 \text{ cm}$ ) des gros ( $D \geq 40 \text{ cm}$ ). Les petits sont placés suivant un processus de Neyman-Scott, tandis que les gros sont placés suivant un processus SSI (cf. § 2.4.2). Dans un cas les gros et les petits sont placés indépendamment les uns des autres, dans l'autre les gros sont placés en premier et servent de points parents pour les agrégats des petits (cf. définition du processus de Neyman-Scott).

On obtient ainsi les positions  $\mathbf{q}_i$  des arbres. Leur surface terrière est donnée simplement par  $B_i = \pi D_i^2/4$ . Leur accroissement en diamètre (et donc en surface terrière) est prédit par la relation (1.15) (p.30) du modèle arbre type modèle de trouées défini au chapitre 1 (en utilisant pour le calcul de  $L$  la relation d'ordre sur les diamètres plutôt que la relation d'ordre sur les hauteurs, cf. § 1.2.1 p.25).

On obtient ainsi des parcelles virtuelles  $(\mathbf{q}_i, B_i, \Delta B_i)$ ,  $i = 1 \dots 3840$ , sur lesquelles les 7 méthodes de découpage utilisées précédemment (cf. § 2.1.1) peuvent être appliquées. Les résultats figurent sur les figures 2.21 à 2.23. La figure 2.21 ressemble visuellement à ce que l'on observe sur les 12 parcelles de Paracou. Il est donc possible de reproduire grossièrement les traits des fonctions  $K_{mm}$  de Ripley des parcelles de Paracou en répartissant les petits arbres en agrégats et les gros régulièrement, indépendamment les uns des autres.

Les figures suivantes visent à voir comment varient les traits des fonctions  $K_{mm}$  de Ripley quand les caractéristiques des répartitions spatiales changent. La seule différence entre la simulation de la figure 2.21 et celle de la figure 2.22 consiste en une non-indépendance entre la répartition des gros et celle des petits : sur la figure 2.22 il y a attraction entre les petits arbres et les

gros. Il en résulte une corrélation négative moins marquée lorsque le nombre de groupes d'arbres est élevé (ce à quoi l'on s'attend d'après le paragraphe précédent), et de façon plus étonnante, une corrélation positive également moins marquée lorsque le nombre de groupes d'arbres est faible. Le seule différence entre les figures 2.21 et 2.23 vient d'une agrégation plus ou moins forte des petits arbres : dans la figure 2.23, les agrégats de petits arbres sont environ six fois moins nombreux (et donc six plus denses) que ceux de la figure 2.21. Il en résulte une corrélation négative plus marquée lorsque  $P$  est élevé et une corrélation positive plus marquée également lorsque  $P$  est faible.

En fin de compte, la relation entre le signe de la corrélation spatiale et les caractéristiques des répartitions des gros et petits arbres, telle qu'elle a été établie pour des processus simples aux paragraphes 2.4.1 et 2.4.2 (et qui est résumée dans le tableau 2.3) permet de construire un processus ponctuel dont le découpage en bosquets est qualitativement semblable aux découpages des parcelles de Paracou : il suffit par exemple que les gros arbres soient répartis de façon régulière et les petits de façon agrégés indépendamment des gros. Cette répartition spatiale correspond d'ailleurs à celle observée à Paracou (cf. § 1.5.2 p.50).

## 2.5 Conclusion

Le but de ce chapitre était de construire un découpage du peuplement en groupes d'arbres ayant des dynamiques indépendantes les unes des autres. Pour rester dans le cadre des modèles de trouées, seul un découpage *spatial* en bosquets a été envisagé, mais la démarche pourrait être élargie à d'autres types de découpage : découpage en classes de hauteur, comme cela est fait dans les modèles de strates (cf. annexe A), découpage en classes de la variable de compétition  $L$  définie au chapitre 1, etc. On s'est restreint de plus à la description d'un bosquet par sa surface terrière (outre ses coordonnées spatiales), mais d'autres types de variables d'état pourraient être envisagées : diversité spécifique, distribution diamétrique... Cette dernière a d'ailleurs été décrite pour un type de découpage (§ 2.1.2), mais elle s'avère peut pratique par la suite pour tester l'indépendance de la croissance des bosquets.

Étant donné un critère d'indépendance, la recherche d'un découpage en bosquets indépendants se ramène formellement à un problème d'optimisation sur un espace dont la dimension est immense, puisque :

1. le nombre  $P$  de bosquets n'est pas connu *a priori* et peut varier de 1 à  $N$  ;

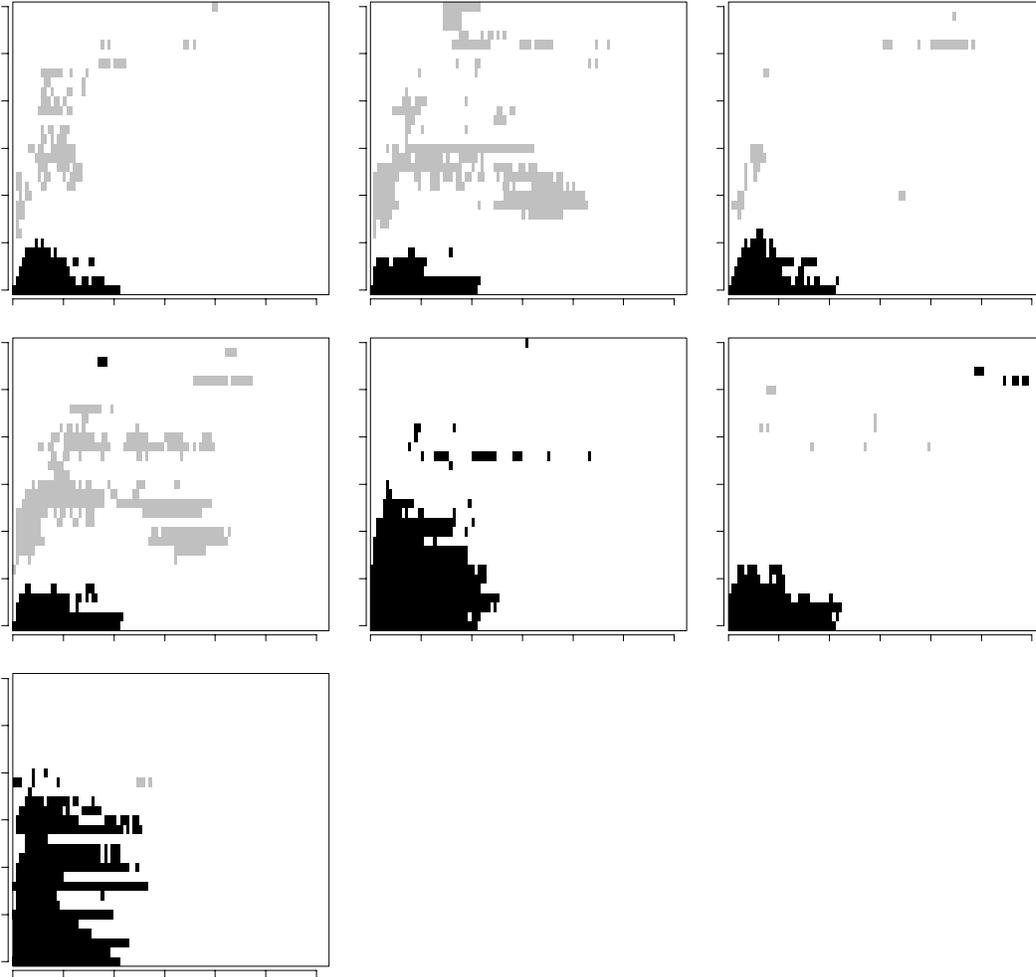


FIG. 2.21: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les groupes d'arbres avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Chaque graphe correspond à une méthode de découpage de la parcelle en groupes d'arbres : (a) autour des gros par proximité avec la distance euclidienne ; (b) autour des gros par proximité avec la distance pondérée ; (c) autour des gros par hiérarchie avec la distance euclidienne ; (d) autour des gros par hiérarchie avec la distance pondérée ; (e) autour des petits arbres (proximité, distance pondérée) ; (f) autour des arbres moyens (proximité, distance pondérée) ; (g) autour d'arbres pris au hasard (proximité, distance pondérée). La parcelle est une simulation d'un processus bimarqué tel que les gros suivent un processus SSI et les petits suivent indépendamment un processus de Neyman-Scott ( $n_a = 278 =$  nombre de gros,  $R_a = 30$  m, il y a 3840 arbres au total). Pour la signification des axes, cf. figure 2.7.

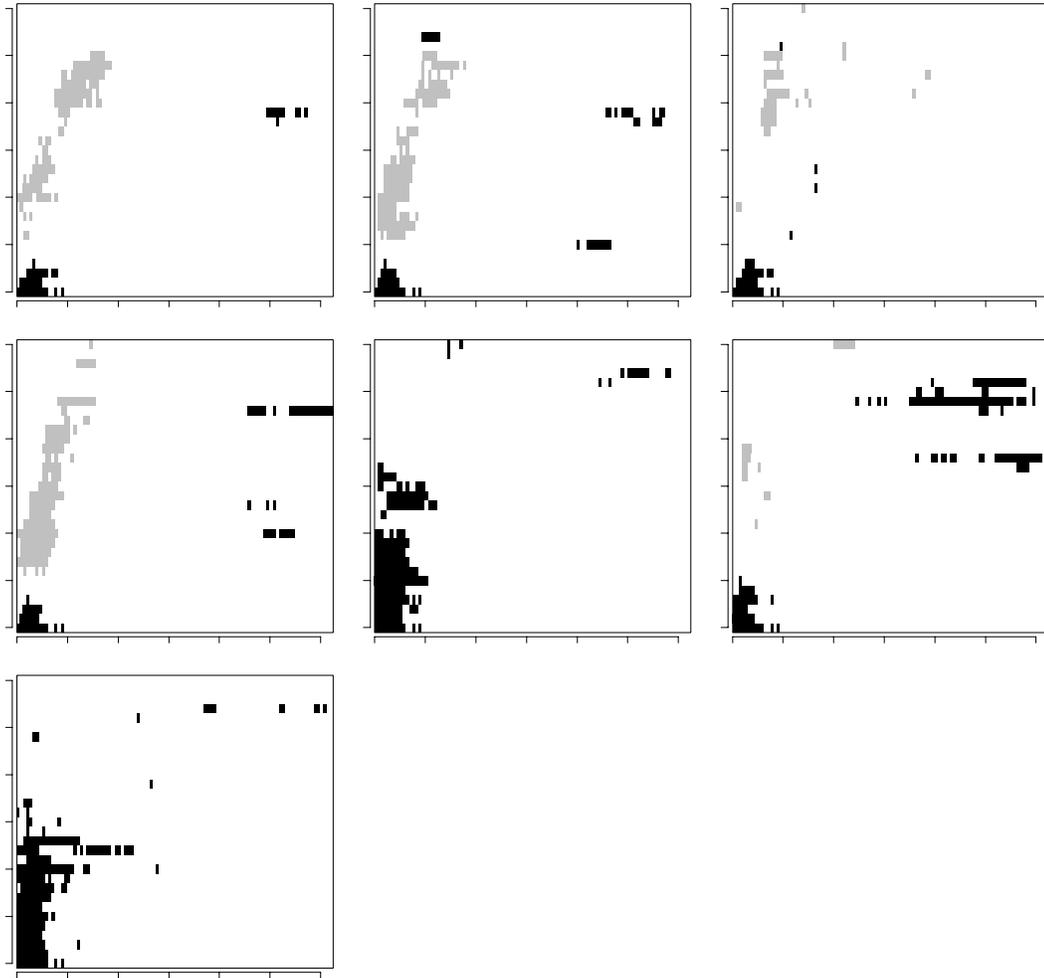


FIG. 2.22: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les groupes d'arbres avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Pour la signification de chaque graphe, cf. figure 2.21. La parcelle est une simulation d'un processus bimarqué tel que les gros suivent un processus SSI et les petits suivent un processus de Neyman-Scott dont les points parents sont les gros arbres ( $n_a = 301 =$  nombre de gros,  $R_a = 30$  m, il y a 3840 arbres au total).

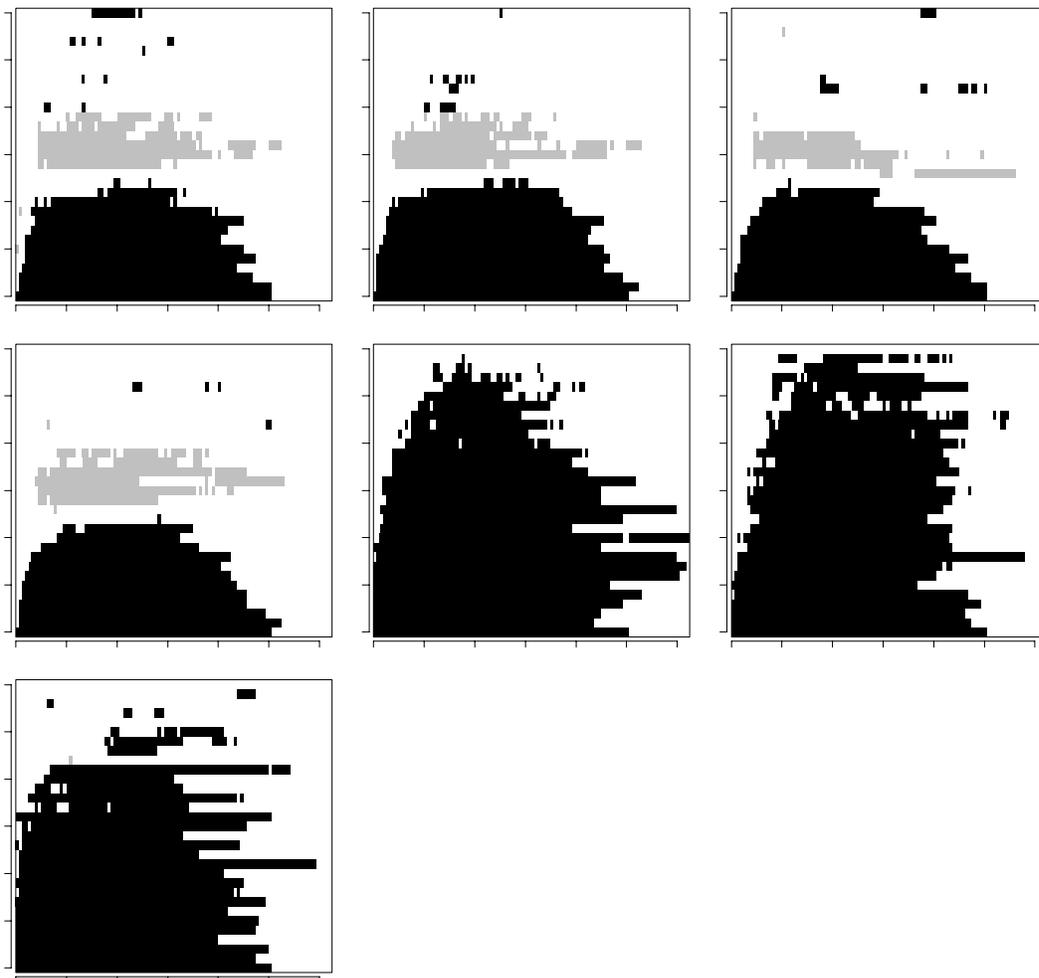


FIG. 2.23: Fonctions  $K_{mm}$  de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués constitués par les groupes d'arbres avec les variables  $\bar{B}$  et  $\Delta\bar{B}$ . Pour la signification de chaque graphe, cf. figure 2.21. Le processus simulé est identique à celui représenté sur la figure 2.21, mais avec des valeurs des paramètres différentes ( $n_a = 50$ ,  $R_a = 30$  m, il y a 3840 arbres au total).

2. pour chaque valeur de  $P$  il y a  $u_P^N$  (donné par l'équation 2.1) découpages possibles ;
3. l'extension du voisinage d'un bosquet n'est pas connue *a priori* et il faut inspecter toutes les distances d'interaction.

Les points 1 et 3 ont été explorés de façon systématique. En revanche le point 2 a été simplifié car parmi les découpages possibles, peu sont compatibles avec la connexité des placettes telle qu'elle a lieu dans les modèles de trouées. On s'est ainsi ramené à sept méthodes de découpage.

À Paracou, sur les parcelles 1 à 12 en 1984, la corrélation spatiale entre l'accroissement en surface terrière des arbres  $\Delta B$  et leur surface terrière  $B$  est négative jusqu'à 30 m. Cette distance correspond d'ailleurs au rayon d'interaction dans le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997).

Il y est possible de définir un découpage des parcelles en bosquets, de sorte que la corrélation entre l'accroissement moyen en surface terrière  $\Delta \bar{B}$  d'un bosquet et la surface terrière moyenne  $\bar{B}$  de ses voisins soit nulle. Ce qui est déterminant dans la méthodes de découpage est de construire les groupes d'arbres autour des plus gros arbres de la parcelle. Lorsque les groupes d'arbres sont construits autour petits arbres ou d'arbres pris au hasard, la corrélation spatiale négative demeure.

Dès que la corrélation spatiale entre  $\Delta \bar{B}$  et  $\bar{B}$  est nulle, il est possible de construire un modèle de croissance empirique indépendant des distances, prédisant  $\Delta \bar{B}$  à partir de  $\bar{B}$  sans tenir compte du voisinage. On a ainsi pu construire un modèle de croissance pour les bosquets construits autour des arbres de diamètre supérieur à 40 cm. La surface moyenne correspondante des bosquets est de  $177 \pm 2$  m<sup>2</sup>, ce qui est inférieur à la taille des placettes dans la plupart des modèles de trouées (cf. tableau A.3 p.275) mais correspond à la taille moyenne des trouées à Paracou, qui est de 141 m<sup>2</sup> (Durrieu de Madron, 1993, p.94).

Cependant cette démarche est « naïve » dans la mesure où il n'y a pas de lien direct entre la corrélation spatiale et les processus biologiques qui influencent la croissance, en particulier la compétition. Une corrélation spatiale négative à la distance  $r$  signifie très schématiquement : s'il y a un gros arbre à un endroit, un arbre situé à une distance  $r$  de lui ne pousse pas bien en général. Cela ne signifie pas nécessairement qu'il y a compétition, c'est-à-dire que le gros arbre réduit l'accroissement de l'arbre distant de  $r$  : si les gros arbres sont répartis de façon régulière (avec une distance de répulsion de  $2r$ , disons) et que les petits sont répartis de manière aléatoire, alors la présence d'un gros arbre à un endroit implique qu'on a plus de chances de trouver un *petit* arbre à une distance  $r$  de lui qu'un gros. Comme les petits arbres

sont aussi ceux qui poussent le moins bien, cela suffit à expliquer le signe de la corrélation. En d'autres mots : si la présence d'un gros arbre à un endroit augmente les chances de trouver un petit arbre à côté, alors il y a corrélation négative sans pour autant que la présence du gros ne freine nécessairement la croissance du petit.

Une corrélation spatiale négative peut ainsi résulter d'une répulsion entre les plus gros arbres et les plus petits, comme elle peut résulter d'une répartition spatiale régulière des plus gros arbres ou d'une répartition spatiale agrégée des plus petits. En l'occurrence à Paracou, les gros arbres sont répartis régulièrement (jusqu'à 10 m), les petits sont répartis en agrégats (de 30 m), et leurs répartitions sont indépendantes l'une de l'autre (cf. § 1.5.2 p.50). Cela suffit à expliquer le signe des corrélations observées.

Par conséquent lorsque dans un modèle empirique dépendant des distances on prédit  $\Delta\bar{B}$  par  $\bar{B}$  et la surface terrière  $B^{\text{vois}}$  du voisinage, parce que  $B^{\text{vois}}$  contribue significativement à expliquer  $\Delta\bar{B}$ , il faut faire attention à l'interprétation que l'on donne de  $B^{\text{vois}}$  :  $B^{\text{vois}}$  ne traduit pas forcément directement la compétition ; la contribution significative de  $B^{\text{vois}}$  peut être une conséquence d'une répartition régulière des gros arbres et agrégative des petits, tandis que la compétition provoque le passage de l'agrégativité à la régularité au cours de la croissance des arbres.

L'hétérogénéité spatiale des répartitions spatiales (due par exemple à un milieu inhomogène) peut être également responsable de la détection à tort d'une compétition (Garrett & Dixon, 1997).

Découper le peuplement en bosquets de façon à annuler la corrélation spatiale entre  $B$  et  $\Delta B$  peut dès lors apparaître comme un artifice permettant de passer d'un modèle dépendant des distances à un modèle indépendant des distances, en éludant la compréhension des processus biologiques sous-jacents. La « vraie » question à se poser ne serait pas : quels processus biologiques sont à l'origine de la corrélation spatiale négative entre  $B$  et  $\Delta B$ ? mais plutôt : quels processus biologiques sont à l'origine de la répartition agrégative des petits et régulière des gros? On a déjà vu au chapitre 1 que la répartition régulière des gros pourrait s'expliquer par la compétition pour la lumière.

Il serait éventuellement possible de sortir de l'impasse dans laquelle on est arrivé en choisissant un critère d'indépendance qui soit plus directement lié à un modèle de croissance. Supposons ainsi que la forme de la fonction de croissance  $a$  et du voisinage d'un bosquet soient connues *a priori*. Si l'ajustement de l'équation de croissance (2.6) aux données aboutit à une fonction  $a$  indépendante de l'état des voisins, alors il y a une indépendance des bosquets qui peut s'interpréter comme une absence de compétition. La question est en fait : un arbre près d'un gros arbre pousse-t-il aussi bien que le *même* arbre placé ailleurs?

Pour finir, signalons que les découpages qui ont été réalisés partent de l'ensemble des arbres du peuplement pour aboutir à des bosquets. On pourrait envisager de considérer les bosquets à leur tour comme des individus, de réappliquer un découpage des bosquets en groupes de bosquets, et ainsi de suite. Cet emboîtement successif de découpages, qui s'apparente aux techniques de renormalisation en physique (Lesne, 1996 ; Levin & Pacala, 1997 ; Mullon, 1995), constitue une approche qui mériterait d'être approfondie.

## Chapitre 3

# Équivalence entre modèles individuels et modèles de distribution

DEUX NIVEAUX DE DESCRIPTION ont été utilisés dans les travaux de modélisation de la dynamique forestière à Paracou : le niveau arbre (cf. annexe A) avec le modèle de Gourlet-Fleury (1997), et le niveau distribution avec le modèle matriciel de Favrichon (1995). Dans ce chapitre, nous nous proposons d'établir un lien entre ces deux niveaux, ce qui, dans le formalisme de la théorie de l'agrégation, signifie d'une part définir un opérateur d'agrégation, d'autre part transposer la dynamique au niveau individuel en une dynamique au niveau distribution.

Indépendamment du niveau de description, les interactions entre arbres peuvent par ailleurs être modélisées de façon spatiale, non spatiale, ou peuvent être ignorées (cf. annexe A). En croisant les deux niveaux de description et les trois types d'interactions, on obtient six catégories de modèles qui sont résumées dans le tableau 3.1. La question posée est en fin de compte : lesquels de ces six modèles sont équivalents, où par équivalence on entend soit l'agrégation parfaite lorsque l'on compare deux modèles opérant à des niveaux de description différents, soit l'identité des prédictions lorsque l'on compare deux modèles opérant au même niveau mais avec des interactions entre arbres de natures différentes.

Des problématiques similaires ont été abordées par un certain nombre d'auteurs : Houllier (1986, p.136-148) présente ainsi une méthode théorique permettant de relier les modèles aux différents niveaux de description ; Deutschman (1996) ; Pacala & Deutschman (1995) comparent une version spatialisée et une version non spatialisée du modèle de dynamique forestière SORTIE ; la dégradation d'un modèle individuel dépendant des distances en

TAB. 3.1: *Type de modèles dont l'équivalence est étudiée. Ce tableau est extrait du tableau de classification A.1 (p.248). Les lettres en parenthèse servent d'indices pour indiquer à quel modèle une variable est relative. Par exemple  $L_{i\emptyset}$  désignera dans le texte la variable  $L$  pour le modèle individuel dépendant des distances.*

Niveau de description	Interactions		
	dépendantes des distances ( $\vartheta$ )	indépendantes des distances (*)	inexistantes ( $\emptyset$ )
individuel (i)	modèle individuel dépendant des distances	modèle individuel indépendant des distances	modèle individuel sans interactions
distribution (d)	modèle de distribution dépendant des distances	modèle de distribution indépendant des distances	modèle de distribution sans interactions

un modèle de distribution indépendant des distances est également étudiée par Bolker & Pacala (1997, 1999); Bolker *et al.* (1998); Dieckmann *et al.* (1997); Durrett & Levin (1998); Levin & Pacala (1997); Pacala & Levin (1997) pour des plantes herbacées; la dégradation des modèles de trouées en remplaçant la hauteur des arbres par une distribution sur les hauteurs est étudiée par Fulton (1991); Lischke *et al.* (1998). Wilson (1996, 1998) s'attache également à mettre en communication le niveau individu avec le niveau de la population, mais sans proposer de méthodologie mathématique.

Établir de manière générale les équivalences entre les six catégories de modèles décrit dans le tableau 3.1 est un sujet vaste, et on se restreindra en fait ici à un exemple, à savoir le modèle type modèle de trouées qui a été décrit au chapitre 1. Néanmoins les méthodes mathématiques proposées ont une portée plus générale que ce simple exemple, et on tâchera de mettre en valeur cette généralité de la méthodologie.

Le modèle construit au chapitre 1 est un modèle arbre dépendant des distances. Une méthode permettant d'agréger ce modèle individuel en un modèle de distribution sera présentée. Cette méthode n'est que la reformulation des courbes de croissance individuelles en une équation de transport (ou équation de Liouville). Ce type de raisonnement est fréquent en physique pour décrire les phénomènes de transport (Gardiner, 1985; Liboff, 1998). C'est le même raisonnement notamment qui conduit, en mécanique des fluides, à traduire les trajectoires individuelles de chaque molécule de fluide en une équation de transport sur la concentration du fluide.

Le passage des interactions spatialisées aux interactions non spatialisées sera effectué par une méthode de portée générale également : l'approximation du champ moyen, qui est apparue en physique statistique (Balian, 1993) et qui a diffusé dans d'autres domaines dont l'écologie (Durrett & Levin, 1994, 1998 ; Pacala & Levin, 1997).

Dans un premier temps les méthodes mathématiques permettant de passer d'une case du tableau 3.1 à une case voisine seront présentées dans leur généralité. Ces méthodes seront ensuite (paragraphe 3.2) appliquées au modèle de type modèle de trouées du chapitre 1, de manière à obtenir six modèles. Le calcul des prédictions selon ces six modèles sera effectué, de manière analytique ou par simulations, dans le paragraphe 3.3. Enfin l'équivalence entre modèles sera discutée.

## 3.1 Méthodologie mathématique

Dans cette partie la méthode générale permettant de passer d'un modèle individuel à un modèle de distribution (équation de Liouville) et d'interactions spatialisées à des interactions non spatialisées (approximation du champ moyen) est exposée. Précisons tout d'abord l'espace des variables dans lequel on se place.

### 3.1.1 Espace des phases

Parmi les variables qui caractérisent un individu (ici un arbre), on distingue :

- ses coordonnées spatiales qui appartiennent à  $\mathcal{A} \subset \mathbb{R}^2$ , où  $\mathcal{A}$  représente la parcelle ;
- d'autres variables continues telles que le diamètre, la hauteur, etc., qui sont définies par un vecteur de  $\mathcal{G} \subset \mathbb{R}^p$ , où  $p$  est le nombre de ces variables d'état.

Aucune variable discrète, telle que l'espèce, n'est prise ici en considération par souci de simplification. Tous les arbres sont donc supposés appartenir à une même « espèce grise », de la même manière qu'au chapitre 1. On verra cependant dans le paragraphe 3.4.1 comment incorporer également des variables discrètes.

Dans les modèles dépendants des distances, les coordonnées spatiales de chaque arbre sont connues. L'espace des phases est alors :  $\mathcal{F} = \mathcal{G} \times \mathcal{A}$ . Dans les modèles indépendants des distances, aucune information spatiale n'est prise en compte et l'espace des phases est simplement :  $\mathcal{F} = \mathcal{G}$ .

Dans les modèles individuels, le peuplement est décrit par une collection d'arbres  $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}_{N \in \mathbb{N}}$ , où  $N$  est le nombre d'arbres présents sur la parcelle et  $\mathbf{x}_i \in \mathcal{F}$ ,  $\forall i = 1 \dots N$ . Comme  $N$ , bien que fini, n'est pas fixé *a priori*, l'espace des phases pour le peuplement est  $\mathcal{F}^{\mathbb{N}}$  (cette situation est analogue à celle d'un polynôme dont le degré, bien que fini, peut prendre une valeur arbitrairement grande et dont les coefficients forment un vecteur de  $\mathbb{R}^{\mathbb{N}}$ ). Dans les modèles de distribution, le peuplement est décrit par une fonction de distribution  $f$  telle que  $f(\mathbf{x}) d\mathbf{x}$  est le nombre d'arbres dont les variables d'état appartiennent au volume infinitésimal  $d\mathbf{x}$  centré sur  $\mathbf{x}$ . L'espace des phases est alors l'espace des fonctions  $C^1$  sur  $\mathcal{F}$  si on impose que la fonction de distribution et ses dérivées partielles soient continues. Le nombre d'arbres présents sur la parcelle est donné par :

$$N = \int_{\mathcal{F}} f(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \quad (3.1)$$

La notation  $\mathbf{x}$  est une notation compacte pour désigner indifféremment un élément de  $\mathcal{G} \times \mathcal{A}$  (modèle dépendant des distances) ou  $\mathcal{G}$  (modèle indépendant des distances). Nous utiliserons cette notation tout au long du texte quand il n'y a pas de distinction à faire entre le cas dépendant et le cas indépendant des distances. Dans le cas contraire les indices  $\vartheta$  et  $*$  (ou  $\emptyset$ ) seront utilisés pour désigner un élément de  $\mathcal{G} \times \mathcal{A}$  et  $\mathcal{G}$  respectivement (cf. tableau 3.1). De la même manière  $f$  désignera une fonction de distribution définie sur  $\mathcal{G} \times \mathcal{A}$  ou  $\mathcal{G}$ , et on utilisera les indices  $\vartheta$  et  $*$  (ou  $\emptyset$ ) quand une distinction doit être faite entre les deux espaces des phases. Les notations sont résumées page 453.

### 3.1.2 Interactions entre arbres

On suppose que les interactions entre arbres sont résumées par une variable d'interaction (ou indice de compétition), notée  $L$ , qui dépend à la fois de l'état  $\mathbf{x} \in \mathcal{F}$  de l'arbre considéré et de l'état du peuplement. Lorsque le peuplement est décrit au niveau individuel :

$$L_i : \begin{array}{ll} \mathcal{F} \times \mathcal{F}^{\mathbb{N}} & \rightarrow \mathbb{R} \\ (\mathbf{x}, \{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}) & \rightarrow L_i(\mathbf{x}, \{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}) \end{array} \quad (3.2)$$

et lorsque le peuplement est décrit par une fonction de distribution :

$$L_d : \begin{array}{ll} \mathcal{F} \times C^1(\mathcal{F}) & \rightarrow \mathbb{R} \\ (\mathbf{x}, f) & \rightarrow L_d(\mathbf{x}, f) \end{array} \quad (3.3)$$

où la signification des indices « i » et « d » est expliquée dans le tableau 3.1. On prendra garde en particulier à ne pas confondre  $L_i$ , qui désigne une fonction de  $\mathcal{F} \times \mathcal{F}^N$  dans  $\mathbb{R}$ , avec  $L_i$  (notation utilisée au chapitre 1) qui désigne la variable individuelle  $L$  ( $\in \mathbb{R}$ ) relative au  $i^{\text{e}}$  arbre. Désormais on notera de façon compacte  $X$  pour désigner l'état du peuplement, c'est-à-dire  $X \equiv \{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$  pour les modèles individuels et  $X \equiv f$  pour les modèles de distribution.

Dans les modèles dépendants des distances, chaque arbre a un voisinage spatial  $\vartheta(\mathbf{x}) \subset \mathcal{A}$  qui dépend de son état. Sa variable d'interaction (indiquée par  $\vartheta$ ) dépend alors de  $(\mathbf{x}, X|_{\vartheta(\mathbf{x})})$ , où  $X|_{\vartheta(\mathbf{x})}$  est la restriction à  $\vartheta(\mathbf{x})$  de  $X$ .

Un point crucial est la façon dont on passe de la variable d'interaction  $L_\vartheta$  à la variable d'interaction  $L_*$  des modèles indépendants des distances *via* l'approximation du champ moyen. Elle consiste, par définition, à remplacer  $L_\vartheta$  par sa moyenne spatiale :

$$L_*(\mathbf{x}_*, X) = \frac{1}{\nu(\mathcal{A})} \int_{\mathcal{A}} L_\vartheta(\mathbf{x}_*, \mathbf{q}, X|_{\vartheta(\mathbf{x}_\vartheta)}) d\mathbf{q} \quad (3.4)$$

où  $\mathbf{x}_* \in \mathcal{G}$ ,  $\mathbf{q} \in \mathcal{A}$ ,  $\mathbf{x}_\vartheta = (\mathbf{x}_*, \mathbf{q}) \in \mathcal{F}$ , et  $\nu$  est la mesure de Lebesgue sur la tribu borélienne de  $\mathbb{R}^2$ . Quand le domaine  $\mathcal{A}$  est infini, on peut considérer la limite  $N \rightarrow +\infty$ ,  $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow +\infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow$  constante finie, de cette expression. L'hypothèse sous-jacente dans l'approximation du champ moyen est donc que le champ des interactions est spatialement homogène, de sorte que les interactions globales sont égales aux interactions locales.

En l'absence d'interactions entre arbres, la structure du modèle peut être conservée en remplaçant la variable d'interaction  $L_*$  par un facteur réducteur, noté  $L_\varnothing$ , qui ne dépend que de l'état de l'arbre considéré. Le facteur  $L_\varnothing$  peut être calculé à partir de  $L_*$  en figeant la parcelle dans un état de référence  $X_{\text{ref}}$  et en posant :

$$L_\varnothing(\mathbf{x}) = L_*(\mathbf{x}, X_{\text{ref}}) \quad (3.5)$$

### 3.1.3 Dynamique

La dynamique du peuplement se décompose en la croissance, la mortalité et le recrutement.

#### Composante croissance

On se restreint aux modèles de dynamique dont la croissance est de la forme :

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{v}(\mathbf{x}, L_i) \quad (3.6)$$

pour les modèles individuels, et sous la forme d'une équation de transport (ou équation de Liouville) :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\operatorname{div}(f\mathbf{v}(\mathbf{x}, L_d)) \quad (3.7)$$

pour les modèles de distribution. Dans ces équations  $\mathbf{v}$  est la vitesse de croissance et  $\operatorname{div}$  est l'opérateur divergence.

Du point de vue de Lagrange en mécanique des fluides,  $\mathbf{v}$  est la vitesse de croissance d'un arbre. Du point de vue d'Euler,  $\mathbf{v}$  est la vitesse de déplacement du flux d'individus au point  $\mathbf{x}$  de l'espace des phases, c'est-à-dire que  $\mathbf{v}$  est un champ de vitesse sur l'espace des phases. Le point clé est que les équations (3.6) et (3.7) sont (sous certaines conditions) deux descriptions équivalentes du même phénomène de transport.

Dans le cas le plus simple où  $L$ , et donc  $\mathbf{v}$ , ne dépendent que de  $\mathbf{x}$  (modèle sans interactions), l'équivalence a lieu dès que  $L_i(\mathbf{x}) = L_d(\mathbf{x})$ , ce qui assure que les expressions de  $\mathbf{v}$  dans (3.6) et dans (3.7) sont identiques. Lorsqu'il y a des interactions entre arbres, des conditions supplémentaires sont à vérifier pour assurer que les interactions sont bien décrites de la même manière aux deux niveaux de description. Nous allons détailler ces conditions en voyant d'abord le passage de (3.6) à (3.7), puis le passage réciproque de (3.7) à (3.6).

**Passage de l'équation individuelle à l'équation de transport.** Le passage de (3.6) à (3.7) est une conséquence d'une équation de conservation sur  $f$ . Considérons d'abord le cas du modèle sans interactions : l'équation de croissance individuelle (3.6) implique (3.7) dès que  $L_i(\mathbf{x}) = L_d(\mathbf{x})$ .

*Démonstration* : dans la mesure où  $L_i(\mathbf{x}) = L_d(\mathbf{x})$ , on note en raccourci  $\mathbf{v}(\mathbf{x}) = \mathbf{v}(\mathbf{x}, L_i(\mathbf{x})) = \mathbf{v}(\mathbf{x}, L_d(\mathbf{x}))$  le champ de vitesse qui définit le mouvement des particules en  $\mathbf{x}$ . Le flux de particules en  $\mathbf{x}$  vaut  $\mathbf{J}(\mathbf{x}, t) = f(\mathbf{x}, t) \mathbf{v}(\mathbf{x})$ . Soit  $\Omega$  un sous-ensemble compact fixe de  $\mathbb{R}^n$  et  $Q_\Omega(t)$  la quantité de particules contenues dans  $\Omega$  au temps  $t$  :

$$Q_\Omega(t) = \int_\Omega f(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} \quad (3.8)$$

La quantité  $Q_\Omega$  varie au cours du temps à cause des termes de source et de puits qui se trouvent à l'intérieur de  $\Omega$ , et à cause du flux de particules qui entrent et qui sortent de  $\Omega$  à travers son bord  $\partial\Omega$  :

$$\frac{d}{dt} Q_\Omega(t) = \int_\Omega S(\mathbf{x}) d\mathbf{x} - \int_\Omega W(\mathbf{x}) d\mathbf{x} - \int_{\partial\Omega} \mathbf{J} \cdot \mathbf{n} d\sigma \quad (3.9)$$

où  $\mathbf{n}$  est le vecteur unité orthogonal à  $\partial\Omega$  qui pointe vers l'extérieur de  $\Omega$ ,  $d\sigma$  est l'élément de surface élémentaire sur  $\partial\Omega$ , et  $S$  et  $W$  sont les densités de sources et de

puits respectivement. Par application de la formule d'Ostrogradski (Lelong-Ferrand & Arnaudès, 1977, p.307) :

$$\int_{\partial\Omega} \mathbf{J} \cdot \mathbf{n} \, d\sigma = \int_{\Omega} \operatorname{div}(\mathbf{J}) \, d\mathbf{x}$$

et en faisant rentrer la dérivée par rapport au temps à l'intérieur de l'intégrale dans l'équation (3.8), on obtient :

$$\int_{\Omega} \frac{\partial f}{\partial t}(\mathbf{x}, t) \, d\mathbf{x} = \int_{\Omega} S(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} - \int_{\Omega} W(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} - \int_{\Omega} \operatorname{div}(\mathbf{J}) \, d\mathbf{x} \quad (3.10)$$

Comme l'équation (3.10) est valide pour tout  $\Omega$ , on obtient finalement l'équation de transport :

$$\frac{\partial f}{\partial t}(\mathbf{x}, t) = -\operatorname{div}(f(\mathbf{x}, t) \mathbf{v}(\mathbf{x})) + S(\mathbf{x}) - W(\mathbf{x}) \quad (3.11)$$

■

Considérons à présent le cas des modèles avec interactions. Les seules conditions requises dans la démonstration précédente sur le flux  $\mathbf{J}$  est d'être un champ de vitesse dont les coordonnées sont des fonctions  $C^1$  sur  $\mathcal{F}$  (Lelong-Ferrand & Arnaudès, 1977, p.303). La vitesse de croissance  $\mathbf{v}$  peut donc dépendre fonctionnellement, à travers  $L$ , de  $f$ , même si dans ce cas l'équation de transport (3.7) est une équation intégro-différentielle non linéaire. Ainsi :

$$\begin{aligned} \mathbf{J} &= f(\mathbf{x}) \mathbf{v}(\mathbf{x}) && \text{pour le modèle sans interaction} \\ \mathbf{J} &= f(\mathbf{x}) \mathbf{v}(\mathbf{x}, f) && \text{pour le modèle avec interactions indépendantes} \\ &&& \text{des distances} \\ \mathbf{J} &= f(\mathbf{x}) \mathbf{v}(\mathbf{x}, f|_{\vartheta(\mathbf{x})}) && \text{pour le modèle avec interactions dépendantes des} \\ &&& \text{distances} \end{aligned}$$

Afin de pouvoir transposer la démonstration précédente, il faut donc juste que l'on ait une condition qui généralise  $L_i = L_d$ , de manière à pouvoir identifier la vitesse de croissance  $\mathbf{v}$  aux deux niveaux de description.

Dans la mesure où la distribution  $f$  est une fonction  $C^1$ , l'identification de  $L_i$  à  $L_d$  nécessite d'abord qu'il y ait une infinité d'individus. On se place donc dans la limite  $N \rightarrow \infty$ ,  $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow$  constante finie. Si  $\lim_{N \rightarrow \infty} L_i = L_d$ , alors la démonstration précédente peut être réécrite pour un modèle avec interactions.

*Plus précisément* : on considère la description individuelle du peuplement  $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$  comme une réalisation de  $\{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\}$ , où les  $\mathbf{X}_i$  sont  $N$  vecteurs aléatoires indépendants identiquement distribués selon la loi de densité  $\frac{1}{N}f$  (comme l'intégrale de  $f$  vaut  $N$ ,  $\frac{1}{N}f$  est une densité). Conditionnellement à  $\{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\}$ , la variable

d'interaction  $L_i$  des modèles individuels est une fonction de  $\mathbf{x} \in \mathcal{F}$ . Pour une valeur fixée de  $\mathbf{x} \in \mathcal{F}$ ,  $L_i(\mathbf{x}, \{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\})$  peut être considéré comme une variable aléatoire. On dit que  $L_i$  converge vers  $L_d$ , et on écrit  $\lim_{N \rightarrow \infty} L_i = L_d$  (ou  $L_i \xrightarrow{P} L_d$ ), si pour tout  $\mathbf{x} \in \mathcal{F}$  la variable aléatoire  $L_i(\mathbf{x}, \{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\})$  converge en probabilité vers  $L_d(\mathbf{x}, f)$  quand  $N \rightarrow \infty$ . ■

**Passage de l'équation de transport à l'équation individuelle.** Réciproquement, dans le cas d'un modèle sans interactions, l'équation (3.6) s'obtient à partir de l'équation (3.7) en remplaçant  $f$  par une somme de distributions de Dirac  $\sum_{i=1}^n \delta(\mathbf{x} = \mathbf{x}_i)$  (Gardiner, 1985, p.53-54).

*Démonstration* : soit  $(v_1, \dots, v_n) = \mathbf{v} \in \mathbb{R}^n$  les composantes du champ de vitesse; l'équation de transport s'écrit :

$$\frac{\partial f}{\partial t}(\mathbf{x}, t) = - \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} (v_i(\mathbf{x}) f(\mathbf{x}, t))$$

En remplaçant dans cette équation  $f(\mathbf{x}, t)$  par une distribution de Dirac  $\delta(\mathbf{x} - \Phi(t))$ , on obtient :

$$- \sum_{i=1}^n \frac{\partial \delta}{\partial x_i}(\mathbf{x} - \Phi(t)) \frac{\partial \phi_i}{\partial t}(t) = - \sum_{i=1}^n \left\{ \frac{\partial v_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \delta(\mathbf{x} - \Phi(t)) + v_i(\mathbf{x}) \frac{\partial \delta}{\partial x_i}(\mathbf{x} - \Phi(t)) \right\}$$

où  $(\phi_1, \dots, \phi_n)$  sont les composantes de  $\Phi$ . Soit  $\varphi$  une fonction test ; on calcule le produit scalaire au sens de la norme  $L^2$  de  $\varphi$  avec chacun des membres de l'équation, ce qui conduit à :

$$\begin{aligned} & - \sum_{i=1}^n \frac{\partial \phi_i}{\partial t}(t) \int \frac{\partial \delta}{\partial x_i}(\mathbf{x} - \Phi(t)) \varphi(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \\ & = - \sum_{i=1}^n \left\{ \int \frac{\partial v_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \delta(\mathbf{x} - \Phi(t)) \varphi(\mathbf{x}) d\mathbf{x} + \int v_i(\mathbf{x}) \frac{\partial \delta}{\partial x_i}(\mathbf{x} - \Phi(t)) \varphi(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \right\} \\ & = - \sum_{i=1}^n \left\{ \frac{\partial v_i}{\partial x_i}[\Phi(t)] \varphi[\Phi(t)] + \int v_i(\mathbf{x}) \frac{\partial \delta}{\partial x_i}(\mathbf{x} - \Phi(t)) \varphi(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \right\} \end{aligned}$$

Par définition de la dérivée d'une distribution,  $\int \delta' \psi = - \int \delta \psi'$ , ce qui donne :

$$\begin{aligned} & + \sum_{i=1}^n \frac{\partial \phi_i}{\partial t}(t) \int \delta(\mathbf{x} - \Phi(t)) \frac{\partial \varphi}{\partial x_i}(\mathbf{x}) d\mathbf{x} = \\ & \sum_{i=1}^n - \frac{\partial v_i}{\partial x_i}[\Phi(t)] \varphi[\Phi(t)] + \int \left[ \frac{\partial v_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \varphi(\mathbf{x}) + v_i(\mathbf{x}) \frac{\partial \varphi}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right] \delta(\mathbf{x} - \Phi(t)) d\mathbf{x} \end{aligned}$$

soit après intégration et simplification :

$$\sum_{i=1}^n \frac{\partial \phi_i}{\partial t}(t) \frac{\partial \varphi}{\partial x_i}[\Phi(t)] = \sum_{i=1}^n v_i[\Phi(t)] \frac{\partial \varphi}{\partial x_i}[\Phi(t)]$$

Comme cette égalité est vraie pour toute fonction test  $\varphi$ , on obtient finalement :

$$\frac{\partial \phi_i}{\partial t}(t) = v_i[\Phi(t)] , \forall i \quad \text{ou} \quad \frac{\partial \Phi}{\partial t} = \mathbf{v}(\Phi)$$

ce qui est l'équation de mouvement pour une particule. ■

Dans le cas de modèles avec interactions, la démonstration se transpose sans problème à condition d'avoir simplement :

$$L_d \left( \mathbf{x}, \sum_{i=1}^N \delta(\mathbf{x} = \mathbf{x}_i) \right) = L_i(\mathbf{x}, \{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}) \quad (3.12)$$

### Composantes mortalité et recrutement

Dans les modèles individuels, le recrutement et la mortalité définissent la dynamique de l'effectif total  $N$ . Dans les modèles de distribution, la mortalité se traduit par un terme de puits dans l'équation de transport (3.7) :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\text{div}(f\mathbf{v}) - mf \quad (3.13)$$

où  $m$  est le taux de mortalité. Le recrutement s'exprime comme une condition aux limites quand l'une des variables d'état atteint son minimum : soit  $x_{*i}^{\min} = \min_{\mathbf{x}_* \in \mathcal{G}} \{x_{*i} : \mathbf{x}_* = (x_{*1}, \dots, x_{*p})\}$  et  $\partial \mathcal{G} = \cup_i \{\mathbf{x}_* = (x_{*1}, \dots, x_{*p}) \in \mathcal{G} : x_{*i} = x_{*i}^{\min}\}$ . Alors :

$$\forall \mathbf{z} \in \partial \mathcal{G}, f(\mathbf{z}) \mathbf{v}(\mathbf{z}) = \mathbf{r}(\mathbf{z})$$

où  $\mathbf{r}$  est le taux de recrutement (nombre de jeunes arbres ayant les caractéristiques  $\mathbf{z}$  qui entrent dans la population par unité de temps).

## 3.2 Application au modèle type modèle de trouées

Dans cette partie la méthodologie qui a été développée précédemment est appliquée au modèle type modèle de trouées qui a été construit au chapitre 1. La même démarche est suivie : préciser l'espace des phases, puis exprimer les interactions entre arbres dans chacune des six cases du tableau 3.1, enfin modéliser la dynamique dans chacun des cas. De manière à rester aussi général que possible, les équations spécifiques au modèle considéré sont rappelées en dernier.

### 3.2.1 Espace des phases

À part les coordonnées spatiales, chaque arbre est décrit par son diamètre et sa hauteur. Ces variables appartiennent à l'espace  $\mathcal{G} = \mathcal{D} \times \mathcal{H}$  où  $\mathcal{D} = [D_{\min}, +\infty[$  and  $\mathcal{H} = [H_{\min}, +\infty[$ . Le diamètre minimum  $D_{\min} = 10$  cm est imposé par le protocole d'inventaire à Paracou. La hauteur minimale  $H_{\min} = 1$  m a été choisie de manière à être inférieure à la hauteur minimale des arbres de diamètre supérieur à  $D_{\min}$ . Un arbre recruté a donc le diamètre  $D_{\min}$  et une hauteur supérieure ou égale à  $H_{\min}$ . Dans les modèles de distribution,  $f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q})$  est le nombre d'arbres de diamètre  $x$ , de hauteur  $y$ , localisés en  $\mathbf{q}$ , par unité de diamètre, de hauteur et de surface, alors que  $f_*(x, y) = \int_{\mathcal{A}} f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q}) d\mathbf{q}$  donne le nombre d'arbres de diamètre  $x$  et de hauteur  $y$  par unité de diamètre et de hauteur.

La parcelle  $\mathcal{A}$  est un carré  $[0, 250] \times [0, 250]$  (en mètres) que l'on considère à nouveau comme un tore (cf. chapitre 1 p.41).

Le rayon  $R$  de la couronne d'un arbre est également utilisé comme variable secondaire, et est simplement proportionnel au diamètre (cf. équation 1.7 p.21).

### 3.2.2 Interactions entre arbres

Plutôt que de partir de la définition de la variable d'interaction qui a été donnée au chapitre 1 (équation 1.9 p.22), on part d'une définition plus en amont qui permet d'établir plus facilement l'expression de  $L$  pour les différents modèles du tableau 3.1.

Soit  $z \in \mathcal{H}$  une altitude,  $\mathbf{q} \in \mathcal{A}$  une position sur la parcelle, et  $X$  l'état du peuplement. On définit un champ tridimensionnel  $\mathcal{L}$  tel que  $\mathcal{L}(z, \mathbf{q}, X)$  est le nombre d'arbres dont la couronne surplombe le point  $\mathbf{q}$  et se situe au-dessus de l'altitude  $z$ . Le voisinage  $\vartheta(D, \mathbf{q})$  d'un arbre de diamètre  $D \in \mathcal{D}$  situé en  $\mathbf{q} \in \mathcal{A}$  est le disque de rayon  $\rho D$  centré sur  $\mathbf{q}$  (où  $\rho$  est le rapport  $R/D$ ; cf. équation 1.7 p.21). On prendra garde à ce que  $\vartheta(D, \mathbf{q})$  représente un voisinage spatial ( $\subset \mathcal{A}$ ) autour de  $\mathbf{q}$ . Il représente la projection au sol de la couronne de l'arbre. La pression de compétition exercée sur un arbre de diamètre  $D$  et hauteur  $H$  situé en  $\mathbf{q}$  est quantifiée par  $L_{\vartheta}(D, H, \mathbf{q}, X)$ , qui est défini comme la valeur moyenne de  $\mathcal{L}(H, \mathbf{s}, X)$  quand  $\mathbf{s}$  décrit  $\vartheta(D, \mathbf{q})$ :

$$L_{\vartheta}(D, H, \mathbf{q}, X) = \frac{1}{\nu(\vartheta(D, \mathbf{q}))} \int_{\vartheta(D, \mathbf{q})} \mathcal{L}(H, \mathbf{s}, X) d\mathbf{s} \quad (3.14)$$

Cette variable peut donc être interprétée comme le nombre moyen d'arbres qui se situent au-dessus de l'individu considéré.

Calculons à présent à partir de cette définition l'expression de  $L$  pour chacun des six modèles du tableau 3.1.

### Modèle arbre dépendant des distances

Un arbre de diamètre  $D$  et hauteur  $H$  situé en  $\mathbf{q}$  a une couronne qui surplombe le point  $\mathbf{s}$  au-dessus de l'altitude  $z$  si et seulement si  $H > z$  et  $\|\mathbf{s} - \mathbf{q}\| < \rho D$ , où  $\|\cdot\|$  est la norme usuelle de  $\mathbb{R}^2$ . Donc :

$$\mathcal{L}(z, \mathbf{s}, X) = \sum_{i=1}^N \mathbf{I}(H_i > z) \mathbf{I}(\|\mathbf{s} - \mathbf{q}_i\| < \rho D_i) \quad (3.15)$$

où  $X = \{(D_1, H_1, \mathbf{q}_1), \dots, (D_N, H_N, \mathbf{q}_N)\}$  et  $\mathbf{I}(p)$  est la fonction indicatrice de la propriété  $p$  ( $\mathbf{I}(p) = 1$  si  $p$  est vraie,  $= 0$  si  $p$  est fausse). La variable d'interaction  $L_{i\vartheta}$  est la moyenne du champ  $\mathcal{L}$  sur la couronne de l'arbre :

$$\begin{aligned} L_{i\vartheta}(D, H, \mathbf{q}, X) &= \frac{1}{\pi (\rho D)^2} \int_{\vartheta(D, \mathbf{q})} \mathcal{L}(H, \mathbf{s}, X) d\mathbf{s} \\ &= \frac{1}{\pi (\rho D)^2} \sum_{i=1}^N \mathbf{I}(H_i > H) \int_{\vartheta(D, \mathbf{q})} \mathbf{I}(\|\mathbf{s} - \mathbf{q}_i\| < \rho D_i) d\mathbf{s} \\ &= \frac{1}{\pi (\rho D)^2} \sum_{i=1}^N \mathbf{I}(H_i > H) \int_{\vartheta(D, \mathbf{q}) \cap \vartheta(D_i, \mathbf{q}_i)} d\mathbf{s} \\ &= \frac{1}{\pi (\rho D)^2} \sum_{i=1}^N \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}_i\|, \rho D, \rho D_i) \mathbf{I}(H_i > H) \quad (3.16) \end{aligned}$$

où  $\omega(d, r, R)$  est la surface d'intersection de deux disques de rayons  $r$  et  $R$  situés à une distance  $d$  l'un de l'autre (cf. figure 1.2 p.22). On retrouve ainsi la même expression de  $L$  que celle utilisée au chapitre 1 pour le modèle arbre type modèle de trouées (cf. équation 1.9 p.22).

### Modèle arbre indépendant des distances

Pour obtenir  $L_{i*}$  à partir de  $L_{i\vartheta}$ , l'approximation du champ moyen est effectuée. En remplaçant  $L_{i\vartheta}$  dans l'équation (3.4) par son expression dans l'équation (3.16), on obtient :

$$\begin{aligned} L_{i*}(D, H, X) &= \frac{1}{\nu(\mathcal{A}) \pi (\rho D)^2} \int_{\mathcal{A}} \sum_{i=1}^N \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}_i\|, \rho D, \rho D_i) \mathbf{I}(H_i > H) d\mathbf{q} \\ &= \frac{1}{\nu(\mathcal{A}) \pi (\rho D)^2} \sum_{i=1}^N \mathbf{I}(H_i > H) \int_{\mathcal{A}} \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}_i\|, \rho D, \rho D_i) d\mathbf{q} \end{aligned}$$

Comme  $\mathcal{A}$  est considéré comme un tore,

$$\int_{\mathcal{A}} \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, r, R) d\mathbf{q} = \pi r^2 \times \pi R^2 \quad (3.17)$$

de sorte que :

$$L_{i^*}(H, X) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \sum_{i=1}^N D_i^2 \mathbf{I}(H_i > H) \quad (3.18)$$

où il apparaît que  $L_{i^*}$  est en fait indépendant de  $D$ . Cette expression correspond, à une constante multiplicative près, à l'expression du LAI des modèles de trouées (équation A.21 p.263) avec une distribution de Dirac de la surface foliaire comme dans les modèles JABOWA-FORET.

### Modèle arbre sans interaction

Comme suggéré dans l'équation (3.5), la variable  $L$  pour le modèle sans interactions pourrait être calculée à partir de l'équation (3.18) en figeant l'état du peuplement dans un état de référence  $X_{\text{ref}}$ . La variable  $L$  serait alors une fonction de la hauteur seulement. Néanmoins, afin de conserver le lien avec le modèle construit au chapitre 1, on a préféré utiliser la relation moyenne entre  $L$  et le diamètre  $D$  qui a été établie au chapitre 1 :  $L_{i\emptyset}(D)$  est donc donné par l'équation (1.19) page 33.

### Modèle de distribution dépendant des distances

Comme  $f_{\vartheta}(u, v, \mathbf{r})$  représente le nombre d'arbres de diamètre  $u$  et hauteur  $v$  situés en  $\mathbf{r}$ , par unité de diamètre, de hauteur et de surface, le nombre d'arbres dont la couronne surplombe le point  $\mathbf{s}$  au-dessus de l'altitude  $y$  s'écrit à présent :

$$\mathcal{L}(y, \mathbf{s}, f_{\vartheta}) = \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du f_{\vartheta}(u, v, \mathbf{r}) \mathbf{I}(\|\mathbf{s} - \mathbf{r}\| < \rho u) \quad (3.19)$$

Le terme qui dépend de  $\mathbf{I}$  dans cette équation signifie qu'un arbre situé en  $\mathbf{r}$  ne peut faire de l'ombre en  $\mathbf{s}$  que si le rayon  $\rho u$  de sa couronne est supérieur à la distance de  $\mathbf{r}$  à  $\mathbf{s}$ .

La valeur moyenne de  $\mathcal{L}(y, \mathbf{s}, f_{\vartheta})$  quand  $\mathbf{s}$  décrit le disque  $\vartheta(x, \mathbf{q})$  de rayon  $\rho x$  centré en  $\mathbf{q}$  vaut donc :

$$\begin{aligned} L_{d\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, f_{\vartheta}) &= \frac{1}{\pi (\rho x)^2} \int_{\vartheta(x, \mathbf{q})} \mathcal{L}(y, \mathbf{s}, f_{\vartheta}) d\mathbf{s} \\ &= \frac{1}{\pi (\rho x)^2} \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du f_{\vartheta}(u, v, \mathbf{r}) \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \end{aligned} \quad (3.20)$$

### Modèle de distribution indépendant des distances

L'approximation du champ moyen permet encore une fois d'obtenir  $L_{d*}$  à partir de  $L_{d\vartheta}$ . En remplaçant  $L_{d\vartheta}$  dans l'équation (3.4) par son expression dans (3.20), on obtient :

$$\begin{aligned} L_{d*}(x, y, f_{\vartheta}) &= \frac{1}{\nu(\mathcal{A}) \pi (\rho x)^2} \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{q} \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du f_{\vartheta}(u, v, \mathbf{r}) \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \\ &= \frac{1}{\nu(\mathcal{A}) \pi (\rho x)^2} \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du f_{\vartheta}(u, v, \mathbf{r}) \left\{ \int_{\mathcal{A}} \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) d\mathbf{q} \right\} \end{aligned}$$

et en utilisant à nouveau l'équation (3.17),

$$L_{d*}(y, f_*) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} u^2 f_*(u, v) du \quad (3.21)$$

où  $f_*(u, v) = \int_{\mathcal{A}} f_{\vartheta}(u, v, \mathbf{r}) d\mathbf{r}$ . Il apparaît à nouveau que  $L_{d*}$  ne dépend pas du diamètre  $x$ .

### Modèle de distribution sans interactions

La même relation que précédemment (équation 1.19 p.33) est utilisée pour relier la variable  $L$  au diamètre  $x$  :

$$L_{d\varnothing}(x) = L_0 \exp\left(-\frac{x}{D_c}\right) \quad (3.22)$$

### 3.2.3 Dynamique

De même qu'au chapitre 1, une simplification est faite en imposant une taille de population constante :

$$\frac{dN}{dt} = 0 \quad (3.23)$$

Le recrutement compense donc exactement la mortalité en termes d'effectif. Les modèles développés ne peuvent donc pas rendre compte de la dynamique de la succession.

### Modèles arbre

L'équation de croissance (3.6) est intégrée pour chaque individu selon un schéma de Newton :

$$\mathbf{x}(t + \Delta t) = \mathbf{x}(t) + \mathbf{v}(\mathbf{x}, L_i) \Delta t$$

avec un pas de temps  $\Delta t = 1$  an. La variable d'interaction  $L_i$  est donnée par les équations (3.16), (3.18) et (1.19) pour les modèles dépendant des distances, indépendant des distances et sans interactions respectivement.

La mort est modélisée de façon stochastique, de la même manière qu'au chapitre 1 : soit  $m$  la probabilité pour un arbre de mourir entre les instants  $t$  et  $t + \Delta t$ . Cette probabilité est comparée à un nombre  $U$  tiré suivant une loi uniforme sur  $[0, 1]$ . Si  $U < m$  l'arbre est enlevé, autrement il reste vivant. Chaque arbre qui disparaît est immédiatement remplacé par un jeune arbre, de sorte que l'effectif total est gardé constant. Les arbres recrutés ont pour caractéristiques initiales  $(D_{\min}, H, \mathbf{q})$  (pour le modèle dépendant des distances) ou  $(D_{\min}, H)$  (pour le modèle indépendant des distances), où  $H$  est tiré au hasard selon une loi de densité  $\eta$  et  $\mathbf{q}$  suit une loi uniforme sur la parcelle.

### Modèles de distribution

La croissance et la mortalité sont modélisées par l'équation de transport (3.13). En posant  $\mathbf{v} = [a \ b \ \mathbf{0}]'$  pour les modèles indépendants des distances, ou  $\mathbf{v} = [a \ b]'$  pour les modèles dépendants des distances, où  $a$  est la vitesse de croissance en diamètre,  $b$  est la vitesse de croissance en hauteur, et  $\mathbf{0}$  signifie simplement qu'un arbre ne se déplace pas, cette équation s'écrit :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \{a(x, y, L_d) f\} - \frac{\partial}{\partial y} \{b(x, y, L_d) f\} - m f \quad (3.24)$$

La variable d'interaction  $L_d$  est donnée par les équations (3.20), (3.21) et (3.22) pour les modèles dépendant distances, indépendant des distances et sans interactions respectivement.

L'équation (3.24) doit être complétée par des conditions aux limites sur le bord  $\partial\mathcal{F}$  de  $\mathcal{F}$  :

- comme  $\mathcal{A}$  est un tore, des conditions aux limites périodiques sont imposés sur le bord de  $\mathcal{A}$  :

$$\forall (x, y) \in \mathcal{D} \times \mathcal{H}, \lim_{\mathbf{q} \rightarrow \mathbf{q}_0} f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q}) = \lim_{\mathbf{q} \rightarrow \bar{\mathbf{q}}_0} f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q}) \quad (3.25)$$

où pour tout  $\mathbf{q}_0 \in \partial\mathcal{A}$ ,  $\bar{\mathbf{q}}_0$  est le point sur le bord opposé à celui de  $\mathbf{q}_0$ . Cette condition aux limites n'est requise que pour le modèle dépendant des distances (ce que l'on a indiqué par l'indice  $\vartheta$ ) ;

- sur le bord de  $\mathcal{H}$  une condition de Dirichlet homogène (Strauss, 1992) est imposée :

$$f = 0 \quad \text{quand} \quad y = H_{\min} \quad (3.26)$$

ce qui traduit simplement que la hauteur  $H_{\min}$  est inférieure à la plus petite hauteur des arbres de diamètre  $[D_{\min}, +\infty[$  (cf. § 3.2.1 : il n'existe pas d'arbre de diamètre  $\geq 10$  cm dont la hauteur vaille 1 m).

- la condition aux limites sur le bord de  $\mathcal{D}$  traduit le recrutement. Une condition de Dirichlet inhomogène est imposée :

$$af = r\eta \quad \text{quand } x = D_{\min} \quad (3.27)$$

où  $r \in \mathbb{R}$  est le taux total de recrutement (nombre total de recrutés dans la population par unité de temps) et  $\eta$  est une densité sur  $\mathcal{H}$  qui définit la distribution en hauteur des recrutés.

Le recrutement est ainsi homogène spatialement. L'expression de  $r$  découle de l'équation de conservation exprimée par (3.23) : en dérivant (3.1) par rapport au temps, on obtient :

$$0 = \frac{dN}{dt} = \int_{\mathcal{F}} \frac{\partial f}{\partial t}(\mathbf{x}) d\mathbf{x}$$

Puis en utilisant l'équation (3.24) :

$$\begin{aligned} 0 &= \int_{\mathcal{F}} \left\{ -\frac{\partial}{\partial x}(af) - \frac{\partial}{\partial y}(bf) - mf \right\} d\mathbf{x} \\ &= - \int_{\mathcal{F}/\mathcal{D}} [af]_{x=D_{\min}}^{x=+\infty} d\mathbf{y} - \int_{\mathcal{F}/\mathcal{H}} [bf]_{y=H_{\min}}^{y=+\infty} d\mathbf{y} - \int_{\mathcal{F}} mf d\mathbf{x} \end{aligned}$$

En utilisant les conditions aux limites (3.26) et (3.27) et le fait que  $f$  décroît vers zéro quand le diamètre ou la hauteur tend vers l'infini, on obtient :

$$r \int_{\mathcal{F}/\mathcal{D}} \eta d\mathbf{y} = \int_{\mathcal{F}} mf d\mathbf{x}$$

Comme  $\int_{\mathcal{H}} \eta(y) dy = 1$ , on obtient finalement :

$$r = \frac{1}{\nu(\mathcal{A})} \int_{\mathcal{D} \times \mathcal{H} \times \mathcal{A}} mf_{\theta} d\mathbf{x} \quad (3.28)$$

pour le modèle dépendant des distances, et :

$$r = \int_{\mathcal{D} \times \mathcal{H}} mf_{*,\varnothing} d\mathbf{x} \quad (3.29)$$

pour les modèles indépendant des distances et sans interactions. Dans tous les cas,  $\int_{\mathcal{F}} mf d\mathbf{x}$  représente le nombre total de morts par unité de temps.

### 3.2.4 Équations spécifiques

Les expressions pour la vitesse de croissance en diamètre  $a$ , la vitesse de croissance en hauteur  $b$ , et le taux de mortalité  $m$  sont les mêmes que pour le modèle type modèle de trouées du chapitre 1 (cf. tableau 1.3 p.42).

Le modèle arbre dépendant des distances est ainsi identique au modèle type modèle de trouées du chapitre 1, à cela près cependant que le recrutement a lieu à 10 cm de diamètre au lieu de 1 cm. L'effectif total en est réduit d'autant. De plus les arbres recrutés dans le modèle type modèle de trouées le sont à hauteur fixe (cf. § 1.1.3 p.25), tandis qu'ici la hauteur des arbres recrutés est distribuée selon une loi normale  $\mathcal{N}(h, \mathfrak{h})$  tronquée à  $\mathcal{H}$ . Les paramètres qui ne figurent pas dans le modèle arbre type modèle de trouées (cf. tableau 1.1 p.36) sont donnés dans le tableau 3.2.

TAB. 3.2: *Valeur des paramètres des modèles. Les paramètres  $\alpha_0, \alpha_1, \beta_0, \beta_1, \rho, \gamma, \theta, L_0, D_c, \mu$  sont définis dans le tableau 1.1 page 36. Les valeurs de  $h$  et  $\mathfrak{h}$  et leur intervalle de confiance à 5 % sont estimés à partir du jeu de données 4 décrit au paragraphe 1.2.1 (p.25), en considérant comme recrutés les arbres de diamètre compris entre 10 et 15 cm (243 individus). La valeur de  $N$  correspond à l'effectif de la parcelle 1 de Paracou en 1984.*

Symbole	Description	Valeur
$h$	hauteur moyenne des arbres recrutés [m]	$15,5 \pm 0,3$
$\mathfrak{h}$	écart-type de la hauteur des arbres recrutés [m]	$2,45 \pm 0,25$
$N$	effectif total	3840
$\nu(\mathcal{A})$	surface de la parcelle [ha]	6,25
$D_{\min}$	diamètre minimal [cm]	10
$H_{\min}$	hauteur minimale [m]	1

## 3.3 Calcul des prédictions des modèles

Dans cette partie on s'intéresse à la dynamique des distributions en diamètre et en hauteur du peuplement, telles qu'elles sont prédites par les six modèles du tableau 3.1. Les prédictions des modèles arbre ne peuvent être obtenues que numériquement, par simulation. Les modèles ont été programmés en langage C et les programmes sont donnés en annexe C.

Au contraire, les équations de transport à base d'EDP permettent des traitements analytiques. Le paragraphe 3.3.1 présente les méthodes analytiques permettant de calculer l'état stationnaire pour les modèles de distribution. Les méthodes numériques sont ensuite exposées au paragraphe 3.3.2.

Dans le paragraphe 3.3.3, les distributions en diamètre et en hauteur à l'état stationnaire pour les six modèles sont comparées entre elles, ainsi qu'avec les distributions observées à Paracou. Enfin le temps nécessaire pour atteindre l'état stationnaire est estimé.

Un point important est que l'on suppose désormais que l'état initial est homogène spatialement.

### 3.3.1 Solutions analytiques des équations de transport

Voyons dans l'ordre le modèle de distribution sans interactions, le modèle avec interactions indépendantes des distances, et le modèle avec interactions dépendantes des distances.

#### Modèle de distribution sans interactions

Le cas sans interactions est le plus simple, car la variable  $L$  ne dépend alors que du diamètre. Il en résulte, grâce à la forme particulière de  $a$ , que la vitesse de croissance en diamètre  $a$  ne dépend également que du diamètre. Donc tous les arbres ont la même trajectoire sur l'axe des diamètres. Ainsi dans l'espace des phases  $\mathcal{D} \times \mathcal{H}$ , étant donné l'état initial  $(D_{\min}, H)$  d'un arbre, sa trajectoire jusqu'à sa mort peut être calculée (cf. figure 3.1). Soit  $\xi(t)$  et  $\zeta(t, y)$  l'évolution au cours du temps du diamètre et de la hauteur d'un arbre dont la taille initiale est  $(D_{\min}, y)$ . Ces fonctions sont solutions du système :

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = a(\xi) & \text{et } \xi(0) = D_{\min} \\ \frac{\partial \zeta}{\partial t} = b(\xi, \zeta) & \text{et } \zeta(0, y) = y \end{cases} \quad (3.30)$$

Elles peuvent être inversées en des fonctions  $\tau$  et  $\chi$  telles que :

$$\xi(\tau(x)) = x \quad (3.31)$$

$$\zeta(\tau(x), \chi(x, y)) = y \quad (3.32)$$

La quantité  $\tau(x)$  représente le temps nécessaire à un arbre pour atteindre le diamètre  $x$  à partir de  $D_{\min}$ . La quantité  $\chi(x, y)$  représente la hauteur initiale d'un arbre qui a atteint la taille  $(x, y)$ .

En l'absence d'interactions, l'équation (3.24) est une équation de transport linéaire qui peut être résolue analytiquement. Son état stationnaire est unique et est défini par :

$$f_{\emptyset, N}(x, y) = N f_{\emptyset, 1}(x, y)$$

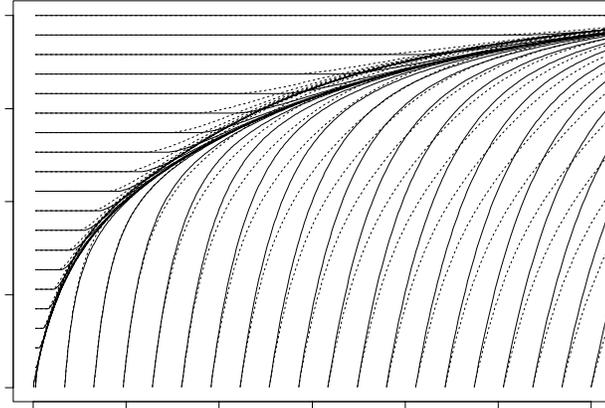


FIG. 3.1: Trajectoires  $(\xi(t), \zeta(t, y))$ , définies par l'équation (3.30), d'un arbre dans l'espace diamètre  $\times$  hauteur, selon le modèle sans interactions (—) et selon le modèle avec interactions indépendantes des distances ( $\cdots$ ). Dans le modèle sans interactions,  $L$  est une fonction du diamètre seulement; dans le modèle indépendant des distances, les trajectoires sont calculées dans l'état stationnaire où  $L$  peut être considéré comme une fonction de la hauteur seulement.

où

$$f_{\emptyset,1}(x, y) = C\eta(\chi(x, y)) \exp\left\{-\int_0^{\tau(x)} q(\xi(s), \zeta(s, \chi(x, y))) ds\right\} \quad (3.33)$$

et  $C$  est une constante de normalisation qui est calculée de sorte que l'intégrale de  $f_{\emptyset,1}$  vaille 1, et  $q$  est la fonction :

$$q(x, y) = m(x) + \frac{da}{dx}(x) + \frac{\partial b}{\partial y}(x, y) = \mu a(x) + \frac{\partial b}{\partial y}(x, y) \quad (3.34)$$

(où la dernière égalité est une conséquence de l'équation 1.21 p.34).

*Démonstration* : l'état stationnaire du modèle de distribution sans interactions est la solution sur  $[D_{\min}, +\infty[ \times [H_{\min}, +\infty[$  de l'EDP :

$$\frac{\partial}{\partial x} \{a(x) f\} + \frac{\partial}{\partial y} \{b(x, y) f\} + m(x) f = 0 \quad (3.35)$$

avec les conditions aux limites :

$$\begin{cases} f(D_{\min}, y) = C\eta(y) \\ f(x, H_{\min}) = 0 \end{cases}$$

où  $C$  est une constante égale au taux total de recrutement divisé par la vitesse de croissance en  $D_{\min}$ .

L'équation (3.35) peut encore s'écrire :

$$a(x) \frac{\partial f}{\partial x} + b(x, y) \frac{\partial f}{\partial y} + q(x, y) f = 0 \quad (3.36)$$

où  $q(x, y)$  est donné par l'équation (3.34).

En dérivant chaque membre de l'équation (3.31) par rapport à  $x$ , on obtient :

$$\frac{d\xi}{dt} \frac{d\tau}{dx} = 1 \Rightarrow \tau' = \frac{1}{(d\xi/dt)} = \frac{1}{a} \quad (3.37)$$

De même en dérivant chaque membre de l'équation (3.32) par rapport à  $x$  et  $y$ , on obtient :

$$\begin{aligned} \tau' \frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial \zeta}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial x} &= 0 \Rightarrow \frac{b}{a} + \frac{\partial \zeta}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial x} = 0 \\ \frac{\partial \zeta}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial y} &= 1 \Rightarrow \frac{\partial \zeta}{\partial z} = \frac{1}{\partial \chi / \partial y} \end{aligned}$$

d'où :

$$a \frac{\partial \chi}{\partial x} + b \frac{\partial \chi}{\partial y} = 0 \quad (3.38)$$

On réalise alors le changement de variables  $(x, y) \rightarrow (t, z)$  avec :

$$\begin{cases} t = \tau(x) \\ z = \chi(x, y) \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x = \xi(t) \\ y = \zeta(t, z) \end{cases}$$

Soit  $g(t, z) = f(\xi(t), \zeta(t, z))$  la distribution par rapport aux nouvelles variables.

Les règles de dérivation d'une fonction composée donnent :

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial x} &= \frac{\partial g}{\partial t} \frac{\partial \tau}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial x} = \tau' \frac{\partial g}{\partial t} + \frac{\partial g}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial x} \\ \frac{\partial f}{\partial y} &= \frac{\partial g}{\partial t} \frac{\partial \tau}{\partial y} + \frac{\partial g}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial y} = \frac{\partial g}{\partial z} \frac{\partial \chi}{\partial y} \end{aligned}$$

de sorte que l'équation (3.36) devient :

$$a\tau' \frac{\partial g}{\partial t} + \frac{\partial g}{\partial z} \left( a \frac{\partial \chi}{\partial x} + b \frac{\partial \chi}{\partial y} \right) + qg = 0$$

En utilisant les équations (3.37) et (3.38), cette équation se simplifie en :

$$\frac{\partial g}{\partial t} = -q(\xi(t), \zeta(t, z)) g$$

dont la solution est :

$$g(t, z) = g_0(z) \exp \left\{ - \int_0^t q(\xi(s), \zeta(s, z)) ds \right\}$$

avec

$$g_0(z) = g(0, z) = g(\tau(D_{\min}), \chi(D_{\min}, z)) = f(D_{\min}, z) = C\eta(z)$$

En revenant aux anciennes variables  $(x, y)$ , on obtient finalement :

$$f(x, y) = C\eta(\chi(x, y)) \exp \left\{ - \int_0^{\tau(x)} q(\xi(s), \zeta(s, \chi(x, y))) ds \right\}$$

■

### Modèle de distribution indépendant des distances

Dans ce cas la variable d'interaction  $L_*$  dépend à la fois de la hauteur et de l'ensemble de la distribution  $f_*$ . L'équation (3.24) est alors une équation intégro-différentielle non linéaire qui ne peut pas facilement être résolue analytiquement. On peut néanmoins proposer une méthode analytique pour vérifier qu'une distribution candidate  $f_*$  définit effectivement l'état stationnaire. Cette méthode est basée sur le fait que, si l'on fixe la distribution  $f_*$  dans l'expression de  $L_*$ , alors une EDP linéaire est obtenue, qui peut être résolue analytiquement par le même calcul que celui exposé dans le paragraphe précédent.

Plus formellement : pour une distribution  $h$  sur  $\mathcal{G}$  donnée, soit  $L_h(z)$  la fonction :

$$L_h(y) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} u^2 h(u, v) du$$

En remplaçant  $L_d$  par  $L_h$  dans l'équation (3.24), on obtient une équation de transport linéaire qui admet une unique solution stationnaire  $g$ . On définit alors un opérateur  $\Xi$  de  $C^1(\mathcal{G})$  dans  $C^1(\mathcal{G})$  tel que l'image de  $h$  par  $\Xi$  est  $g$ .

L'état stationnaire  $f$  du modèle de distribution indépendant des distances vérifie  $\Xi f = f$ . C'est une façon analytique de vérifier qu'une distribution candidate est effectivement solution, mais cela ne fournit pas la solution en question. On peut par ailleurs, en partant d'une distribution initiale  $f_0$ , prendre les images successives de  $f_0$  par  $\Xi$  ; posons :

$$f_n = \Xi^n f_0 = \underbrace{(\Xi \circ \Xi \circ \dots \circ \Xi)}_{n \text{ fois}} f_0$$

En général, la suite  $(f_n)_{n \in \mathbb{N}}$  ne converge pas vers l'état stationnaire de l'équation de transport.

*Contre-exemple* : pour simplifier les calculs, on se place en dimension 1, c'est-à-dire que  $f$  est la distribution diamétrique du peuplement définie sur  $[0, +\infty[$ , et

on considère l'équation de transport :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}(af) - mf \quad (3.39)$$

où le taux de mortalité  $m$  est constant, et la vitesse de croissance en diamètre  $a$  dépend de  $f$ . On prend par exemple :

$$a = \varphi(L) \quad \text{avec} \quad L(t) = \int_{D_s}^{+\infty} f(x, t) dx \quad (3.40)$$

où  $\varphi$  est une fonction continue de  $\mathbb{R}$  dans  $\mathbb{R}$ ,  $D_s$  est un diamètre seuil, et  $L$  est une variable de compétition qui représente le nombre de « gros » arbres (un « gros » arbre étant un arbre de diamètre supérieur à  $D_s$ ). On fixe de plus comme condition aux limites :

$$af(0, t) = Nm$$

où  $N = \int_0^{+\infty} f(x, 0) dx$  est l'effectif total dans l'état initial, de sorte que l'effectif total  $\int_0^{+\infty} f(x, t) dx$  reste constant et égal à  $N$ .

Précisons à présent la forme de l'opérateur  $\Xi$ . Pour une distribution diamétrique  $h$  donnée, soit :

$$a_h = \varphi\left(\int_{D_s}^{+\infty} h(x) dx\right)$$

la vitesse de croissance obtenue en remplaçant  $f$  par  $h$  dans l'expression de  $L$ . La solution stationnaire  $\Xi h$  de l'équation de transport :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}(a_h f) - mf$$

(où  $a_h$  est maintenant un paramètre constant) est la distribution exponentielle :

$$\Xi h(x) = N \frac{m}{a_h} \exp\left(-\frac{m}{a_h} x\right)$$

La suite du raisonnement consiste à remplacer la suite de fonctions  $(\Xi^n h)_{n \in \mathbb{N}}$  par une suite de réels  $(a_{\Xi^n h})_{n \in \mathbb{N}}$ , et à montrer qu'en choisissant  $\varphi$  de façon adéquate, on peut rendre la suite  $(a_{\Xi^n h})_{n \in \mathbb{N}}$  convergente, divergente, périodique, etc. On a :

$$\begin{aligned} a_{\Xi h} &= \varphi\left(\int_{D_s}^{+\infty} \Xi h(x) dx\right) \\ &= \varphi\left[N \frac{m}{a_h} \int_{D_s}^{+\infty} \exp\left(-\frac{m}{a_h} x\right) dx\right] \\ &= \varphi\left[N \exp\left(-\frac{m}{a_h} D_s\right)\right] \end{aligned}$$

On définit ainsi par récurrence une suite de réels  $(a_n)_{n \in \mathbb{N}}$  :

$$a_{n+1} = \varphi\left[N \exp\left(-\frac{m}{a_n} D_s\right)\right]$$

On choisit désormais  $\varphi$  de la forme :

$$\varphi(x) = \theta_1 + \theta_2 \frac{mD_s}{\log(x/N)}$$

où  $\theta_1$  et  $\theta_2$  sont des constantes strictement positives, de sorte que :

$$a_{n+1} = \theta_1 - \theta_2 a_n$$

Trois cas sont possibles en fin de compte (cf. figure 3.2) :

- si  $\theta_2 < 1$  (figure 3.2a) : la suite  $(a_n)_{n \in \mathbb{N}}$  converge vers  $a_\infty = \theta_1 / (1 + \theta_2)$ , donc la suite de fonctions  $(\Xi^n h)_{n \in \mathbb{N}}$  converge (au sens de la norme  $L^2$  notamment) vers la distribution exponentielle de paramètre  $m/a_\infty$  ;
- si  $\theta_2 = 1$  (figure 3.2b) : la suite  $(a_n)_{n \in \mathbb{N}}$  est périodique de période 2, donc la suite de fonctions  $(\Xi^n h)_{n \in \mathbb{N}}$  oscille entre deux distributions exponentielles ;
- si  $\theta_2 > 1$  (figure 3.2c) : la suite  $(a_n)_{n \in \mathbb{N}}$  diverge, donc la suite de fonctions  $(\Xi^n h)_{n \in \mathbb{N}}$  diverge également !

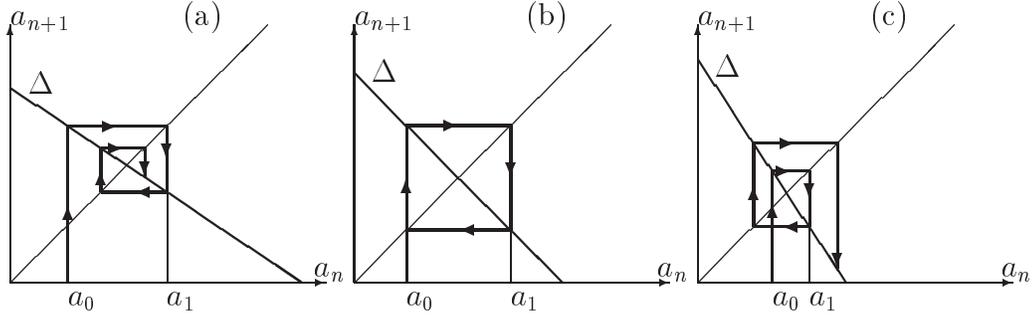


FIG. 3.2: Limites de la suite  $a_{n+1} = \theta_1 - \theta_2 a_n$  : (a)  $\theta_2 < 1$  ; (b)  $\theta_2 = 1$  ; (c)  $\theta_2 > 1$ .  $\Delta$  est la droite d'équation  $y = \theta_1 - \theta_2 x$ .

Dans les trois cas cependant il existe une solution stationnaire de l'équation (3.39) qui est la distribution exponentielle de paramètre  $m(1 + \theta_2)/\theta_1$ . Pour achever ce contre-exemple, il reste à montrer que la solution de (3.39) converge avec le temps vers cet état stationnaire. La figure 3.3 donne un exemple numérique de convergence vers l'état stationnaire dans le cas  $\theta_2 > 1$ , à défaut d'une démonstration analytique. La trajectoire représentée est définie par l'équation paramétrique  $(f(D_s, t), L(t))$ . On peut calculer :

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dt} &= \frac{d}{dt} \left\{ \int_{D_s}^{+\infty} f(x, t) dx \right\} \\ &= \int_{D_s}^{+\infty} \frac{\partial f}{\partial t}(x, t) dx \\ &= -a \int_{D_s}^{+\infty} \frac{\partial f}{\partial x}(x, t) dx - m \int_{D_s}^{+\infty} f(x, t) dx \\ &= \varphi(L) f(D_s, t) - mL \end{aligned}$$

ce qui permet de prédire le sens de variation de  $L$ . ■

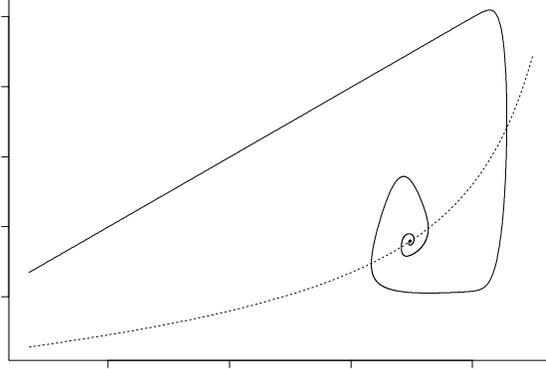


FIG. 3.3: Dynamique du système dans l'espace  $f(D_s) \times L$  : — trajectoire  $(f(D_s, t), L(t))$ ; ... courbe  $f(D_s) = mL/\varphi(L)$ , qui sépare la zone où  $dL/dt > 0$  de la zone où  $dL/dt < 0$ . Les valeurs numériques des paramètres sont :  $\theta_1 = 1,25 \text{ cm.an}^{-1}$ ,  $\theta_2 = 1,5$ ,  $D_s = 40 \text{ cm}$ ,  $m = 0,01 \text{ an}^{-1}$ ,  $N = 1$ . L'état initial est une distribution exponentielle de paramètre  $0,05 \text{ cm}^{-1}$ . Le système évolue vers un état stationnaire où  $a = 0,5 \text{ cm.an}^{-1}$ ,  $L = 0,449$  et  $f(D_s) = 0,009 \text{ cm}^{-1}$ .

### Modèle de distribution dépendant des distances

L'état initial du peuplement est pris homogène spatialement. Comme les coordonnées spatiales ne jouent aucun rôle dans l'équation (3.24), et comme les conditions aux limites sont homogènes spatialement, il en résulte qu'à tout moment la distribution est homogène spatialement :

$$\nabla_{\mathbf{q}} f_{\vartheta} = \mathbf{0} \quad (3.41)$$

Cela implique  $L_{d\vartheta} = L_{d*}$ .

*Démonstration* : l'équation (3.41) implique :  $f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q}) \equiv f_*(x, y) / \nu(\mathcal{A})$ . L'expression de  $L_{d\vartheta}$  (équation 3.20) devient donc :

$$L_{d\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, f_*) = \frac{1}{\nu(\mathcal{A}) \pi(\rho x)^2} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du f_*(u, v) \left\{ \int_{\mathcal{A}} \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) d\mathbf{r} \right\}$$

D'où en utilisant l'équation (3.17) :

$$L_{d\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, f_*) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} u^2 f_*(u, v) du = L_{d*}(y, f_*)$$



Par conséquent dès que l'état initial est spatialement homogène, les modèles de distribution dépendant des distances et indépendants des distances sont identiques. On ne présentera donc pas de résultats pour le modèle de distribution dépendants des distances.

### 3.3.2 Solutions numériques des équations de transport

Dans le cas des modèles de distribution avec interactions, une méthode analytique permettant de vérifier qu'une distribution est effectivement une solution stationnaire a été établie, mais encore faut-il avoir des distributions candidates.

Une méthode numérique a donc été mise en œuvre pour résoudre les EDP. Il y a en fait deux méthodes numériques :

- un schéma permet d'obtenir directement l'état stationnaire en résolvant numériquement l'EDP :

$$\frac{\partial}{\partial x} (a(x, L_d) f) + \frac{\partial}{\partial y} (b(x, y, L_d) f) + mf = 0 \quad (3.42)$$

avec les conditions aux limites (3.26) et (3.27) ;

- un autre permet de calculer l'évolution temporelle de la distribution en résolvant numériquement l'équation (3.24) ; l'état stationnaire est alors obtenu au bout d'un temps suffisamment long.

Dans les deux cas la méthode des différences finies a été employée (Faure, 1991, p.136). Nous présentons plus en détail le second schéma numérique dans le prochain paragraphe (le premier n'est pas présenté car il est très semblable au second, en plus simple). Puis les solutions numériques seront comparées à la solution analytique dans le cas du modèle sans interactions, ce qui permettra de montrer les limites du schéma numérique.

#### Schéma numérique pour résoudre l'équation de transport

La méthode des différences finies repose sur une discrétisation du temps et de l'espace des phases.

**Notations.** On note  $\Delta t$  le pas de temps élémentaire et  $t_n = n\Delta t$  le temps atteint au bout du  $n^e$  pas de temps. L'espace des phases  $[D_{\min}, +\infty[ \times [H_{\min}, +\infty[$  est d'une part ramené à une espace borné  $[D_{\min}, D_{\max}] \times [H_{\min}, D_{\max}]$ , d'autre part discrétisé en une grille régulière  $\{(x_i, y_j) : x_i = D_{\min} + (i + \frac{1}{2}) \Delta x, y_j = H_{\min} + (j + \frac{1}{2}) \Delta y\}$  où  $i$  (respectivement  $j$ ) est un entier compris entre 0 et  $I = \lfloor \frac{D_{\max} - D_{\min}}{\Delta x} - \frac{1}{2} \rfloor$  (respectivement  $J = \lfloor \frac{H_{\max} - H_{\min}}{\Delta y} - \frac{1}{2} \rfloor$ ), où  $\lfloor x \rfloor$  désigne la partie entière de  $x$ .

On note  $f_{ij}^n$  la valeur de la distribution au diamètre  $x_i$  et à la hauteur  $y_j$ , au temps  $t_n$ . On note également  $L_{ij}^n = L(x_i, y_j, (f_{ij}^n)_{i,j})$  la valeur discrétisée de la variable d'interaction au temps  $t_n$ , ainsi que  $a_{ij}^n = a(x_i, L_{ij}^n)$  et  $b_{ij}^n = b(x_i, y_j, L_{ij}^n)$  les valeurs discrétisées des composantes du champ de vitesse de croissance. On note enfin  $\eta_j$  la valeur de la distribution en hauteur des recrutés à la hauteur  $y_j$ .

**Choix de la grille.** Park & Petrosian (1996) recommandent de choisir  $\Delta t$  tel que :

$$\Delta t \lesssim \frac{\tau}{20}$$

où  $\tau$  est un pas de temps naturel du système. Le modèle arbre dépendant des distances repose sur un pas de temps annuel qui représente ici l'échelle de temps naturelle. On a donc choisi  $\Delta t = 0,05$  ans.

On a fixé arbitrairement  $D_{\max} = 180$  m et  $H_{\max} = 60$  m, qui représentent des tailles extrêmes d'arbres à Paracou. Le choix de  $\Delta x$  et  $\Delta y$  dépend des variations de la fonction  $f$  (Faure, 1991, p.138) : plus  $f$  a des variations fortes, plus  $\Delta x$  et  $\Delta y$  doivent être petits. Park & Petrosian (1996) recommandent de choisir  $\Delta x$  et  $\Delta y$  tels que :

$$\Delta x \lesssim \min \left| \frac{f}{\partial f / \partial x} \right| \quad \text{et} \quad \Delta y \lesssim \min \left| \frac{f}{\partial f / \partial y} \right| \quad (3.43)$$

Pour le choix de  $\Delta x$  et  $\Delta y$  on s'est basé sur la distribution  $f$  estimée à partir de l'état stationnaire du modèle arbre indépendant des distances. L'équation (3.43) conduit alors à  $\Delta x = (D_{\max} - D_{\min}) / 300 = 0,57$  cm et  $\Delta y = (H_{\max} - H_{\min}) / 100 = 0,59$  m. La grille comporte donc  $300 \times 100 = 3.10^4$  points.

**Écriture du schéma.** Plusieurs possibilités demeurent pour écrire le schéma, selon que l'on adopte une approximation centrée, décentrée à droite ou décentrée à gauche pour les dérivées, et selon que l'on adopte un schéma explicite

(le membre de droite de l'équation 3.24 est estimé au temps  $t_n$ ) ou implicite (le membre de droite est estimé au temps  $t_{n+1}$ ) (Faurre, 1991, p.140).

Le schéma implicite est d'une manière général plus stable que le schéma explicite (Bamberger, 1991 ; Park & Petrosian, 1996). Il nécessite cependant de résoudre un système linéaire dont les inconnues sont les  $f_{ij}^{n+1}$ , ce qui demande en pratique d'inverser une matrice (certes creuse) de dimension  $IJ$  lignes  $\times$   $IJ$  colonnes (ici  $IJ$  vaut  $3.10^4$ !). Nous avons donc choisi un schéma explicite.

L'approximation centrée des dérivées est d'ordre 2 alors que les approximations décentrées sont d'ordre 1 (Faurre, 1991, p.142). Malheureusement un schéma explicite avec approximation centrée pour une équation de transport est un schéma inconditionnellement *instable* (Press *et al.*, 1992, p.834-837). Nous avons donc choisi finalement un schéma explicite avec approximation décentrée à gauche, qui s'écrit :

$$f_{ij}^{n+1} = -\frac{\Delta t}{\Delta x} (a_{ij}^n f_{ij}^n - a_{i-1,j}^n f_{i-1,j}^n) - \frac{\Delta t}{\Delta y} (b_{ij}^n f_{ij}^n - b_{i,j-1}^n f_{i,j-1}^n) + (1 - m_i \Delta t) f_{ij}^n \quad (3.44)$$

La condition aux limites (3.27) pose un petit problème car elle dépend (*via* l'équation 3.29) de la valeur courante de la distribution. Nous avons donc procédé en deux temps :

1. le schéma (3.44) est calculé avec des conditions aux limites de Dirichlet homogènes :

$$\forall n, \quad f_{-1,j}^n = f_{I+1,j}^n = f_{i,-1}^n = f_{i,J+1}^n = 0$$

ce qui donne des valeurs  $f_{ij}^{n+1\bullet}$  de  $f_{ij}^{n+1}$  ;

2. la condition (3.27) est ensuite prise en compte pour arriver aux valeurs finales de  $f_{ij}^{n+1}$  :

$$\begin{aligned} - \text{pour } i > 0 : & \quad f_{ij}^{n+1} = f_{ij}^{n+1\bullet} \\ - \text{pour } i = 0 : & \quad f_{0j}^{n+1} = f_{0j}^{n+1\bullet} + \left( N - \sum_{k=0}^I \sum_{l=0}^J f_{kl}^{n+1\bullet} \Delta x \Delta y \right) \eta_j \end{aligned}$$

Un schéma de Lax (Press *et al.*, 1992, p.837), qui s'écrit :

$$f_{ij}^{n+1} = -\frac{\Delta t}{2\Delta x} (a_{i+1,j}^n f_{i+1,j}^n - a_{i-1,j}^n f_{i-1,j}^n) - \frac{\Delta t}{2\Delta y} (b_{i,j+1}^n f_{i,j+1}^n - b_{i,j-1}^n f_{i,j-1}^n) - \frac{1}{4} (1 - m_i \Delta t) (f_{i-1,j}^n + f_{i+1,j}^n + f_{i,j-1}^n + f_{i,j+1}^n)$$

a également été testé, mais avec des résultats moins bons.

Ces méthodes numériques ont été programmées en langage C.

**Stabilité du schéma.** La stabilité du schéma est étudiée par la méthode de von Neumann (Press *et al.*, 1992, p.836), qui est une méthode approximative mais facile à mettre en œuvre. Elle consiste à suivre l'évolution d'un mode de Fourier, en supposant que les coefficients de l'équation de transport évoluent lentement. En pratique on considère les coefficients  $a_{ij}^n$ ,  $b_{ij}^n$  et  $m_i$  de l'équation (3.44) constants, et on remplace  $f_{ij}^n$  par :

$$f_{ij}^n \rightarrow \xi^n \exp[\imath (ki\Delta x + lj\Delta y)]$$

où  $\imath = \sqrt{-1}$ . D'où après simplification :

$$\xi = 1 - m\Delta t - \frac{a\Delta t}{\Delta x} (1 - e^{-\imath k\Delta x}) - \frac{b\Delta t}{\Delta y} (1 - e^{-\imath l\Delta y})$$

La condition de stabilité est  $|\xi| \leq 1$  pour *tous*  $k$  et  $l$ . On a ici :

$$|\xi|^2 = \left[ 1 - m\Delta t - \frac{a\Delta t}{\Delta x} (1 - \cos k\Delta x) - \frac{b\Delta t}{\Delta y} (1 - \cos l\Delta y) \right]^2 + \left[ \frac{a\Delta t}{\Delta x} \sin k\Delta x + \frac{b\Delta t}{\Delta y} \sin l\Delta y \right]^2$$

et on a vérifié numériquement qu'avec nos valeurs de  $\Delta x$ ,  $\Delta y$  et  $\Delta t$ , l'inégalité  $|\xi|^2 \leq 1$  est vraie  $\forall k \in [0, \frac{2\pi}{\Delta x}]$ ,  $\forall l \in [0, \frac{2\pi}{\Delta y}]$ , et  $\forall (i, j)$  avec  $a = a(x_i, L_{ij})$ ,  $b = b(x_i, y_j, L_{ij})$ , et  $m = m(x_i)$ .

### Limites du schéma numérique

Dans le cas du modèle sans interactions, la solution stationnaire est connue analytiquement, et il est donc possible de la confronter aux solutions numériques. La figure 3.4 montre les distributions marginales en diamètre et en hauteur, ainsi que la relation hauteur moyenne conditionnellement au diamètre *versus* diamètre, pour chacune des trois méthodes. Peu de différences sont observées.

Cependant lorsque l'on observe les distributions bivariées en trois dimensions (figure 3.5), des différences apparaissent entre d'une part la solution analytique et d'autre part les deux solutions numériques. Dans le modèle sans interactions, les trajectoires des arbres dans l'espace  $H$  *versus*  $D$  tendent en effet très rapidement vers une séparatrice (cf. figure 3.1) qui se traduit par une relation  $H \simeq \varphi(D)$ . Il en résulte que la distribution de  $H$  conditionnellement à  $D$  est proche d'une distribution de Dirac  $\delta(y = \varphi(D))$ , ce que traduit le pic pointu de la distribution sur la figure 3.5c. Au contraire les

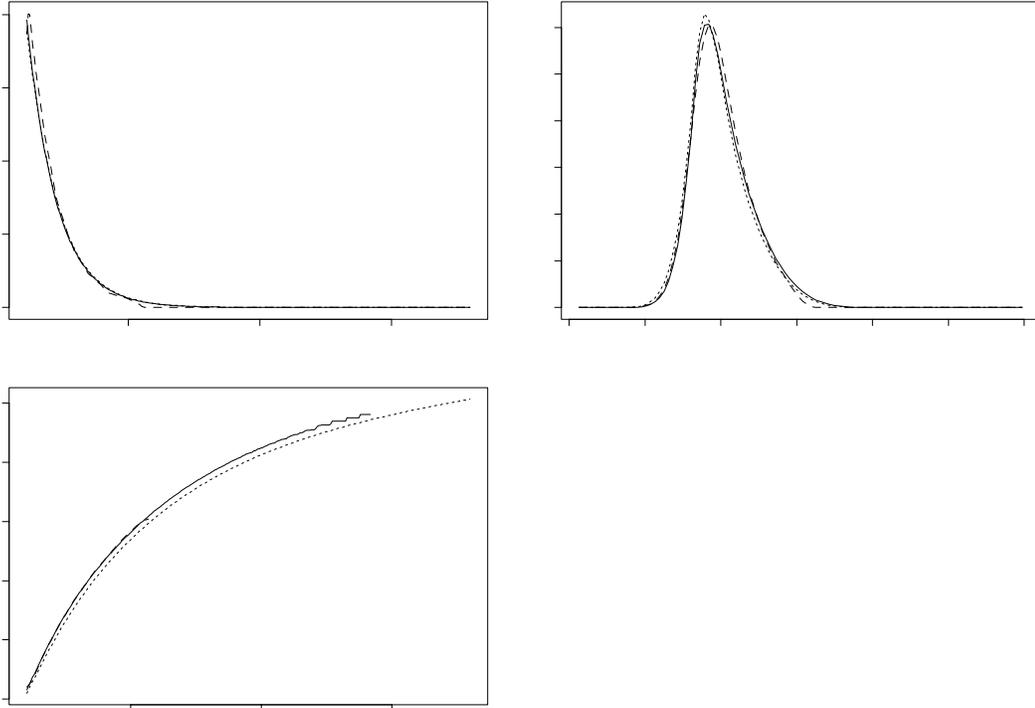


FIG. 3.4: *Comparaison des solutions analytique et numériques pour l'état stationnaire du modèle de distribution sans interactions : (a) distribution diamétrique (— : solution numérique de l'équation (3.24) dépendante du temps ; ... : solution numérique de l'équation (3.42) indépendante du temps ; -- : solution analytique) ; (b) distribution des hauteurs (même légende) ; (c) relation hauteur moyenne conditionnellement au diamètre versus diamètre (même légende).*

schémas numériques ne peuvent pas traduire des variations de la distribution à une échelle inférieure à  $\Delta x$  et  $\Delta y$ , d'où l'aspect beaucoup plus lisse de la distribution sur les figures 3.5a et b.

La figure 3.5 illustre donc les limites des méthodes numériques. On est cependant dans le cas le plus défavorable où la fonction a des variations très fortes (à la limite infinies puisqu'elle tend vers une distribution de Dirac), ce qui demanderait de prendre des intervalles élémentaires  $\Delta x$  et  $\Delta y$  très petits (à la limite nuls).

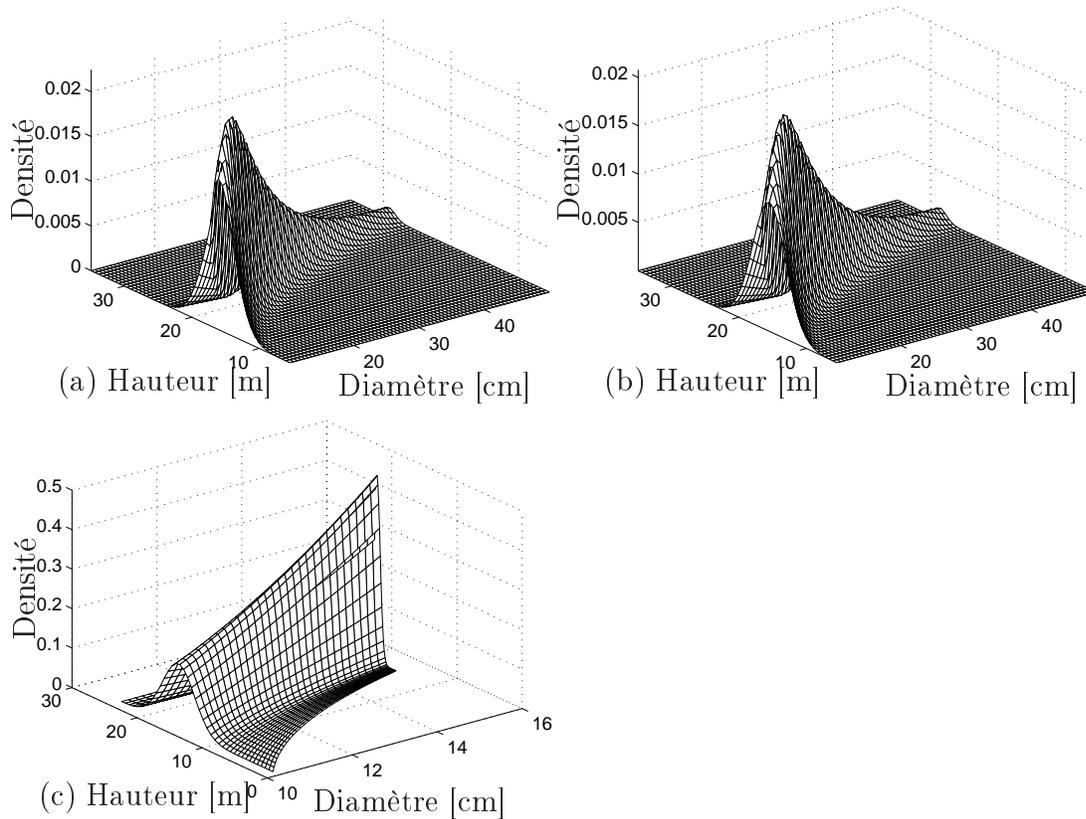


FIG. 3.5: *Distribution bivariable définissant l'état stationnaire du modèle de distribution sans interactions, calculée selon trois méthodes différentes : (a) solution numérique de l'équation (3.24) dépendante du temps ; (b) solution numérique de l'équation (3.42) indépendante du temps ; (c) solution analytique.*

### 3.3.3 État stationnaire

Pour les modèles arbre, l'état stationnaire est obtenu par simulation sur un grand nombre d'années (1000 ans). Pour les modèles de distribution, il est obtenu de façon analytique (modèle sans interactions) ou de façon numérique avec vérification analytique (interactions indépendantes des distances).

#### Unicité de l'état stationnaire

Comme le modèle de distribution sans interactions est une équation de transport linéaire, on peut démontrer qu'à partir de n'importe quel état initial le système évolue vers le même état stationnaire.

Pour le modèle de distribution avec interactions indépendantes des distances, nous n'avons pas de démonstration mathématique que l'équation

$\Xi f = f$  a une solution unique. Nous avons donc vérifié de manière empirique à partir de différents états initiaux que le système évolue toujours au bout d'un temps suffisamment long vers le même état stationnaire. Ont été choisis comme états initiaux :

- la parcelle 1 de Paracou en 1984,
- une parcelle où tous les arbres sont des recrutés (le diamètre vaut  $D_{\min}$  et la hauteur est distribuée suivant la densité  $\eta$ ),
- une parcelle où la distribution diamétrique est uniforme sur  $[D_{\min}, 180 \text{ cm}]$  et où la hauteur est calculée à partir du diamètre par la relation  $H$  versus  $D$  définie par l'équation (3.30).

### Comparaisons entre modèles, et avec les données de Paracou

La sortie des modèles de distribution est une distribution bivariée hauteur  $\times$  diamètre, alors que les modèles arbre fournissent un nuage de points  $(D_i, H_i)$ . Afin de pouvoir comparer les deux types de sorties, les données individuelles  $(D_i, H_i)$  ont été ramenées à une distribution bivariée, par une méthode non paramétrique d'estimation de densité bivariée. Il s'agit de la méthode ASH (« average shifted histogram ») qui est programmée dans S-PLUS (Scott, 1992 ; Venables & Ripley, 1994, p.140). Ne sont présentées par la suite que les distributions marginales, obtenues par intégration de la distribution bivariée  $f(x, y)$  selon  $x$  et  $y$  respectivement, ainsi que la relation  $H$  moyen conditionnellement à  $D$  versus  $D$ , obtenue par :

$$E(H|D) = \int_{\mathcal{H}} y \frac{f(D, y)}{g(D)} dy \quad \text{avec} \quad g(x) = \int_{\mathcal{H}} f(x, y) dy \quad (3.45)$$

La figure 3.6 montre ces courbes pour l'état stationnaire de chacun des cinq modèles. Les distributions observées à Paracou sont également représentées. La distribution diamétrique est à peine différente d'un modèle à l'autre. Au contraire la distribution en hauteur permet de classer les modèles en deux catégories : d'une part le modèle arbre dépendant des distances et d'autre part les quatre autres modèles. Le modèle arbre dépendant des distances a une distribution en hauteur plus étalée qui se rapproche plus de celle observée à Paracou (cf. chapitre 1 p.45).

#### 3.3.4 Temps pour atteindre l'état stationnaire

Dans le cas des modèles sans interactions, le temps pour atteindre l'état stationnaire peut être calculé : il s'agit du temps  $\tau(D_{\max})$  nécessaire pour

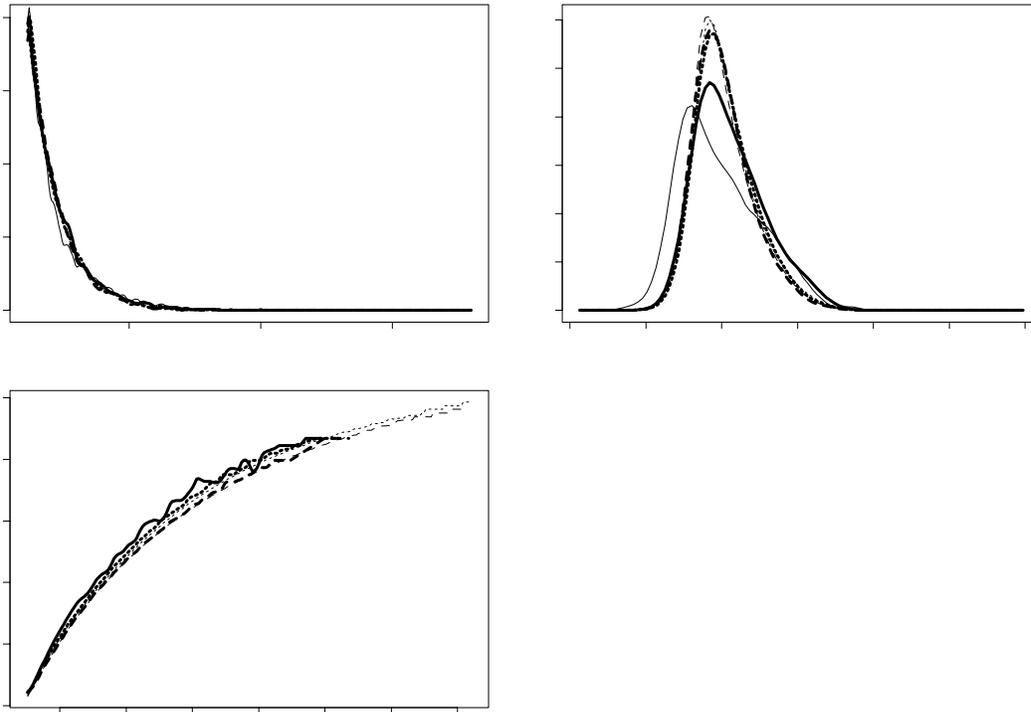


FIG. 3.6: État stationnaire des cinq modèles : (a) distribution diamétrique telle que prédite par le modèle arbre dépendant des distances (—), le modèle arbre indépendant des distances (⋯), le modèle arbre sans interactions (— —), le modèle de distribution indépendant des distances (⋯), le modèle de distribution sans interactions (— —), et telle qu'observée à Paracou (—) (cf. figure 1.14 p.45) ; (b) distribution des hauteurs (même légende) ; (c) relation hauteur moyenne conditionnellement au diamètre versus diamètre (même légende).

un arbre pour atteindre le plus gros diamètre observé à partir de  $D_{\min}$  (cf. équation 3.31). Pour les autres modèles, ce temps a été estimé en calculant une dissimilarité  $d(t)$  entre l'état courant  $f$  et l'état stationnaire  $f_{\infty}$  :

$$d(t) = \int_{\mathcal{D}} dx \int_{\mathcal{H}} dy |f(x, y, t) - f_{\infty}(x, y)|$$

La figure 3.7 montre l'évolution temporelle de  $d$  pour les cinq modèles. Leur vitesse de convergence vers l'état stationnaire est à peu près la même. Ils atteignent l'état stationnaire en environ 250 ans.

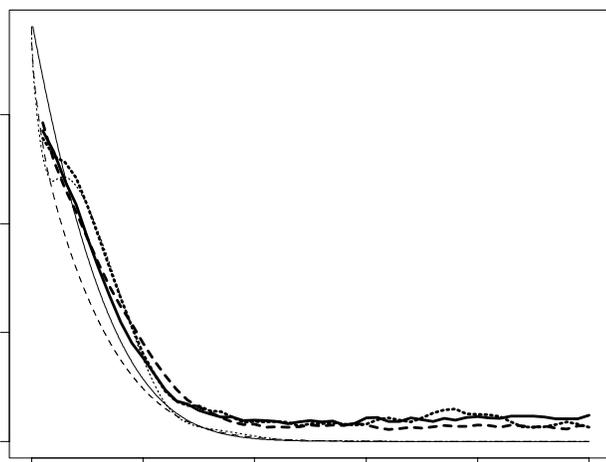


FIG. 3.7: Temps pour atteindre l'état stationnaire. Axe de gauche : évolution temporelle de l'indice de dissimilarité entre l'état courant et l'état stationnaire, pour le modèle arbre dépendant des distances (—), le modèle arbre indépendant des distances (····), le modèle arbre sans interactions (---), le modèle de distribution indépendant des distances (— · —) et le modèle de distribution sans interactions (---). Axe de droite (—) :  $1 - F_0(\xi(t))$  où  $F_0$  est la fonction de répartition des diamètres à Paracou et  $\xi(t)$  est le diamètre au temps  $t$  selon le modèle de distribution sans interactions (équation 3.31).

### 3.4 Discussion

Nous reviendrons tout d'abord sur la méthodologie permettant de passer d'un modèle à l'autre dans le tableau 3.1 (§ 3.4.1). Dans le paragraphe 3.4.2 nous discuterons de l'équivalence entre modèle, puis dans le paragraphe 3.4.3 du temps nécessaire pour atteindre l'état stationnaire. Enfin (§ 3.4.4)

la méthodologie de passage d'un modèle à un autre sera étendue dans deux directions :

1. lorsque la croissance individuelle est modélisée de façon stochastique plutôt que déterministe ;
2. lorsque le modèle individuel est vu comme un processus ponctuel dynamique.

### 3.4.1 Méthodologie pour passer d'un modèle à un autre

#### Agrégation

On s'intéresse dans ce paragraphe et le suivant à la connexion entre les deux lignes du tableau 3.1. Le schéma d'agrégation sous-jacent est le suivant :

$$\begin{array}{ccc}
 \{\mathbf{x}_i(t)\}_{i=1\dots N} & \xrightarrow{\text{modèle arbre}} & \{\mathbf{x}_i(t')\}_{i=1\dots N} \\
 \alpha \downarrow & & \\
 f(\mathbf{x}, t) & \xrightarrow{\text{modèle de distribution}} & f(\mathbf{x}, t')
 \end{array}$$

où l'opérateur d'agrégation  $\alpha$  est l'opérateur qui permet d'estimer la distribution  $f$  à partir du nuage de points  $\{\mathbf{x}_i(t)\}$ . En pratique le nombre de points  $N$  est fini et on utilise la méthode ASH pour estimer  $f$ . Ce que l'on obtient de fait est un estimateur  $\hat{f}$  de  $f$ . Pour s'affranchir du caractère aléatoire de  $\hat{f}$ , il faudrait idéalement une infinité de points  $\mathbf{x}_i$ . L'opérateur  $\alpha$  doit donc être vu comme un opérateur de l'espace  $\mathcal{F}^{\mathbb{N}}$  de dimension infinie dans l'espace  $C^1(\mathcal{F})$  de dimension infinie.

Plusieurs descriptions individuelles correspondent à la même description par une distribution. Par exemple pour toute permutation  $\pi : \mathbb{N} \rightarrow \mathbb{N}$  des entiers naturels,  $\alpha(\{\mathbf{x}_i\}_{i=1\dots\infty}) = \alpha(\{\mathbf{x}_{\pi(i)}\}_{i=1\dots\infty})$ . L'opérateur  $\alpha$  est donc bien un opérateur d'agrégation, dans le sens où il induit une perte d'information (on ne peut pas parler ici de réduction de la dimension de l'espace des phases, comme au § A.1.1 p.239, puisque les deux espaces sont de dimension infinie).

Connaissant le modèle arbre et l'opérateur d'agrégation  $\alpha$ , on peut vérifier s'il y a ou non agrégation parfaite (il s'agit de vérifier si la proposition A.5 p.243 est vraie ou non). À supposer qu'il y ait agrégation parfaite, le modèle de distribution se déduit par (cf. annexe A p.243) :

$$f(., t') = \alpha \circ (\text{modèle arbre}) \circ \alpha^{-1}[f(., t)]$$

Dans le cas présent, l'opérateur  $\alpha$  ne peut pas être explicité sous une forme utile aux calculs (au mieux peut-on écrire  $\alpha$  comme l'algorithme ASH appliqué à un échantillon de taille infinie). Ces deux étapes ne peuvent donc pas être mises en œuvre.

Pour construire malgré tout le modèle de distribution à partir du modèle arbre, la méthode pratique suivante est proposée :

1. exprimer la fonction d'interaction  $L_i$ , qui dépend des  $\{\mathbf{x}_i\}_{i=1\dots N}$ , en une fonctionnelle  $L_d$  qui dépend de  $f$ , de sorte que  $L_i \xrightarrow{P} L_d$  quand  $N \rightarrow \infty$  ;
2. transformer l'équation de croissance individuelle (3.6) sur chaque  $\mathbf{x}_i$  en une EDP de transport (3.7) sur  $f$ .

Cette méthode a été appliquée dans le cas de variables d'état continues. Elle pourrait être généralisée au cas de variables discrètes, comme l'espèce des arbres. Pour chaque combinaison  $m$  des modalités des variables discrètes, une fonction de distribution  $f_m$  résumerait les variables continues. L'évolution de chaque fonction  $f_m$  serait modélisée par une EDP, et l'ensemble de ces EDP seraient liées entre elles par l'intermédiaire de la variable d'interaction. Le modèle de distribution consisterait alors en un système d'EDP couplées.

Vérifions pour finir que dans le cas présent on a bien  $L_i \xrightarrow{P} L_d$  quand  $N \rightarrow \infty$ , où le sens de la convergence en probabilité a été précisé au paragraphe 3.1.3 page 129.

**Modèle sans interactions.** La vérification est immédiate puisque  $L_{i\emptyset} \equiv L_{d\emptyset}$ .

**Modèles indépendant des distances.** La convergence  $L_{i*} \xrightarrow{P} L_{d*}$  a lieu quand  $N \rightarrow \infty$ ,  $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow$  constante finie.

*Démonstration :* Soit  $\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N$  des vecteurs aléatoires indépendants et identiquement distribués selon la loi de densité  $\frac{1}{N}f_*$ . Pour  $y \in \mathcal{H}$  fixé, la variable d'interaction  $L_{i*}$  peut être écrite sous la forme (cf. équation 3.18) :

$$L_{i*}(y, \{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\}) = \frac{N}{\nu(\mathcal{A})} \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \phi_y(\mathbf{X}_i) \right\}$$

avec :

$$\phi_y(u, v) = \pi \rho^2 u^2 \mathbf{I}(v > y)$$

Comme conséquence du théorème central limite, on a quand  $N \rightarrow \infty$  :

$$\begin{aligned} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \phi_y(\mathbf{X}_i) &\xrightarrow{P} \mathbb{E}[\phi_y(\mathbf{X})] = \iint_{\mathcal{D} \times \mathcal{H}} \phi_y(u, v) \frac{1}{N} f_*(u, v) \, dudv \\ &= \frac{\nu(\mathcal{A})}{N} L_{d^*}(y, f_*) \end{aligned}$$

Ainsi :

$$\forall y, \quad \frac{\nu(\mathcal{A})}{N} L_{i^*}(y, \{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\}) \xrightarrow{P} \frac{\nu(\mathcal{A})}{N} L_{d^*}(y, f_*)$$

ce qui prouve que  $L_{i^*} \xrightarrow{P} L_{d^*}$  puisque  $\nu(\mathcal{A})/N$  converge vers une constante finie. ■

**Modèle dépendant des distances.** On a dans ce cas un résultat légèrement différent :  $\frac{1}{N} L_{i^*} \xrightarrow{P} \frac{1}{N} L_{d^*}$  lorsque  $N \rightarrow \infty$ .

*Démonstration* : Soit  $\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N$  des vecteurs aléatoires indépendants et identiquement distribués selon la loi de densité  $\frac{1}{N} f_\vartheta$ . Pour  $x \in \mathcal{D}$ ,  $y \in \mathcal{H}$  et  $\mathbf{q} \in \mathcal{A}$  fixés, la variable d'interaction  $L_{i\vartheta}$  peut être écrite sous la forme (cf. équation 3.16) :

$$\frac{1}{N} L_{i\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, \{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\}) = \frac{1}{\pi(\rho x)^2} \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \phi_{x,y,\mathbf{q}}(\mathbf{X}_i) \right\}$$

avec :

$$\phi_{x,y,\mathbf{q}}(u, v, \mathbf{r}) = \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \mathbf{I}(v > y)$$

Comme conséquence du théorème central limite, on a quand  $N \rightarrow \infty$  :

$$\begin{aligned} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \phi_{x,y,\mathbf{q}}(\mathbf{X}_i) &\xrightarrow{P} \mathbb{E}[\phi_{x,y,\mathbf{q}}(\mathbf{X})] \\ &= \iiint_{\mathcal{D} \times \mathcal{H} \times \mathcal{A}} \phi_{x,y,\mathbf{q}}(u, v, \mathbf{r}) \frac{1}{N} f_\vartheta(u, v, \mathbf{r}) \, dudvdr \\ &= \frac{\pi(\rho x)^2}{N} L_{d\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, f_\vartheta) \end{aligned}$$

Ainsi :

$$\forall (x, y, \mathbf{q}), \quad \frac{\pi(\rho x)^2}{N} L_{i\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, \{\mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N\}) \xrightarrow{P} \frac{\pi(\rho x)^2}{N} L_{d\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, f_\vartheta)$$
■

Dans la limite  $N \rightarrow \infty$ , le nombre d'arbre présents sur un domaine  $\Omega \subset \mathcal{A}$  compact est infini puisque ce nombre est égal à  $N \times \frac{1}{N} \int_\Omega f(x, y, \mathbf{q}) \, d\mathbf{q}$  et que  $\frac{1}{N} \int_\Omega f(x, y, \mathbf{q}) \, d\mathbf{q}$  tend vers une valeur finie. La limite considérée s'écrit donc :

$N \rightarrow \infty$ ,  $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ , qui est à confronter au cas du modèle indépendant des distances où  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow$  constante finie. La distribution  $f_\vartheta(x, y, \mathbf{q})$  doit donc être interprétée comme le résumé local d'une population infinie située au point  $\mathbf{q}$ ! Nous verrons au paragraphe 3.4.4 comment donner une interprétation plus réaliste à  $f_\vartheta$ , et les changements qui en résultent sur son équation d'évolution (3.24).

### Désagrégation

Réciproquement, une désagrégation peut être réalisée pour passer des modèles de distribution aux modèles individuels (Dhôte, 1994 ; McTague & Stansfield, 1994 ; Ritchie & Hann, 1997 ; Tang *et al.*, 1997 ; Zhang *et al.*, 1993). Dans le cadre de la méthode présentée, il reste à vérifier que la relation (3.12) tient. Dans le cas du modèle dépendant des distances, on obtient en faisant la transformation :

$$f_\vartheta(u, v, \mathbf{r}) \longrightarrow \sum_{i=1}^N \delta(u = D_i) \delta(v = H_i) \delta(\mathbf{r} = \mathbf{q}_i) \quad (3.46)$$

dans l'expression de  $L_{d\vartheta}$  (équation 3.20) :

$$\begin{aligned} L_{d\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, f_\vartheta) &= \frac{1}{\pi(\rho x)^2} \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du \left[ \sum_{i=1}^N \delta(u = D_i) \delta(v = H_i) \times \right. \\ &\quad \left. \delta(\mathbf{r} = \mathbf{q}_i) \right] \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \\ &= \frac{1}{\pi(\rho x)^2} \sum_{i=1}^N \left\{ \int_{\mathcal{H}} \mathbf{I}(v > y) \delta(v = H_i) dv \right\} \times \\ &\quad \left\{ \int_{\mathcal{A}} \delta(\mathbf{r} = \mathbf{q}_i) d\mathbf{r} \int_{\mathcal{D}} \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \delta(u = D_i) du \right\} \\ &= \frac{1}{\pi(\rho x)^2} \sum_{i=1}^N \mathbf{I}(H_i > y) \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}_i\|, \rho x, \rho D_i) \\ &= L_{i\vartheta}(x, y, \mathbf{q}, X) \end{aligned}$$

De la même manière, faire la transformation

$$f_*(u, v) \longrightarrow \sum_{i=1}^N \delta(u = D_i) \delta(v = H_i)$$

dans l'expression de  $L_{d*}$  (équation 3.21) donne  $L_{i*}$  (équation 3.18).

### Approximation du champ moyen

Alors que l'agrégation permet de simplifier la description du peuplement, l'approximation du champ moyen permet de simplifier les interactions entre arbres en ramenant des interactions locales et dépendantes des distances à des interactions globales. Une première façon de réaliser l'approximation du champ moyen a été indiquée au paragraphe 3.1.2 et consiste à remplacer la variable d'interaction  $L$  par sa moyenne spatiale sur la parcelle. Voyons à présent deux autres méthodes qui, dans le cas particulier des modèles considérés ici, lui sont équivalentes.

**Homogénéité spatiale.** La première de ces méthodes consiste à considérer l'état du peuplement homogène spatialement. On a déjà vu au paragraphe 3.3.1 que le remplacement dans  $L_{d\vartheta}$  de la distribution dépendante des distances  $f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q})$  par une distribution homogène spatialement  $f_*(x, y) / \nu(\mathcal{A})$  redonne  $L_{d*}$ .

De façon similaire, dans le modèle arbre dépendant des distances, l'homogénéité spatiale signifie que la probabilité qu'un point  $\mathbf{s} \in \mathcal{A}$  soit situé sous la couronne d'un arbre de diamètre  $D$  vaut  $\pi(\rho D)^2 / \nu(\mathcal{A})$ . Dans l'expression (3.15) de  $\mathcal{L}$ ,  $\mathbf{I}(\|\mathbf{s} - \mathbf{q}_i\| < \rho D_i)$  est la fonction indicatrice de la présence du point  $\mathbf{s}$  sous la couronne de l'arbre de diamètre  $D_i$  localisé en  $\mathbf{q}_i$ . En remplaçant ce terme par  $\pi(\rho D_i)^2 / \nu(\mathcal{A})$ , on obtient :

$$\mathcal{L}(z, X) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \sum_{i=1}^N D_i^2 \mathbf{I}(H_i > z)$$

et en mettant cette expression dans l'équation (3.14), on retrouve  $L_{i*}$  (équation 3.18).

**Voisinage de portée infinie.** La troisième façon de réaliser l'approximation du champ moyen consiste à prendre la limite de la variable d'interaction  $L$  quand la taille du voisinage tend vers l'infini. En effet, comme  $L$  est par définition la moyenne spatiale de  $\mathcal{L}$  sur le voisinage  $\vartheta$  (équation 3.14), quand  $\nu(\vartheta) \rightarrow +\infty$ ,  $L$  tend vers la valeur moyenne de  $\mathcal{L}$  sur la parcelle entière.

On peut vérifier cela directement sur  $L$ . La limite  $R \rightarrow \infty$  (où  $R$  est, on le rappelle, le rayon de la couronne) n'a de sens que si la parcelle est elle-même de taille infinie ( $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ ,  $N \rightarrow \infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow$  constante finie). Une astuce de calcul consiste à considérer de nouveau la parcelle comme un tore. La limite lorsque  $R \rightarrow +\infty$  de  $L_{\vartheta}$  vaut alors :

$$\lim_{R \rightarrow +\infty} L_{i\vartheta}(R, H, \mathbf{q}, X) = \sum_{i=1}^N \left\{ \lim_{R \rightarrow +\infty} \frac{\omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}_i\|, R, \rho D_i)}{\pi R^2} \right\} \mathbf{I}(H_i > H)$$

pour le modèle individuel (cf. équation 3.16), et :

$$\lim_{r \rightarrow +\infty} L_{d\vartheta}(r, y, \mathbf{q}, f_\vartheta) = \int_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} du f_\vartheta(u, v, \mathbf{r}) \left\{ \lim_{r \rightarrow +\infty} \frac{\omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, r, \rho u)}{\pi r^2} \right\}$$

pour le modèle de distribution (cf. équation 3.20). Comme la parcelle est assimilée à un tore :

$$\lim_{r \rightarrow +\infty} \frac{\omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, r, \rho u)}{\pi r^2} = \frac{\pi (\rho u)^2}{\nu(\mathcal{A})}$$

de sorte que finalement :

$$\lim_{R \rightarrow +\infty} L_{i\vartheta}(R, H, \mathbf{q}, X) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \sum_{i=1}^N D_i^2 \mathbf{I}(H_i > H) = L_{i*}(H, X)$$

pour le modèle individuel, et :

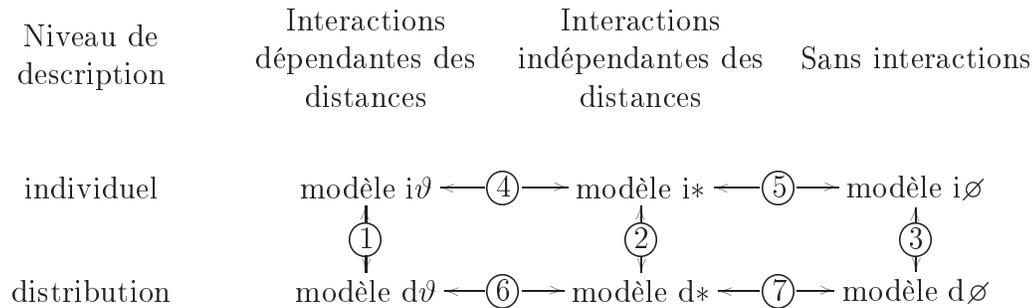
$$\lim_{r \rightarrow +\infty} L_{d\vartheta}(r, y, \mathbf{q}, f_\vartheta) = \frac{\pi \rho^2}{\nu(\mathcal{A})} \int_y^{+\infty} dv \int_{\mathcal{D}} u^2 f_*(u, v) du = L_{d*}(y, f_*)$$

pour le modèle de distribution.

Augmenter le rayon  $R$  de la couronne est équivalent à augmenter la portée des interactions entre arbres. On retrouve ainsi l'interprétation de l'approximation du champ moyen comme la situation où chaque arbre interagit avec tous les arbres du peuplement (Lesne, 1996 ; Pacala & Levin, 1997).

### 3.4.2 Équivalence entre modèles

Dans ce paragraphe nous réinterprétons les résultats du paragraphe 3.3.3 au regard des remarques qui viennent d'être faites. En particulier la comparaison des modèles basée sur le calcul analytique ou numérique de leur état stationnaire peut être confrontée à leur équivalence asymptotique lorsque  $N \rightarrow \infty$ . L'équivalence entre les six modèles est envisagée tour à tour, en se basant sur le diagramme suivant :



③ **Absence d'interactions : modèle arbre *versus* modèle de distribution.** Comme  $L_{i\emptyset} = L_{d\emptyset}$ , le modèle arbre et le modèle de distribution sont équivalents en l'absence d'interactions, dans la limite  $N \rightarrow \infty$ . Les différences observées entre les distributions en diamètre et en hauteur dans la figure 3.6 proviennent donc de la taille finie de la population (en particulier lorsqu'il s'agit d'estimer  $f$  à partir des  $\{\mathbf{x}_i\}$  avec la méthode ASH), et de la précision finie des calculs.

② **Interactions indépendantes des distances : modèle arbre *versus* modèle de distribution.** Comme  $L_{i*} \xrightarrow{P} L_{d*}$ , le modèle arbre et le modèle de distribution sont équivalents avec des interactions indépendantes des distances, dans la limite  $N \rightarrow \infty$ ,  $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow$  constante finie. La même remarque que précédemment peut donc être faite.

① **Interactions dépendantes des distances : modèle arbre *versus* modèle de distribution.** On a à présent  $\frac{1}{N}L_{i*} \xrightarrow{P} \frac{1}{N}L_{d*}$  lorsque  $N \rightarrow \infty$ ,  $\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ ,  $N/\nu(\mathcal{A}) \rightarrow \infty$ , et on ne peut donc plus parler comme précédemment d'équivalence entre les deux modèles. Cette non-équivalence s'observe sur la figure 3.6 où la distribution en hauteur du modèle arbre dépendant des distances est fortement différente de celle du modèle de distribution indépendant des distances, sachant que le modèle de distribution indépendant des distances est identique au modèle de distribution dépendant des distances lorsque l'on part d'un état initial homogène spatialement.

La non-équivalence entre les deux modèles résulte du fait que  $f_{d\emptyset}$  est le résumé sous forme de distribution d'une population infinie localisée en un point, et que le modèle individuel est loin d'approcher cette situation asymptotique.

Plus précisément, on verra plus loin (§ 3.4.4) que considérer  $f_{d\emptyset}$  comme le résumé local d'une population de taille infinie revient à négliger la structure spatiale interne de la population. Or on a vu au chapitre 1 (§ 1.6.2 p.61) que dans le modèle arbre dépendant des distances, la compétition pour la lumière provoque une mise à distances des gros arbres, de sorte qu'il existe une structure spatiale régulière qui a pour effet d'atténuer la compétition. La distribution des hauteurs est alors plus étalée (cf. figure 3.6). Cet effet s'observe lorsque l'on fait varier la densité  $\lambda = N/\nu(\mathcal{A})$  du peuplement, donc la compétition. La figure 3.8 montre ainsi la distribution des hauteurs dans l'état stationnaire pour le modèle arbre dépendant des distances et pour le modèle de distribution indépendants des distances, pour trois valeurs de la densité :  $\lambda = 614,4 \text{ ha}^{-1}$ , ce qui correspond à la valeur des paramètres du tableau 3.2,  $4\lambda$  et  $\lambda/4$ . Quand  $\lambda$  décroît la compétition devient moins intense

et la distribution plus étalée ; les deux modèles tendent également à produire la même distribution des hauteurs. Quand  $\lambda$  augmente la distribution devient plus pointue, et cette évolution est moins marquée pour le modèle arbre dépendant des distances grâce au mécanisme de mise à distance des arbres qui la ralentit.

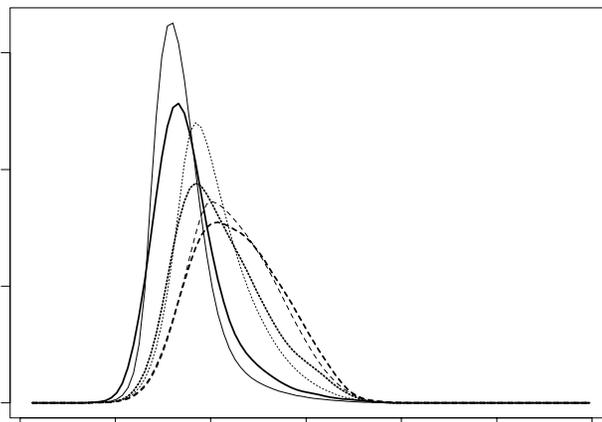


FIG. 3.8: *Distribution de la hauteur à l'état stationnaire selon le modèle arbre dépendant des distances (lignes épaisses) et le modèle de distribution indépendant des distances (lignes fines), pour trois valeurs de la densité d'arbres :  $4\lambda$  (—),  $\lambda$  (⋯) et  $\lambda/4$  (--).*

En fin de compte il existe un lien entre l'intensité de la compétition (quantifiée ici par la densité  $\lambda$ ), la structure spatiale de la population (répartition régulière des gros arbres) et l'écart entre le modèle dépendant des distances et le modèle indépendant des distances.

**④ Modèle arbre : interactions dépendantes des distances *versus* interactions indépendantes des distances.** Le modèle arbre dépendant des distances n'est pas équivalent au modèle arbre indépendant des distances, comme cela apparaît sur la figure 3.6. Dans le modèle dépendant des distances, les arbres adoptent une répartition spatiale régulière qui atténue la compétition. Cet effet ne peut pas être reproduit par le modèle champ moyen où aucun rôle de l'espace ne peut être pris en compte (Czárán & Bartha, 1989 ; Durrett & Levin, 1994).

**⑥ Modèle de distribution : interactions dépendantes des distances *versus* interactions indépendantes des distances.** Lorsque l'état initial

est homogène spatialement, les deux modèles sont identiques. Il reste à regarder ce qui se passe lorsque l'on part d'une situation inhomogène spatialement.

⑤ et ⑦ **Modèles avec interactions indépendantes des distances *versus* modèles sans interactions.** Aucune différence sensible entre les modèles champ moyen et les modèles sans interactions n'est observée sur la figure 3.6. Il y a même plus de différences entre les modèles arbre et les modèles de distribution, que l'on sait équivalents, qu'entre les modèles champ moyen et les modèles sans interactions.

Pour comprendre cette correspondance entre ces modèles, considérons le peuplement figé dans son état stationnaire. La variable d'interaction des modèles champ moyen (équations 3.18 et 3.21) peut alors être considérée comme une fonction, notée  $L_*^\infty(H)$ , de la hauteur seulement. Il est alors possible de calculer la trajectoire de chaque individu séparément dans l'espace diamètre  $\times$  hauteur. Comme le montre la figure 3.1 page 140, ces trajectoires tendent rapidement vers une séparatrice qui résulte en une relation hauteur *versus* diamètre :  $H = \varphi(D)$ . La variable d'interaction  $L_*^\infty$  peut alors être considérée comme une fonction du diamètre, qui se trouve approcher la variable  $L$  des modèles sans interactions :

$$L_*^\infty(\varphi(D)) \simeq L_\varnothing(D)$$

Il n'y a cependant pas d'équivalence entre les champ moyen et les modèles sans interactions, parce que :

- les modèles champ moyen peuvent ne pas être dans leur état stationnaire, auquel cas  $L_*$  n'est pas une fonction de la hauteur seulement. Il n'y a donc pas équivalence durant l'état transitoire ;
- dans l'état stationnaire, la fonction  $L_*^\infty \circ \varphi$  peut ne pas approcher  $L_\varnothing$ . En particulier si l'on varie la densité  $\lambda$ , l'état stationnaire des modèles champ moyen est modifié (figure 3.8), et donc  $L_*^\infty$  l'est également, alors que l'état stationnaire du modèle sans interactions n'est pas modifié à une constante de proportionnalité près.

### 3.4.3 Temps pour atteindre l'état stationnaire

Il existe un débat en écologie théorique pour savoir si les modèles dépendants des distances atteignent leur état stationnaire plus rapidement que les modèles indépendants des distances (Bolker & Pacala, 1999). Il a été observé dans certains cas que le modèle indépendant des distances atteint effectivement plus vite l'état stationnaire (Pacala & Deutschman, 1995). De

même à Paracou, le modèle arbre dépendant des distances de Gourlet-Fleury (1997) réagit plus lentement à une coupe que le modèle matriciel de Favrichon (1995), bien qu'il n'y ait dans ce cas aucun formalisme reliant les deux modèles (Gourlet-Fleury, 1997, p.234).

Dans notre cas cependant, aucune différence entre les vitesses de convergence n'est observée (cf. figure 3.7).

La vitesse de convergence des modèles arbres développés ici a également été confronté à celle du modèle matriciel de Favrichon (1995), dans sa version déterministe avec groupes d'espèces et régulation des paramètres (chapitre XI). La figure 3.9 montre ainsi l'évolution de la surface terrière totale selon le modèle matriciel et selon les trois modèles arbre considérés ici, en partant d'un état initial où tous les individus sont des recrutés. Le pic initial qui apparaît avec le modèle matriciel est dû au groupe des espèces pionnières qui ont de fortes vitesses de croissance en diamètre, mais qui disparaissent rapidement. Comme la diversité spécifique n'est pas prise en compte dans les modèles arbre, ce pic n'apparaît pas. Cependant avant d'atteindre l'asymptote qui correspond à l'état stationnaire, tous les modèles présentent la même vitesse de croissance en surface terrière.

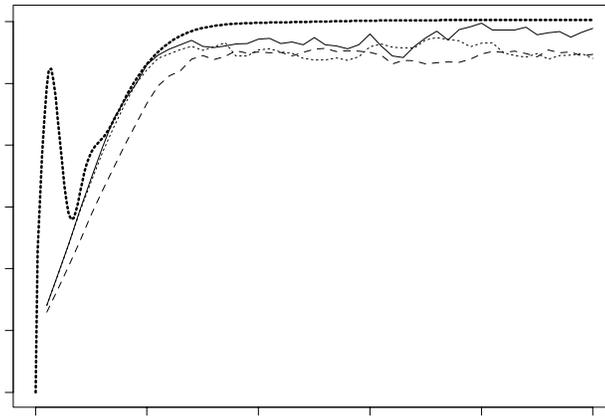


FIG. 3.9: *Évolution de la surface terrière totale à partir d'une parcelle occupée par des recrutés seulement, selon le modèle matriciel de Favrichon (1995) (⋯), selon le modèle arbre dépendant des distances (—), selon le modèle arbre indépendant des distances (⋯) et selon le modèle arbre sans interactions (--).*

Ces résultats tendent à montrer que la vitesse de convergence d'un modèle vers son état stationnaire n'est pas liée à sa nature (dépendant des distances

/ indépendant des distances, modèle arbre / modèle de distribution). Un travail plus approfondi reste à entreprendre pour comprendre pourquoi, à Paracou, le modèle SELVA va plus lentement que les sept autres modèles évoqués ici (en comptant le modèle matriciel de Favrichon), qui ont des vitesses de convergence semblables.

### 3.4.4 Extensions de la méthode de passage des modèles arbre aux modèles de distribution

#### Croissance stochastique

On se limite ici au cas du modèle sans interactions. On peut montrer (Gardiner, 1985) que l'équivalence entre modèles arbre et modèles de distribution tient encore lorsque la croissance est modélisée de façon stochastique. Par exemple en ajoutant un bruit blanc à la croissance :

$$\frac{d}{dt} \begin{bmatrix} D \\ H \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a(D, H) \\ b(D, H) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{a}(D, H) \\ \mathbf{b}(D, H) \end{bmatrix} \mathfrak{w}(t) \quad (3.47)$$

où  $\mathfrak{w}$  est le bruit blanc, c'est-à-dire  $\mathfrak{w}(t) dt = d\mathfrak{W}(t)$  où  $\mathfrak{W}$  est un processus de Wiener (ou mouvement brownien) d'espérance nulle. Le processus de croissance est alors un processus de Markov continu. L'équation (3.47) est une équation différentielle stochastique d'Ito qui généralise les équations (1.11) et (1.12) où  $\mathbf{a} = \mathbf{b} = 0$ . Le modèle de distribution est alors une EDP de Fokker-Planck (Gardiner, 1985, p.96) :

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial t} = & \frac{1}{2} \left\{ \frac{\partial^2}{\partial x^2} (\mathbf{a}^2 f) + 2 \frac{\partial^2}{\partial x \partial y} (\mathbf{a} \mathbf{b} f) + \frac{\partial^2}{\partial y^2} (\mathbf{b}^2 f) \right\} \\ & - \frac{\partial}{\partial x} (a f) - \frac{\partial}{\partial y} (b f) - m f \end{aligned}$$

qui redonne bien l'équation de transport (3.24) lorsque  $\mathbf{a} = \mathbf{b} = 0$ .

Les fonctions  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$  peuvent être estimées à partir de données d'accroissement de la façon suivante : soient  $\Delta D = D(\Delta t) - D(0)$  et  $\Delta H = H(\Delta t) - H(0)$  les accroissements en diamètre et en hauteur pendant une durée  $\Delta t$  infinitésimale. Il résulte de l'équation (3.47) :

$$\begin{aligned} \Delta D &= a \Delta t + \mathbf{a} \int_0^{\Delta t} \mathfrak{w}(s) ds = a \Delta t + \mathbf{a} \mathfrak{W}(\Delta t) \\ \Delta H &= b \Delta t + \mathbf{b} \int_0^{\Delta t} \mathfrak{w}(s) ds = b \Delta t + \mathbf{b} \mathfrak{W}(\Delta t) \end{aligned}$$

La variance d'un processus de Wiener d'espérance nulle est :  $\text{Var}[\mathfrak{W}(t)] = t$ , donc :

$$\begin{aligned}\text{Var}(\Delta D) &= \mathfrak{a}^2 \Delta t \\ \text{Var}(\Delta H) &= \mathfrak{b}^2 \Delta t\end{aligned}$$

D'où :

$$\mathfrak{a}^2 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\text{Var}(\Delta D)}{\Delta t} \quad \text{et} \quad \mathfrak{b}^2 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\text{Var}(\Delta H)}{\Delta t}$$

Ce résultat a été démontré d'une autre façon dans Franc *et al.* (1999a). En pratique on prend  $\Delta t = 1$ , de sorte que  $\mathfrak{a}^2$  et  $\mathfrak{b}^2$  sont les variances des accroissements en diamètre et en hauteur pendant une unité de temps (Hara & Wyszomirski, 1994 ; Suzuki & Umemura, 1974).

### Lien avec les processus ponctuels

On a vu que la distribution  $f_{\vartheta}(x, y, \mathbf{q})$  pouvait s'interpréter comme le résumé d'une population infinie localisée en  $\mathbf{q}$ , et que le modèle de distribution dépendant des distances qui en résultait n'était pas équivalent au modèle arbre dépendant des distances. Nous allons voir dans ce paragraphe comment, en réinterprétant  $f_{\vartheta}$  comme le moment d'ordre 1 d'un processus ponctuel bimarqué, on aboutit à un nouveau modèle de distribution dépendant des distances qui approche mieux le modèle arbre.

On considère désormais le modèle arbre dépendant des distances comme un processus ponctuel dynamique et bimarqué, de marques le diamètre et la hauteur (Rathbun & Cressie, 1994 ; cf. annexe B). Dans la mesure où l'on s'intéresse à des situations homogènes spatialement, ce processus ponctuel est homogène. Soit  $\lambda$  le moment d'ordre 1 (ou intensité) du processus ponctuel bimarqué homogène, c'est-à-dire :  $\lambda(x, y, t)$  est l'espérance au temps  $t$  du nombre d'arbres de diamètre  $x$  et de hauteur  $y$  par unité de diamètre, de hauteur et de surface.

Une EDP sur  $\lambda$  peut être établie, qui est le pendant de l'équation de transport (3.24) sur  $f_{\vartheta}$ . Lorsque les vitesses de croissance  $a$  et  $b$  dépendent non-linéairement de  $L$  (ce qui est le cas présent : cf. tableau 1.3 p.42), l'EDP sur  $\lambda$  fait intervenir tous les moments du processus ponctuel. Cependant la dépendance de  $a$  et  $b$  vis-à-vis de  $L$  est faiblement non-linéaire et on fait donc l'approximation de linéarité qui simplifie les calculs. L'EDP sur  $\lambda$  ne dépend alors que de  $\lambda$  et des moments d'ordre 2 du processus ponctuel, et s'écrit sous la forme :

$$\frac{\partial \lambda}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \{a(x, L) \lambda\} - \frac{\partial}{\partial y} \{b(x, y, L) \lambda\} - m(x) \lambda$$

$$-\frac{\partial}{\partial x} \{a_1 \bar{c}\} - \frac{\partial}{\partial y} \{b_1 \bar{c}\} \quad (3.48)$$

où  $L$  est donné par l'équation (3.21) en remplaçant  $f_*$  par  $\nu(\mathcal{A}) \lambda$ ,  $a_1$  et  $b_1$  sont des fonctions de  $x$  et  $y$ , et  $\bar{c}(x, y)$  est une covariance « moyenne » qui décrit la répartition spatiale des arbres.

*Démonstration* : les calculs qui sont présentés ici pour obtenir l'équation d'évolution du moment d'ordre 1 sont heuristiques. Des approches plus formelles se trouvent chez Bolker & Pacala (1997) ; Dieckmann *et al.* (1997).

On note  $N_{mm}$  la mesure aléatoire du processus ponctuel bimarqué (où l'indice  $mm$  rappelle que le processus est bimarqué), c'est-à-dire :  $\forall A \subset \mathcal{A}, \forall X \subset \mathcal{D}, \forall Y \subset \mathcal{H}, N_{mm}(X, Y, A)$  est une variable aléatoire qui donne le nombre de points du processus situés dans  $A$  avec des marques appartenant à  $X$  et  $Y$  respectivement. On discrétise temporairement l'espace en un pavage de cellules infinitésimales  $b(\mathbf{q})$  de surface  $h$ . Les cellules sont indexées par leur position  $\mathbf{q}$ . Soit  $N(x, y, \mathbf{q}) \Delta x \Delta y$  le nombre d'arbres dont le diamètre vaut  $x \pm \Delta x/2$ , dont la hauteur vaut  $y \pm \Delta y/2$ , et qui se situent dans la cellule  $b(\mathbf{q})$ :

$$N(x, y, \mathbf{q}) \Delta x \Delta y \equiv N_{mm}([x, x + \Delta x[, [y, y + \Delta y[, b(\mathbf{q}))$$

L'équation de conservation de  $N$  (analogue à l'équation 3.9) pendant un temps infinitésimal  $\Delta t$  s'écrit, pour  $x > D_{\min}$  et  $y > H_{\min}$  :

$$\begin{aligned} \Delta N(x, y, \mathbf{q}) \Delta x \Delta y = & \underbrace{-m(x) \Delta t N(x, y, \mathbf{q}) \Delta x \Delta y}_{\text{mortalité}} \\ & - \underbrace{\{a(x + \Delta x, L) N(x + \Delta x, y, \mathbf{q}) \Delta y + b(x, y + \Delta y, L) N(x, y + \Delta y, \mathbf{q}) \Delta x\} \Delta t}_{\text{flux sortant}} \\ & + \underbrace{\{a(x, L) N(x, y, \mathbf{q}) \Delta y + b(x, y, L) N(x, y, \mathbf{q}) \Delta x\} \Delta t}_{\text{flux entrant}} \end{aligned} \quad (3.49)$$

où  $a, b$  and  $m$  sont donnés dans le tableau 1.3 page 42. En remplaçant  $\int d\mathbf{r}$  par  $\sum_{\mathbf{r}} h$  et  $f$  par  $N/h$  dans l'équation (3.20) (on rappelle que  $h$  est la surface des cellules infinitésimales), la variable d'interaction  $L$  s'écrit à présent :

$$L(x, y, \mathbf{q}) = \frac{1}{\pi \rho^2 x^2} \sum_{\mathbf{r}} \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} du \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) N(u, v, \mathbf{r}) \quad (3.50)$$

En divisant chaque membre de l'équation (3.49) par  $h \Delta x \Delta y \Delta t$  et en faisant tendre  $\Delta x$  et  $\Delta y$  vers zéro, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{\Delta}{\Delta t} \left\{ \frac{N(x, y, \mathbf{q})}{h} \right\} = & -\frac{\partial}{\partial x} \left\{ a(x, L) \frac{N(x, y, \mathbf{q})}{h} \right\} - \frac{\partial}{\partial y} \left\{ b(x, y, L) \frac{N(x, y, \mathbf{q})}{h} \right\} \\ & - m(x) \frac{N(x, y, \mathbf{q})}{h} \end{aligned} \quad (3.51)$$

On suppose le processus ponctuel *ergodique*, de sorte que la moyenne de  $N$  sur toutes les réalisations possibles du processus (qui est, par définition d'un processus ponctuel, l'espérance de  $N$ ) est égale à la moyenne spatiale de  $N$  sur une réalisation du processus ponctuel. On note  $\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle$  la moyenne spatiale de  $N$ . L'intensité  $\lambda$  du processus vaut alors :

$$\lambda(x, y) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\mathbb{E}[N(x, y, \mathbf{q})]}{h} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h}$$

En remplaçant  $N$  dans l'équation (3.51) par sa moyenne spatiale  $\langle N \rangle$  et en faisant tendre  $\Delta t$  et  $h$  vers zéro, on obtient une équation sur  $\lambda$  qui est identique à l'EDP sur  $f_\vartheta$  (équation 3.24). Ce raisonnement est cependant faux en toute rigueur puisqu'en général,  $\mathcal{O}$  étant un opérateur non-linéaire,  $\mathcal{O}(\langle N \rangle) \neq \langle \mathcal{O}(N) \rangle$ . Les calculs avec  $f_\vartheta$  et ceux avec  $N$  sont de nature différente dans la mesure où  $f_\vartheta$  est une fonction et que  $N$  est une variable aléatoire.

En prenant la moyenne spatiale de chacun des termes de l'équation (3.51), on trouve :

$$\begin{aligned} \frac{\Delta}{\Delta t} \left\{ \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \right\} &= -\frac{\partial}{\partial x} \left\{ \frac{1}{h} \langle a(x, L) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle \right\} - \frac{\partial}{\partial y} \left\{ \frac{1}{h} \langle b(x, y, L) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle \right\} \\ &\quad - m(x) \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \end{aligned}$$

Il apparaît alors une difficulté de calcul due à la dépendance de  $a$  et  $b$  vis-à-vis de  $L$  : les vitesses de croissance  $a$  et  $b$  dépendent en effet non-linéairement de  $L$ , de sorte que les moyennes  $\langle aN \rangle$  et  $\langle bN \rangle$  ne peuvent pas s'exprimer simplement en fonction des moments de  $N$ . Une façon rigoureuse de faire consisterait à décomposer  $a$  et  $b$  sur une base de polynômes de  $L$  (cf. annexe A p.306). Pour simplifier, on se contente ici des polynômes de degré 1, ce qui revient à faire une approximation linéaire :

$$\begin{aligned} a(x, L) &\approx a_0(x) + a_1(x) L \\ b(x, y, L) &\approx b_0(x, y) + b_1(x, y) L \end{aligned} \quad (3.52)$$

Avec l'approximation linéaire, l'équation (3.51) devient :

$$\begin{aligned} \frac{\Delta}{\Delta t} \left\{ \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \right\} &= -m(x) \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \\ &\quad - \frac{\partial}{\partial x} \left\{ a_0(x) \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} + a_1(x) \frac{\langle L(x, y, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \right\} \\ &\quad - \frac{\partial}{\partial y} \left\{ b_0(x, y) \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} + b_1(x, y) \frac{\langle L(x, y, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \right\} \end{aligned} \quad (3.53)$$

Par ailleurs, en utilisant l'équation (3.50) :

$$\begin{aligned} \frac{\langle L(x, y, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} &= \frac{1}{\pi \rho^2 x^2} \sum_{\mathbf{r}} h \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} du \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \\ &\quad \times \frac{\langle N(u, v, \mathbf{r}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h^2} \end{aligned}$$

La moyenne spatiale  $\langle N(u, v, \mathbf{r}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle$  est un moment d'ordre 2 du processus ponctuel bimarqué. On pose :

$$C(x, y, u, v, \mathbf{r}, \mathbf{q}) = \langle N(u, v, \mathbf{r}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle - \langle N(u, v, \mathbf{r}) \rangle \langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle$$

Comme le processus ponctuel est homogène,  $C$  ne dépend que de  $\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|$ . Donc :

$$\begin{aligned} \frac{\langle L(x, y, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} &= \frac{1}{\pi \rho^2 x^2} \sum_{\mathbf{r}} h \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} du \omega(\|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \\ &\quad \times \left\{ \frac{C(x, y, u, v, \|\mathbf{q} - \mathbf{r}\|)}{h^2} + \frac{\langle N(u, v, \mathbf{r}) \rangle}{h} \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \right\} \\ &= \frac{1}{\pi \rho^2 x^2} \sum_{\mathbf{r}} h \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} du \omega(\|\mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \\ &\quad \times \left\{ \frac{C(x, y, u, v, \|\mathbf{r}\|)}{h^2} + \frac{\langle N(u, v, \mathbf{r}) \rangle}{h} \frac{\langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} \right\} \end{aligned}$$

car sans perte de généralité on peut prendre  $\mathbf{q} = \mathbf{0}$ .

Lorsque  $h$  tend vers zéro, la somme  $\sum_{\mathbf{r}} h$  devient une intégrale  $\iint d\mathbf{r}$ , de sorte que :

$$\begin{aligned} \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\langle L(x, y, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} &= \frac{1}{\pi \rho^2 x^2} \iint_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} du \omega(\|\mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) \\ &\quad \times \{c(x, y, u, v, \|\mathbf{r}\|) + \lambda(u, v) \lambda(x, y)\} \quad (3.54) \end{aligned}$$

où l'on a posé :

$$c(x, y, u, v, r) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{C(x, y, u, v, r)}{h^2}$$

*Remarque* : Donnons une interprétation de la fonction  $c$ , définie par :

$$c(x, y, u, v, r) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h^2} \{ \langle N(u, v, \mathbf{s}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle - \langle N(u, v, \mathbf{s}) \rangle \langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle \}$$

où la première moyenne spatiale est prise sur les couples tels que  $\|\mathbf{s} - \mathbf{q}\| = r$ .

Considérons d'abord le cas  $r \neq 0$ . Le premier terme de  $c$  s'identifie à la densité produit de second ordre  $\rho^{(2)}$  du processus ponctuel, dont l'interprétation est la suivante : soient  $b(\mathbf{q})$  une boule infinitésimale de volume  $h$  centrée en  $\mathbf{q}$  et  $b(\mathbf{s})$  une boule infinitésimale de volume  $h$  centrée en  $\mathbf{s}$  ; la probabilité pour qu'il y ait un point du processus dans  $b(\mathbf{q})$  avec les marques  $x$  et  $y$  (à  $\Delta x$  et  $\Delta y$  près) et un autre dans  $b(\mathbf{s})$  avec les marques  $u$  et  $v$  (à  $\Delta u$  et  $\Delta v$  près) vaut  $\rho^{(2)}(x, y, u, v, \|\mathbf{q} - \mathbf{s}\|) h^2 \Delta x \Delta y \Delta u \Delta v$ .

Soit en effet  $E$  l'événement : « il y a un point du processus dans  $b(\mathbf{q})$  avec les marques  $x$  et  $y$  (à  $\Delta x$  et  $\Delta y$  près) et un autre dans  $b(\mathbf{s})$  avec les marques  $u$  et  $v$  (à  $\Delta u$  et  $\Delta v$  près) ».

$$\begin{aligned} \Pr[E] &= \Pr[N(x, y, b(\mathbf{q})) \Delta x \Delta y = 1 \text{ et } N(u, v, b(\mathbf{s})) \Delta u \Delta v = 1] \\ &= \Pr[N(x, y, b(\mathbf{q})) \Delta x \Delta y \times N(u, v, b(\mathbf{s})) \Delta u \Delta v = 1] \end{aligned}$$

Le processus ponctuel étant *simple* (c'est-à-dire que deux points du processus sont superposés avec une probabilité nulle), pour  $h$  suffisamment petit,  $\forall n \in \mathbb{N}$ ,  $n \geq 2$

$$\Pr[N(x, y, b(\mathbf{q})) \Delta x \Delta y \times N(u, v, b(\mathbf{s})) \Delta u \Delta v = n] = 0$$

Donc

$$\begin{aligned} \Pr[E] &= \sum_{n \in \mathbb{N}} n \Pr[N(x, y, b(\mathbf{q})) \Delta x \Delta y \times N(u, v, b(\mathbf{s})) \Delta u \Delta v = n] \\ &= \mathbb{E}[N(x, y, b(\mathbf{q})) \Delta x \Delta y \times N(u, v, b(\mathbf{s})) \Delta u \Delta v] \\ &= \mathbb{E}[N(x, y, b(\mathbf{q})) N(u, v, b(\mathbf{s}))] \Delta x \Delta y \Delta u \Delta v \\ &= \langle N(x, y, b(\mathbf{q})) N(u, v, b(\mathbf{s})) \rangle \Delta x \Delta y \Delta u \Delta v \end{aligned}$$

où la dernière égalité résulte du fait que le processus ponctuel est ergodique.

On peut donc écrire, pour  $r > 0$  :

$$c(x, y, u, v, r) = \lambda(x, y) \lambda(u, v) [g(x, y, u, v, r) - 1]$$

où  $g(x, y, u, v, r) = \rho^{(2)}(x, y, u, v, r) / (\lambda(x, y) \lambda(u, v))$  est la *fonction de corrélation de paire* du processus ponctuel bimarqué (Stoyan & Stoyan, 1994).

Considérons à présent le cas  $r = 0$ . Le processus étant simple, pour  $h$  suffisamment petit chaque cellule contient au plus un point du processus, et

$$\begin{aligned} \langle N(u, v, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle &= 0 \quad \text{pour } (u, v) \neq (x, y) \\ \langle N(x, y, \mathbf{q})^2 \rangle &= \langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle \end{aligned}$$

Donc :

$$\begin{aligned} c(x, y, u, v, 0) &= -\lambda(x, y) \lambda(u, v) \quad \text{pour } (u, v) \neq (x, y) \\ c(x, y, x, y, 0) &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h^2} \left\{ \langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle - \langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle^2 \right\} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\lambda(x, y)}{h} = \lambda(x, y) \delta(0) \end{aligned}$$

où  $\delta$  désigne la distribution de Dirac. La valeur de  $c$  pour  $r = 0$  ne joue cependant ici aucun rôle, car  $\omega(r, \rho x, \rho u) = 0$  pour  $r = 0$  dans l'équation (3.54).  $\square$

On pose à présent :

$$\begin{aligned} L_\lambda(y) &= \pi \rho^2 \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} u^2 \lambda(u, v) du \\ \bar{c}(x, y) &= \frac{1}{\pi \rho^2 x^2} \iint_{\mathcal{A}} d\mathbf{r} \int_y^{+\infty} dv \int_0^{+\infty} du \omega(\|\mathbf{r}\|, \rho x, \rho u) c(x, y, u, v, \|\mathbf{r}\|) \end{aligned}$$

En utilisant l'équation (3.17), on obtient finalement :

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{\langle L(x, y, \mathbf{q}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle}{h} = \bar{c}(x, y) + \lambda(x, y) L_\lambda(y)$$

En fin de compte en prenant la limite  $h \rightarrow 0$  de l'équation (3.53), on trouve :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \lambda}{\partial t} &= -m(x) \lambda \\ &- \frac{\partial}{\partial x} \{a_0(x) \lambda + a_1(x) [\bar{c}(x, y) + L_\lambda(y) \lambda]\} \\ &- \frac{\partial}{\partial y} \{b_0(x, y) \lambda + b_1(x, y) [\bar{c}(x, y) + L_\lambda(y) \lambda]\} \end{aligned}$$

ce que l'on peut encore écrire :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \lambda}{\partial t} &= -m(x) \lambda - \frac{\partial}{\partial x} \{a(x, L_\lambda) \lambda\} - \frac{\partial}{\partial y} \{b(x, y, L_\lambda) \lambda\} \\ &- \frac{\partial}{\partial x} \{a_1(x) \bar{c}(x, y)\} - \frac{\partial}{\partial y} \{b_1(x, y) \bar{c}(x, y)\} \end{aligned}$$

■

L'équation (3.48) d'évolution de  $\lambda$  est identique pour les trois premiers termes à l'équation (3.24) d'évolution de  $f_\theta$ . L'équation (3.48) comporte en outre deux termes supplémentaires qui rendent compte de la répartition spatiale des arbres. Le modèle arbre dépendant des distances produit une répartition spatiale régulière jusqu'à 10 m (cf. chapitre 1), ce qui correspond à des valeurs négatives ou nulles de  $\bar{c}(x, y)$ . La solution stationnaire de l'équation (3.48) est donc différente de celle du modèle de distribution indépendant des distances, et il resterait à la calculer pour vérifier qu'elle correspond à une distribution des hauteurs plus proche de celle du modèle arbre dépendant des distances.

Si la structure du peuplement est aléatoire, alors :

$$\langle N(u, v, \mathbf{s}) N(x, y, \mathbf{q}) \rangle = \langle N(u, v, \mathbf{s}) \rangle \langle N(x, y, \mathbf{q}) \rangle$$

donc  $c$ , et par conséquent  $\bar{c}$ , sont nuls. L'équation d'évolution de  $\lambda$  correspond alors au modèle de distribution indépendant des distances.

L'équation (3.48) ne définit pas un modèle dépendant des distances dans le sens où  $\lambda$  ne dépend pas des variables d'espace. Mais l'espace est quand même pris en compte *via* la covariance  $\bar{c}$ . L'homogénéité spatiale n'a donc pas la même signification pour le modèle de distribution dépendant des distances et pour le processus ponctuel :

- pour le modèle de distribution, l'homogénéité spatiale signifie que  $f_\theta$  ne dépend pas des variables d'espace ; le modèle dépendant des distances est alors identique au modèle indépendant des distances ;

- pour le processus ponctuel, l’homogénéité spatiale signifie également que  $\lambda$  ne dépend pas des variables d’espace ; la structure spatiale est toutefois prise en compte *via* le moment d’ordre 2 du processus.

L’homogénéité spatiale pour le modèle arbre dépendant des distances est à prendre au sens du processus ponctuel. En effet une parcelle  $\{(D_i, H_i, \mathbf{q}_i), i = 1 \dots N\}$  peut être homogène spatialement, alors que sa description par une distribution  $\sum_{i=1}^N \delta(x = D_i) \delta(y = H_i) \delta(\mathbf{q} = \mathbf{q}_i)$  dépend violemment des variables d’espace.

Pour finir, l’équation (3.48) ne définit pas complètement la dynamique de  $\lambda$ . Il faut pour cela établir une équation qui définisse la dynamique de  $\bar{c}$ . Par des calculs semblables à ceux qui ont permis d’établir l’équation (3.48), on peut calculer une EDP pour l’évolution de  $\bar{c}$ . Cette équation fait intervenir des moments d’ordre 3 du processus ponctuel. De façon générale, l’EDP qui gouverne la dynamique d’un moment d’ordre  $n$  du processus dépend des moments d’ordre  $n + 1$ . Pour aboutir à un système fermé d’EDP, il est donc nécessaire de négliger les moments à partir d’un certain ordre, ou de les exprimer en fonction des moments d’ordre inférieur : c’est le principe de la *méthode des moments* (Bolker & Pacala, 1997 ; Dieckmann *et al.*, 1997 ; Law & Dieckmann, 1998 ; Levin & Pacala, 1997 ; Pacala & Levin, 1997).

### 3.5 Conclusion

L’objectif de ce chapitre était essentiellement méthodologique, à savoir établir une méthode permettant de passer d’un modèle arbre à un modèle de distribution. Il apparaît sur l’exemple traité, mais le résultat s’étend en fait à une large gamme de modèles, que lorsque l’espace ne joue pas de rôle (modèle indépendant des distances ou modèle sans interactions), alors la description au niveau de l’arbre est équivalente à la description par une distribution, si le nombre d’arbres est suffisamment élevé. En le formulant avec les termes de la théorie de l’agrégation, il y a agrégation parfaite.

Les modèles de distribution sont par ailleurs plus « simples » que les modèles arbre, où l’on entend par là :

- ce sont des modèles déterministes et non pas stochastiques, de sorte qu’une fois qu’une solution est calculée il n’est pas nécessaire de répéter des simulations. De plus la résolution numérique des EDP demande moins de temps de calcul sur ordinateur qu’une simulation d’un modèle arbre ;

- comme la distribution  $f$  est traitée numériquement comme un vecteur de longueur finie, moins d'information est généralement nécessaire pour décrire le peuplement par une distribution que par une liste d'attributs individuels.
- les EDP permettent des traitements analytiques alors que les modèles arbre ne sont guère accessible que par la simulation.

L'équivalence entre les modèles arbre indépendant des distances et les modèles de distribution, et la plus grand simplicité de ces derniers, plaide pour un recours aux modèles de distribution à base d'EDP. Pourtant ceux-ci ont rarement été utilisés en foresterie, à quelques exceptions près (Gazel, 1983, chap. 4 et 5 ; Hara, 1984b,a ; Kohyama, 1991, 1993 ; Suzuki & Umemura, 1974 ; Yokozawa & Hara, 1992 ; cf. aussi les références citées dans Houllier, 1986, p.208).

D'un point de vue méthodologique, il reste encore du travail pour préciser et élargir les conditions sous lesquelles un modèle arbre indépendant des distances est équivalent à un modèle de distribution. Par ailleurs les modèles constitués d'une EDP sur une fonction de distribution continue ne sont pas les seuls modèles de distribution (cf. annexe A) : l'espace des phases peut être discrétisé en classes, et les transitions entre classes modélisées par une matrice de probabilités de transition. Il reste donc à étudier également l'équivalence entre modèles arbre et modèles matriciels, ou entre modèles de distribution continue et modèles matriciels. Cette question sera effleurée dans le chapitre suivant.

Quand l'espace intervient explicitement dans le modèle arbre, les résultats précédents s'écroulent. Une approche prometteuse dans ce cas est la méthode des moments (Bolker & Pacala, 1997 ; Dieckmann *et al.*, 1997 ; Law & Dieckmann, 1998 ; Levin & Pacala, 1997 ; Pacala & Levin, 1997), qui permet de ramener un modèle arbre dépendant des distances, considéré comme un processus ponctuel dynamique, à un système d'EDP sur les premiers moments du processus. Il est intéressant de constater par exemple que l'équipe même qui a construit le modèle SORTIE, un des modèles arbre dépendant des distances les plus aboutis, se concentre à présent sur ces problématiques (Pacala & Deutschman, 1995 ; Pacala *et al.*, 1997). La méthode des moments a essentiellement été appliquée jusqu'à présent, du moins en écologie, à des processus ponctuels uni ou bivariés. Nous avons amorcé les calculs dans le cas d'un processus bimarqué, avec un terme d'interaction qui modélise la compétition asymétrique pour la lumière.



# Chapitre 4

## Modèle hybride matriciel / individuel

UNE FAÇON DE RÉALISER la transition entre une description individuelle du peuplement et une description par une fonction de distribution est d'associer ces deux descriptions : description par une fonction de distribution pour les « petits » arbres, et description individuelle pour les « gros » arbres. Par « petit » (respectivement « gros ») arbre, on entend un arbre de diamètre inférieur (respectivement supérieur) à un diamètre seuil  $D_s$ . S'appuyant sur cette description mixte, un modèle de dynamique forestière peut ainsi combiner un modèle matriciel pour les petits arbres et un modèle arbre pour les gros.

Cette approche a déjà été suivie dans certains modèles de dynamique forestière, mais pour modéliser la régénération (Ek & Monserud, 1974) : un modèle matriciel gère la dynamique des effectifs des semis, de la graine jusqu'au stade de recruté, puis les recrutés sont incorporés dans un modèle individuel de croissance et de mortalité. Dans ce cas le diamètre seuil  $D_s$  est typiquement de l'ordre de quelques centimètres. Nous nous proposons dans cette partie d'adopter la même démarche, mais en plaçant le seuil plus haut (autour de 40 cm de diamètre).

Cette démarche peut se justifier de plusieurs façons :

**Application pour le gestionnaire : description plus détaillée des grosses tiges.** Le gestionnaire forestier est particulièrement intéressé par les gros arbres, qui sont les arbres récoltés. Un modèle de dynamique forestière pour le gestionnaire a donc tout intérêt à fournir une description détaillée de la queue de distribution diamétrique. Pourtant dans les modèles matriciels, les gros arbres sont souvent rassemblés dans une classe de diamètre unique. Par exemple dans le modèle matriciel de Favrichon (1995), tous les

arbres de diamètre supérieur à 60 cm sont rassemblés dans une seule classe. Il en résulte notamment une description assez grossière de la contribution à la surface terrière des gros arbres, puisque celle-ci ne peut être estimée que par  $Y_{(>60)}\bar{B}_{(>60)}$  où  $Y_{(>60)}$  est l'effectif de la classe de diamètre  $[60, +\infty[$  et  $\bar{B}_{(>60)}$  est la surface terrière moyenne de la même classe.

Il ne serait pas judicieux d'obtenir une description plus fine de la queue de distribution diamétrique dans un modèle matriciel en définissant un grand nombre de classes de diamètre pour les gros arbres. On aboutirait en effet à des effectifs faibles, voire nuls, par classe de diamètre, ce qui rendrait imprécise l'estimation des probabilités de passage d'une classe à la classe supérieure (Favrichon, 1995, annexe 4). Il en résulterait une estimation peu fiable de la queue de distribution diamétrique.

Le modèle individuel, en suivant l'évolution de chaque arbre, permet de remédier en partie à ces inconvénients.

### **Moteur de la croissance différent pour les petits et gros arbres.**

D'un point de vue plus biologique, le moteur de la croissance n'est vraisemblablement pas le même pour les petits et gros arbres. En faisant abstraction des effets du milieu, on peut conjecturer en effet que la dynamique des petits arbres est pilotée essentiellement par la compétition, tandis que les gros arbres ont atteint un régime de croissance libre (Collinet, 1997, p.27-29 ; Cusset, 1980 ; Dhôte & Houllier, 1993 ; Huston & DeAngelis, 1987 ; Oldeman, 1974).

Cette différence schématique de régimes de croissance entre petits et gros arbres se traduit naturellement dans un modèle hybride matriciel / individuel : les interactions compétitives entre petits arbres, complexes, sont décrites de façon concise et peu détaillée dans un modèle matriciel ; la croissance des gros arbres, plus simple à appréhender, peut être formalisée plus en détail dans un modèle individuel.

### **Effets démographiques stochastiques dans une petite population.**

Pour une population de taille infinie, un modèle individuel indépendant des distances est équivalent à un modèle de distribution. Pour une population de taille finie en revanche, des effets démographiques stochastiques sont susceptibles de se produire. Par exemple une population de petite taille est susceptible de s'éteindre par le jeu aléatoire des naissances et des morts, par un phénomène analogue à la dérive génétique où un allèle peut disparaître dans une population d'effectif faible. Un modèle individuel peut rendre compte de cet événement, alors qu'un modèle de distribution, pour la même situation, prédirait un effectif non entier inférieur à un.

Comme les gros arbres sont relativement rares en forêt naturelle, on est précisément dans la situation où un modèle de distribution pourrait aboutir à des conclusions différentes de celles d'un modèle individuel stochastique.

L'objectif de ce chapitre est d'une part de construire un modèle hybride matriciel (pour les petits arbres) / individuel (pour les gros arbres) à Paracou en faisant ressortir les difficultés techniques de cette construction ; d'autre part d'étudier dans quelle mesure le troisième point évoqué précédemment justifie la construction d'un tel modèle, c'est-à-dire si les événements démographiques stochastiques dus aux gros arbres conduisent à un comportement du modèle hybride matriciel / individuel différent de celui d'un modèle entièrement matriciel. Dans un premier temps (§ 4.1) la construction du modèle hybride sera présentée. La partie matricielle du modèle ne fait que reprendre à l'identique le travail de Favrichon (1995). Dans un deuxième temps les sorties du modèle hybride seront comparées à celles du modèle matriciel de Favrichon (§ 4.2). L'intérêt d'un modèle hybride sera enfin discuté au regard de ces résultats (§ 4.3).

## 4.1 Construction du modèle hybride matriciel / individuel

### 4.1.1 Espace des phases

#### Description d'un arbre

La diversité spécifique est prise en compte *via* les cinq groupes d'espèces définis par Favrichon (1995), et dont l'interprétation écologique est rappelée dans le tableau 4.1. Une espèce a par ailleurs été traitée à part dans le modèle : l'angélique (*Dicorynia guianensis* (Aublet) Amshoff). Six groupes d'espèce(s) sont ainsi obtenus. La raison du traitement spécial pour l'angélique est simplement de montrer qu'une espèce peut être individualisée dans le modèle, ce qui peut permettre au gestionnaire de suivre la dynamique d'une espèce commerciale.

Un arbre est décrit par son diamètre  $D$  et son groupe d'espèces  $s \in \{1 \dots 6\}$ . Dans le modèle individuel, les arbres sont également décrits par leurs coordonnées spatiales  $\mathbf{q}$ . Dans le modèle matriciel, les diamètres sont résumés par un vecteur d'effectif par classe de diamètre.

Le diamètre minimum des arbres recrutés dans le modèle matriciel est 10 cm, en accord avec le protocole des mesures à Paracou. Ainsi  $D \in [10, +\infty[$ .

TAB. 4.1: *Signification écologique des groupes d'espèces de Favrichon (1995, p.198). Leur importance est indiquée par la proportion de taxons et d'individus qu'ils représentent (ces pourcentages étant calculés sur le sous-ensemble des individus dont le groupe est déterminé, ce qui représente 53 % des taxons et 56 % des individus).*

Groupe	Signification	% taxons	% individus
1	taxons tolérants de strate inférieure et moyenne	25	28
2	taxons tolérants de la voûte	31	45
3	taxons semi-tolérants émergents	23	20
4	taxons héliophiles de la voûte	17	4
5	taxons héliophiles de strate inférieure	4	3

La parcelle est supposée être un rectangle dont la longueur  $L$  et la largeur  $l$  sont des multiples de 125 m :  $\mathbf{q} \in [0, L] \times [0, l]$ . Les effets de bord sont traités en prenant des conditions aux limites périodiques, ce qui revient à assimiler la parcelle rectangulaire à un tore. La parcelle est découpée en carrés de 125 m de côté, qui est la taille des carrés sur le dispositif de Paracou.

### Description d'un carré

Un carré est caractérisé par son effectif total  $Y$  et sa surface terrière totale  $B$ . Des valeurs de références  $Y_0$  et  $B_0$  de ces variables sont obtenues en calculant l'effectif moyen et la surface terrière moyenne des 48 carrés de Paracou en 1984. Leurs valeurs sont (pour 1,5625 ha) :

$$\begin{aligned} Y_0 &= 968 \pm 25 \\ B_0 &= 49,0 \pm 1,0 \text{ m}^2 \end{aligned} \quad (4.1)$$

(les intervalles de confiance sont à 5 %, après avoir vérifié que les 48 carrés suivent une loi normale).

### 4.1.2 Choix du diamètre seuil

Le passage du module matriciel au module individuel se fait au diamètre  $D_s$ . Le choix de ce seuil repose sur plusieurs critères. En reprenant les deux premiers points évoqués en introduction :

1. application pour le gestionnaire :  $D_s$  devrait être au plus égal au plus petit des DME, afin de fournir une description détaillée des diamètres des individus exploitables ;

2. moteur de la croissance : le diamètre seuil doit surtout marquer la limite où les arbres ont atteint la canopée et sont affranchis de la compétition pour la lumière.

La figure 4.1a montre l'accroissement diamétrique annuel en fonction du diamètre, selon un modèle additif du type :  $\Delta D = \alpha + \varphi(D) + \varepsilon$ , où  $\varphi$  est une fonction spline de lissage, et selon le modèle arbre sans interactions défini au chapitre 3. Le modèle additif est ajusté par l'algorithme de *backfitting* (Venables & Ripley, 1994, pp.250-251). Pour le modèle arbre sans interactions, l'accroissement diamétrique est donné par la formule (1.22) page 34.

Les deux courbes, bien que quantitativement différentes, ont qualitativement une allure semblable : ce sont des courbes croissantes et concaves avec une asymptote linéaire. La concavité est plus marquée pour le modèle additif que pour le modèle arbre sans interactions. Pour ce dernier, l'allure de la courbe peut être expliquée car l'accroissement  $\Delta D$  dépend presque linéairement de la variable de compétition  $L$  (définie au chapitre 1 p.22), et  $L$  décroît exponentiellement avec le diamètre  $D$  (équation 1.19 p.33). Le point où la courbe rejoint son asymptote correspond au diamètre à partir duquel  $L$  est négligeable : l'arbre s'est alors affranchi de la compétition pour la lumière et pousse en croissance libre.

À titre de comparaison, la figure 4.1b montre l'allure de la même relation observée sur des peuplements équiennes : hêtres en Normandie par exemple (Dhôte, 1994 ; Dhôte & Houllier, 1993), ou recrû après coupe blanche sur la placette Arbocel du dispositif ECEREX en Guyane (Lacoste, 1990, p.69), ou plantations de conifères en Afrique (Alder, 1979), ou recrû d'*Abies amabilis* dans le nord ouest des États-Unis (Sorrensen-Cothorn *et al.*, 1993), etc. Hara & Wyszomirski (1994) ont reproduit à l'aide d'un modèle de croissance la même allure de courbe en simulant une compétition fortement asymétrique. Des recherches seraient nécessaires pour comprendre l'origine des différences entre les courbes 4.1a et 4.1b, notamment si le caractère équienne ou non-équienne suffit à les expliquer.

En admettant néanmoins que l'on puisse transposer au modèle additif le raisonnement valable pour le modèle arbre sans interactions, on peut interpréter l'atteinte de l'asymptote linéaire vers 40 cm de diamètre comme le passage à un régime de croissance libre. On a donc choisi :

$$D_s = 40 \text{ cm}$$

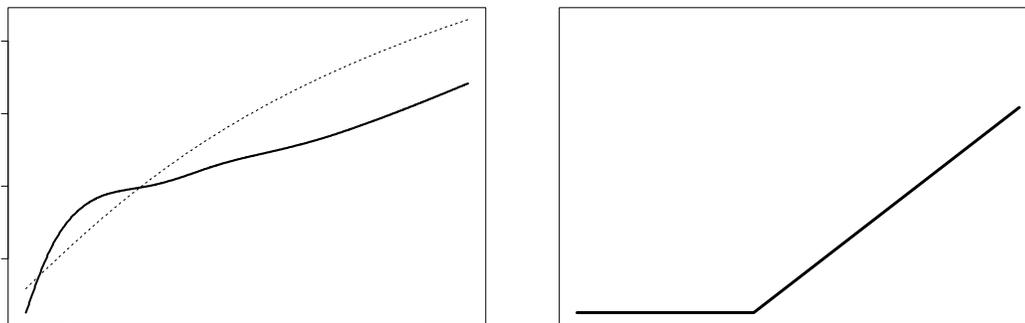


FIG. 4.1: *Accroissement diamétrique annuel en fonction du diamètre : (a) à Paracou, selon le modèle additif (—) et selon le modèle arbre sans interactions (····) défini par l'équation (1.22) (le jeu de données ayant servi à l'ajustement du modèle est celui décrit p.27 et comporte 23843 individus appartenant aux 12 parcelles de Paracou en 1988) ; (b) allure de la courbe observée sur des peuplements équiennes.*

Cette valeur correspond également à un seuil pour la structure spatiale du peuplement : lorsque l'on définit des bosquets autour des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  (cf. chapitre 2), cette valeur correspond :

- au changement de signe de la corrélation entre l'accroissement en surface terrière d'un bosquet et la taille de ses voisins (cf. § 2.3.3 p.97),
- au maximum de diversité des distributions diamétriques dans les bosquets (cf. figure 2.5 p.82).

On retrouve également ce seuil lorsque l'on cherche à relier la taille des arbres à leur position dans la voûte forestière. Collinet (1997, p.35-36) a ainsi réalisé une analyse de variance de la taille (hauteur et diamètre) des arbres en fonction de leur indice de Dawkins, pour 635 individus mesurés à Paracou : le diamètre de 40 cm sépare les arbres dont l'indice de Dawkins est inférieur ou égal à 3 de ceux dont l'indice dépasse 4.

Du point de vue de l'expérimentateur, le choix d'un diamètre seuil peut entraîner des économies puisque le suivi individuel n'est nécessaire que pour les arbres de plus de 40 cm en diamètre.

Le choix du diamètre seuil reste toutefois à être approfondi :

- d'un point de vue biologique, en cherchant à mieux le définir à partir de données. Il est vraisemblable que le seuil  $D_s$  dépende de l'espèce.

Collinet (1997, p.28-34) a ainsi estimé un point de libération (défini comme le point d'intersection de la courbe  $H$  fonction de  $D$  avec la droite  $H = 100D$  d'Oldeman, et interprété comme le seuil à partir duquel l'espèce s'affranchit du facteur lumière) pour différentes essences de Paracou : le point de libération dépasse rarement le diamètre de 30 cm ;

- d'un point de vue modélisation, en cherchant à évaluer la robustesse du modèle vis-à-vis d'une variation de  $D_s$  : dans ce chapitre la valeur de  $D_s$  a été fixée une fois pour toute, mais il resterait à étudier comment varient les résultats avec  $D_s$ .

### 4.1.3 Composante matricielle

La parcelle de forêt simulée est découpée en carrés de 125 m de côté. Sur chacun des carrés, la dynamique des arbres de diamètre inférieur à  $D_s$  est gérée par un modèle matriciel, qui reprend à l'identique le modèle de Favrichon dans sa version déterministe avec groupes d'espèces et régulation des coefficients (Favrichon, 1995, chap. XI ; Favrichon, 1998b). La définition de ce modèle est ici rappelée et quelques remarques sont faites. On s'intéresse désormais dans cette section à *un* carré.

#### Expression matricielle

Les arbres sont répartis en 6 classes de diamètre, de 10 cm à  $D_s = 40$  cm avec une largeur constante de 5 cm. Soit  $N_j^{(i)}$  l'effectif des arbres appartenant au  $i^e$  groupe d'espèces et à la  $j^e$  classe de diamètre ( $i = 1 \dots 6, j = 1 \dots 6$ ) dans le carré, et  $\mathbf{N}^{(i)}$  le vecteur des effectifs du  $i^e$  groupe d'espèces :

$$\mathbf{N}^{(i)} = \begin{bmatrix} N_1^{(i)} \\ \vdots \\ N_6^{(i)} \end{bmatrix}$$

Les effectifs au temps  $t + \Delta t$  s'expriment en fonction des effectifs au temps  $t$  par le biais d'une matrice de Usher  $A^{(i)}$  :

$$\begin{aligned} \mathbf{N}^{(i)}(t + \Delta t) &= A^{(i)}\mathbf{N}^{(i)}(t) + \mathbf{R}^{(i)}(t) \\ &= \begin{bmatrix} 1 - m_1^{(i)} - b_1^{(i)} & 0 & \dots & \mathbf{0} \\ & b_1^{(i)} & \dots & 0 \\ & & \dots & \\ \mathbf{0} & \dots & b_5^{(i)} & 1 - m_6^{(i)} - b_6^{(i)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1^{(i)}(t) \\ \vdots \\ N_6^{(i)}(t) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} r^{(i)}(t) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

où  $\mathbf{R}^{(i)}$  est le vecteur des recrutements (qui vaut zéro sauf dans la première classe de diamètre),  $m_j^{(i)}$  est la probabilité de mourir entre  $t$  et  $t + \Delta t$  d'un arbre appartenant au  $i^{\text{e}}$  groupe d'espèces et à la  $j^{\text{e}}$  classe de diamètre, et  $b_j^{(i)}$  est la probabilité de passer de la  $j^{\text{e}}$  à la  $(j + 1)^{\text{e}}$  classe de diamètre *en restant vivant*, entre les instants  $t$  et  $t + \Delta t$ , pour un arbre appartenant au  $i^{\text{e}}$  groupe d'espèces.

En notant les matrices par bloc, on peut écrire de façon plus compacte :

$$\begin{bmatrix} \mathbf{N}^{(1)} \\ \vdots \\ \mathbf{N}^{(6)} \end{bmatrix}_{t+\Delta t} = \begin{bmatrix} A^{(1)} & 0 & \dots & 0 \\ & \ddots & & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & A^{(6)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{N}^{(1)} \\ \vdots \\ \mathbf{N}^{(6)} \end{bmatrix}_t + \begin{bmatrix} \mathbf{R}^{(1)} \\ \vdots \\ \mathbf{R}^{(6)} \end{bmatrix}_t$$

### Coefficients de la matrice de Usher

Les coefficients des matrices de Usher sont reliés au diamètre et aux variables descriptives du carré ( $Y$  et  $B$ ). Les valeurs des coefficients sont celles données par Favrichon (1998b). Pour l'angélique (groupe d'espèces 6), les paramètres sont pris égaux à ceux du groupe d'espèces 3 auquel elle appartient. Les relations suivantes sont utilisées :

– pour les probabilités de passage :

$$b_i^{(j)} = p_0^{(j)} + p_1^{(j)} \bar{D}_i + p_2^{(j)} \bar{D}_i^2 + p_3^{(j)} \bar{D}_i^3 + p_4^{(j)} \frac{B}{B_0} \quad (4.2)$$

excepté pour  $j = 5$  et  $i = 5, 6$  où  $b_i^{(5)} = 0$ ,

– pour la mortalité :

$$m_i^{(j)} = d_0^{(j)} + d_1^{(j)} \bar{D}_i + d_2^{(j)} \bar{D}_i^2 \quad (4.3)$$

excepté pour  $j = 5$  et  $i = 5, 6$  où  $m_i^{(5)} = 1$ .

Dans ces formules  $\bar{D}_i$  désigne le diamètre moyen de la  $i^{\text{e}}$  classe de diamètre. Les valeurs des paramètres  $p_0$  à  $p_4$  et  $d_0$  à  $d_2$  sont données dans le tableau 4.2.

## Recrutement

Le recrutement s'exprime également en fonction des caractéristiques  $Y$  et  $B$  du carré. Un ajustement doit être fait par rapport au modèle de Favrichon (1998b) pour le groupe 6 (angélique) qui partage son recrutement avec le groupe 3 :

$$\begin{aligned}
 r^{(j)} &= c_1^{(j)} + c_2^{(j)} \frac{Y}{Y_0} \quad \text{pour } j = 1, 2 \\
 r^{(3)} + r^{(6)} &= c_1^{(3)} + c_2^{(3)} \frac{Y}{Y_0} \\
 r^{(4)} &= c_1^{(4)} + c_2^{(4)} \frac{B}{B_0} \\
 r^{(5)} &= c_1^{(5)} \exp\left(c_2^{(4)} \frac{B}{B_0}\right)
 \end{aligned} \tag{4.4}$$

Pour partager le recrutement total  $r^{(3)} + r^{(6)}$  entre les groupes d'espèces 3 et 6, une relation supplémentaire est nécessaire. On suppose que la proportion d'angéliques recrutées parmi l'effectif total de recrutés au temps  $t$  est égal à la proportion en effectif au temps  $t - T_1^{(6)}$  d'angéliques de diamètre supérieur à un diamètre  $D_f$  parmi les arbres des groupes 3 et 6 de diamètre supérieur à  $D_f$ , c'est-à-dire :

$$\frac{r^{(6)}(t)}{r^{(3)}(t) + r^{(6)}(t)} = \frac{Y_{(\geq D_f)}^{(6)}(t - T_1^{(6)})}{Y_{(\geq D_f)}^{(3)}(t - T_1^{(6)}) + Y_{(\geq D_f)}^{(6)}(t - T_1^{(6)})} \tag{4.5}$$

où  $Y_{(\geq D_f)}^{(i)}$  est le nombre d'arbres du  $i^{\text{e}}$  groupe d'espèces de diamètre supérieur à  $D_f$ . Lorsque  $Y_{(\geq D_f)}^{(3)} + Y_{(\geq D_f)}^{(6)} = 0$ , on prend  $r^{(6)} = 0$ .

Cette règle de partage peut s'interpréter de la façon suivante,  $D_f$  étant le diamètre de fructification : la proportion d'angéliques recrutées est égale à la proportion de semenciers d'angélique. Le temps de retard  $T_1^{(6)}$  correspond au temps qui s'écoule en moyenne entre le moment où le semencier produit des graines et le moment où ces graines sont devenues des arbres de 10 cm de diamètre.

Les valeurs des paramètres sont données dans le tableau 4.2 (excepté  $T_1^{(6)}$  qui est donné dans le tableau 4.3).

## Diamètres moyens des classes de diamètre

Le diamètre moyen  $\bar{D}_i$  de la  $i^{\text{e}}$  classe de diamètre dépend de la distribution diamétrique. Soit  $[D_{\min}, D_{\max}]$  les bornes de la classe de diamètre, et  $\Delta =$

TAB. 4.2: Paramètres du modèle matriciel. La méthode d'estimation et les intervalles de confiance des coefficients  $p$ ,  $d$  et  $c$  sont donnés dans Favrichon (1995, 1998b). La notation  $A$  désigne l'unité de surface correspondant à un carré, soit 1,5625 ha ;  $\Delta t$  est l'unité de temps valant 2 ans. Le paramètre  $D_f$  a été choisi arbitrairement.

Coeff.	Groupe d'espèces				
	1	2	3 et 6	4	5
(a) pour les probabilités de passage					
$p_0$ [ $\Delta t^{-1}$ ]	0,111673	0,074913	0,059454	0,085042	0,919723
$p_1$ [ $\text{cm}^{-1}.\Delta t^{-1}$ ]	-0,006697	0,009465	0,018798	0,026898	-0,087260
$p_2$ [ $\text{cm}^{-2}.\Delta t^{-1}$ ]	$0,340.10^{-3}$	$-0,283.10^{-3}$	$-0,519.10^{-3}$	$-0,899.10^{-3}$	$4,986.10^{-3}$
$p_3$ [ $\text{cm}^{-3}.\Delta t^{-1}$ ]	$-0,477.10^{-5}$	$0,257.10^{-5}$	$0,433.10^{-5}$	$0,967.10^{-5}$	$-8,826.10^{-5}$
$p_4$ [ $\Delta t^{-1}$ ]	-0,042395	-0,121289	-0,152575	-0,230974	-0,219
(b) pour les probabilités de mourir					
$d_0$ [ $\Delta t^{-1}$ ]	0,0062	-0,0166	0,0088	0,097	-0,148
$d_1$ [ $\text{cm}^{-1}.\Delta t^{-1}$ ]	$0,14.10^{-2}$	$0,2.10^{-2}$	$0,04.10^{-2}$	$-0,56.10^{-2}$	$2,36.10^{-2}$
$d_2$ [ $\text{cm}^{-2}.\Delta t^{-1}$ ]	$-0,18.10^{-4}$	$-0,2.10^{-4}$	$-0,06.10^{-4}$	$1.10^{-4}$	$-6.10^{-4}$
(c) pour le recrutement					
$c_1$ [ $A^{-1}.\text{an}^{-1}$ ]	15.306	14.562	5.1937	11.320	681.89
$c_2$ [ $A^{-1}.\text{an}^{-1}$ ]*	-13.173	-12.358	-4.2587	-10.670	-6.59
Autres paramètres					
Notation	Signification		Valeur		
$D_f$ [cm]	Diamètre de fructification		40		
$\bar{D}_i$ [cm]	Diamètre moyen de la $i^{\text{e}}$ classe		$12,5 + 5(i - 1)$		

(\*) Excepté pour le groupe d'espèces 5 où  $c_2$  est adimensionnel.

$D_{\max} - D_{\min}$  sa largeur. Si on suppose les diamètres uniformément distribués sur  $[D_{\min}, D_{\max}]$ , alors :

$$\bar{D} = \frac{D_{\min} + D_{\max}}{2} \quad (4.6)$$

Une distribution plus réaliste cependant serait la distribution exponentielle. Soit  $\bar{D}_\mu$  le diamètre moyen pour une distribution exponentielle de paramètre  $\mu$ . On peut calculer :

$$\begin{aligned} \varepsilon = \bar{D} - \bar{D}_\mu &= \frac{\Delta}{2} \coth\left(\mu \frac{\Delta}{2}\right) - \frac{1}{\mu} \\ &\simeq \frac{\mu \Delta^2}{12} \quad \text{pour } \mu \Delta \ll 1 \end{aligned}$$

*Démonstration* : une distribution exponentielle de paramètre  $\mu$  sur  $[D_{\min}, D_{\max}]$  a pour densité :

$$f(x) = \frac{\mu \exp(-\mu(x - D_{\min}))}{1 - \exp(-\mu\Delta)}$$

Sa moyenne est donc :

$$\begin{aligned} \bar{D}_\mu &= \int_{D_{\min}}^{D_{\max}} x f(x) dx \\ &= \frac{1}{\mu} + \frac{D_{\min} - D_{\max} \exp(-\mu\Delta)}{1 - \exp(-\mu\Delta)} \end{aligned}$$

D'où :

$$\begin{aligned} \varepsilon &= \bar{D} - \bar{D}_\mu = \frac{D_{\min} + D_{\max}}{2} - \frac{1}{\mu} - \frac{D_{\min} - D_{\max} \exp(-\mu\Delta)}{1 - \exp(-\mu\Delta)} \\ &= \frac{\Delta}{2} \left( \frac{1 + \exp(-\mu\Delta)}{1 - \exp(-\mu\Delta)} \right) - \frac{1}{\mu} = \frac{\Delta}{2} \coth\left(\frac{\mu\Delta}{2}\right) - \frac{1}{\mu} \end{aligned}$$

La formule approchée lorsque  $\mu\Delta \ll 1$  s'obtient en faisant un développement limité à l'ordre  $o(x)$  de  $\coth(x)$ . ■

Ainsi utiliser une distribution uniforme alors que la distribution est exponentielle conduit à surestimer  $\bar{D}_i$ , et l'erreur faite n'est fonction que de la largeur  $\Delta$  de la classe de diamètre. À Paracou, des valeurs réalistes de  $\mu$  sont de l'ordre de 0,05 à 0,15  $\text{cm}^{-1}$  selon les espèces ; comme  $\Delta = 5$  cm, l'erreur  $\varepsilon$  est de l'ordre de 0,1 - 0,3 cm, ce qui est faible au regard des valeurs de  $\bar{D}$  (de 15 à 35 cm).

Désormais on utilisera donc comme expression pour  $\bar{D}_i$  celle donnée par l'équation (4.6).

### Domaine de définition du modèle

Le fait que  $1 - m_i^{(j)} - b_i^{(j)}$  et  $b_i^{(j)}$  soient des probabilités impose les conditions suivantes :

$$\begin{aligned} 0 &\leq 1 - m_i^{(j)} - b_i^{(j)} \leq 1 \\ 0 &\leq b_i^{(j)} \leq 1 \end{aligned}$$

qui *via* les équations (4.2) et (4.3) restreignent la variable  $B$  à un domaine de définition. La condition  $1 - m_i^{(j)} - b_i^{(j)} \geq 0$  est vérifiée pour tout  $B$ , car les paramètres  $p_4^{(j)}$  sont strictement négatifs (cf. tableau 4.2) et car, au vu des valeurs numériques des paramètres,

$$\min_{i=1\dots 6, j=1\dots 6} \left\{ 1 - m_i^{(j)} - p_0^{(j)} - p_1^{(j)} \bar{D}_i - p_2^{(j)} \bar{D}_i^2 - p_3^{(j)} \bar{D}_i^3 \right\} \geq 0$$

La condition  $1 - m_i^{(j)} - b_i^{(j)} \leq 1$  est par ailleurs vérifiée dès que  $b_i^{(j)} \geq 0$  puisque  $m_i^{(j)} \geq 0$ .

La condition  $b_i^{(j)} \leq 1$  est vérifiée pour tout  $B$ , car  $p_4^{(j)} < 0$ ,  $\forall j$  et

$$\max_{i=1\dots 6, j=1\dots 6} \left\{ p_0^{(j)} + p_1^{(j)} \bar{D}_i + p_2^{(j)} \bar{D}_i^2 + p_3^{(j)} \bar{D}_i^3 \right\} < 1$$

La condition  $b_i^{(j)} \geq 0$  en revanche impose :

$$\frac{B}{B_0} \leq \min_{i=1\dots 6, j=1\dots 6} \left\{ -\frac{p_0^{(j)} + p_1^{(j)} \bar{D}_i + p_2^{(j)} \bar{D}_i^2 + p_3^{(j)} \bar{D}_i^3}{p_4^{(j)}} \right\} \simeq 1,3$$

Comme  $b_i^{(j)}$  est une probabilité de passage en restant vivant, on a de plus la condition :

$$m_i^{(j)} = 1 \Rightarrow b_i^{(j)} = 0$$

Enfin, le fait que le recrutement doit être positif impose des conditions sur  $Y$  et  $B$  *via* l'équation (4.4) :

$$r^{(j)} \geq 0 \Rightarrow \frac{Y}{Y_0} \leq \min_{j=1,2,3} \left\{ -\frac{c_1^{(j)}}{c_2^{(j)}} \right\} = 1,16 \quad \text{et} \quad \frac{B}{B_0} \leq -\frac{c_1^{(4)}}{c_2^{(4)}} = 1,06$$

En fin de compte, le modèle matriciel sort de son domaine de définition dès que  $Y$  dépasse  $Y_0$  de 16 % ou que  $B$  dépasse  $B_0$  de 6 %. Cela se produit fréquemment dans les simulations. Pour le recrutement, on a donc choisi de prendre comme effectif effectivement recruté  $\max\{0, r^{(j)}\}$ . Pour le calcul des coefficients  $b_i^{(j)}$ , aucune règle n'a été rajoutée car à aucun moment dans les simulations  $B$  ne dépasse  $B_0$  de 30 %.

#### 4.1.4 Composante individuelle

Dans le modèle individuel un arbre est décrit par son diamètre  $D$ , son groupe d'espèces  $s$  et ses coordonnées spatiales  $\mathbf{q}$ . Le modèle individuel se compose de trois modules : croissance, mortalité, recrutement à  $D_s$ .

##### Module croissance

La composante croissance du modèle arbre construit au chapitre 1 n'a pas été retenue pour modéliser la croissance des gros arbres car :

1. le modèle arbre type modèle de trouées construit au chapitre 1 ne prend pas en compte la diversité spécifique alors que l'on cherche au contraire ici à distinguer les différents groupes d'espèces ;
2. les gros arbres sont supposés libérés de la compétition pour la lumière de sorte que la variable de compétition  $L$  n'a plus d'intérêt.

On a donc cherché, pour chaque groupe d'espèces, à relier par un modèle de régression linéaire l'accroissement diamétrique annuel d'un arbre  $\Delta D$  aux variables explicatives suivantes :

- son diamètre  $D$ ,
- l'effectif total  $Y$  du carré auquel il appartient,
- la surface terrière totale  $B$  du carré auquel il appartient,
- le nombre  $Y_{\text{vois}}$  d'arbres de diamètre supérieur à  $D$  dans un rayon de 30 m autour de lui (c'est la variable  $NBD$  du modèle SELVA de Gourlet-Fleury, 1997),
- la surface terrière  $B_{\text{vois}}$  des arbres de diamètre supérieur à  $D$  dans un rayon de 30 m autour de lui.

Le jeu de données utilisés pour effectuer ces ajustements se compose des individus de plus de 40 cm en diamètre sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1988. Ces données sont en fait extraites du jeu de données 1 décrit p.25 et comporte 1301 individus. L'année 1988 a été choisie car elle offre le maximum de contraste pour les accroissements diamétriques et les variables explicatives  $Y$ ,  $B$ ,  $Y_{\text{vois}}$ ,  $B_{\text{vois}}$ .

Les modèles retenus sont de la forme :

$$\begin{aligned}
\frac{\Delta D^{(j)}}{\Delta t} &= a_0^{(j)} \quad \text{pour } j = 1, 4 \\
\frac{\Delta D^{(2)}}{\Delta t} &= a_0^{(2)} + a_1^{(2)} D + a_2^{(2)} \frac{Y}{Y_0} \\
\frac{\Delta D^{(j)}}{\Delta t} &= a_0^{(j)} + a_2^{(j)} \frac{B}{B_0} \quad \text{pour } j = 3, 6
\end{aligned} \tag{4.7}$$

où  $\Delta D^{(j)}$  est l'accroissement diamétrique annuel d'un arbre appartenant au  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces et  $\Delta t = 1$  an. Le groupe 5 n'est pas modélisé car aucun arbre de ce groupe n'atteint le diamètre 40 cm dans le modèle (leur taux de mortalité vaut 100 % dans les classes  $[30, 35[$  et  $[35, 40[$  cm de diamètre de la composante matricielle).

Les valeurs des coefficients  $a_0$  à  $a_2$  sont données dans le tableau 4.3. La figure 4.2 compare les accroissements prédits par les équations (4.7) avec ceux prédits pour l'espèce grise du modèle arbre type modèle de trouées construit au chapitre 1, en l'absence d'interactions (équation 1.22 p.34). Pour tous les groupes d'espèces excepté le groupe 4, une croissance plus lente que celle prédite par le modèle arbre du chapitre 1 est obtenue par ajustement aux données restreintes aux gros arbres (ce que l'on pouvait déjà observer sur la figure 4.1a).

Les variables explicatives  $Y_{\text{vois}}$  et  $B_{\text{vois}}$  qui seules faisaient appel à un voisinage spatialement explicite de l'arbre ne sont pas significatives. Le module croissance est donc indépendant des distances.

### Module mortalité

L'ajustement statistique d'un modèle de mortalité est une chose difficile, car les données sur la mortalité sont souvent peu précises (Gourlet-Fleury, 1997). Dans le modèle matriciel de Favrichon (1995), le taux de mortalité n'est fonction que du diamètre, ce qui suppose que la mortalité est la même que le peuplement soit dans l'état stationnaire ou dans un état transitoire. Nous adopterons la même hypothèse simplificatrice : la mortalité sera calculée en supposant le peuplement dans l'état stationnaire et son expression sera supposée pouvoir s'extrapoler à toutes les situations. Cette hypothèse n'est pas très réaliste : dans de nombreux modèles, dont les modèles de trouées et le modèle SELVA (Gourlet-Fleury, 1997), le taux de mortalité dépend de variables (typiquement l'accroissement  $\Delta D$  ou des indices de compétition) qui évoluent avec l'état du peuplement.

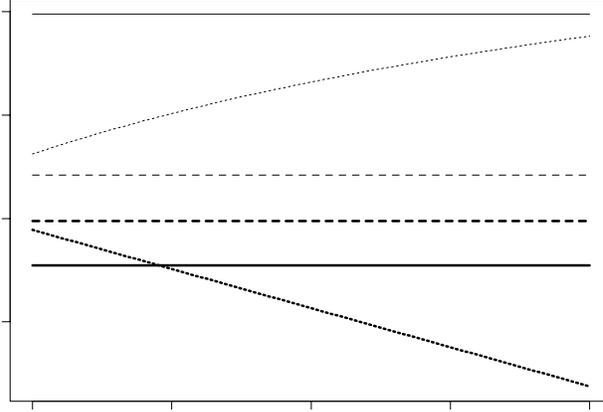


FIG. 4.2: *Accroissements diamétriques prédits par la composante individuelle du modèle hybride, comparés à ceux prédits par le modèle arbre type modèle de trouées : ···· modèle arbre type modèle de trouées ; — groupe d'espèces 1 du modèle hybride ; ···· groupe 2 ; -·-· groupe 3 ; — groupe 4 ; -- angélique. Pour le modèle hybride,  $B = B_0$  et  $Y = Y_0$ . Pour le modèle arbre type modèle de trouées,  $L$  est calculé selon l'équation (1.19) p.33 (absence d'interactions).*

Le taux de mortalité est obtenu en constatant, comme au chapitre 1 (§ 1.1.2 p.24), que dans un modèle de distribution de type équation de transport, la croissance, la mortalité et la distribution à l'état stationnaire sont liées.

Soit  $f^{(j)}$  la distribution diamétrique des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  appartenant au  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces. Dans la limite où le nombre  $Y_{(\geq D_s)}^{(j)}$  d'arbres du  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces et de diamètre supérieur à  $D_s$  tend vers  $+\infty$ , le modèle arbre indépendant des distances est équivalent à un modèle de distribution qui s'écrit (cf. chapitre 3) :

$$\frac{\partial f^{(j)}}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \{a^{(j)}(x) f^{(j)}\} - m^{(j)}(x) f^{(j)}$$

où  $m^{(j)}(x)$  est le taux de mortalité des arbres de diamètre  $x$  appartenant au  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces, et  $a^{(j)}$  est la vitesse de croissance en diamètre qui s'écrit :

$$a^{(j)}(D) = \frac{\Delta D^{(j)}}{\Delta t} \quad (4.8)$$

où  $\Delta D^{(j)}/\Delta t$  est donné par les équations (4.7). En toute rigueur,  $a^{(j)}$  n'est pas fonction du diamètre uniquement, mais dépend *via*  $Y(t) = \int f^{(j)}(x, t) dx$  et  $B(t) = \frac{\pi}{4} \int x^2 f^{(j)}(x, t) dx$  de la distribution toute entière. Néanmoins dans

l'état stationnaire, on peut fixer en première approximation  $Y$  et  $B$  à leur valeur de référence  $Y_0$  et  $B_0$ .

La distribution stationnaire  $f_\infty^{(j)}$  vérifie :

$$\frac{\partial f_\infty^{(j)}}{\partial t} = 0 = -\frac{\partial}{\partial x} \{a^{(j)}(x) f_\infty^{(j)}\} - m^{(j)}(x) f_\infty^{(j)}$$

d'où :

$$m^{(j)}(x) = -\frac{1}{f_\infty^{(j)}(x)} \frac{\partial}{\partial x} \{a^{(j)}(x) f_\infty^{(j)}\}$$

La distribution stationnaire  $f_\infty$  dépend implicitement du recrutement à  $D_s$  (condition aux limites), et par là même de la composante matricielle qui gère la dynamique pour  $D \leq D_s$ . Néanmoins pour court-circuiter ces calculs, on prend ici  $f_\infty$  égal à la distribution observée à Paracou en 1984.

Les distributions diamétriques stationnaires des 6 groupes d'espèces à Paracou sont approximativement exponentielles de paramètres  $\mu^{(j)}$ , de sorte que  $f_\infty^{(j)'} = -\mu^{(j)} f_\infty^{(j)}$  et :

$$m^{(j)}(x) = \mu^{(j)} a^{(j)}(x) - \frac{da^{(j)}}{dx}(x)$$

Les expressions des taux de mortalité pour le modèle individuel sont finalement :

$$\begin{aligned} m^{(j)}(x) &= \mu^{(j)} a_0^{(j)} \quad \text{pour } j = 1, 4 \\ m^{(2)}(x) &= \mu^{(2)} (a_0^{(2)} + a_2^{(2)}) - a_1^{(2)} + \mu^{(2)} a_1^{(2)} x \\ m^{(j)}(x) &= \mu^{(j)} (a_0^{(j)} + a_2^{(j)}) \quad \text{pour } j = 3, 6 \end{aligned} \quad (4.9)$$

Les paramètres  $\mu^{(j)}$  ont été estimés à partir des diamètres sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984, en utilisant l'estimateur du maximum de vraisemblance (Johnson & Kotz, 1970) :

$$\hat{\mu}^{(j)} = \frac{Y_{(\geq D_s)}^{(j)}}{\sum_{i \in \mathcal{E}_{(\geq D_s)}^{(j)}} (D_i - D_s)}$$

où  $\mathcal{E}_{(\geq D_s)}^{(j)}$  est l'ensemble des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  et appartenant au  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces, et  $Y_{(\geq D_s)}^{(j)}$  est le cardinal de cet ensemble. Les valeurs des paramètres sont données dans le tableau 4.3. La figure 4.3 compare les taux de mortalité du modèle individuel avec ceux du modèle matriciel de Favrichon (1998b) pour les diamètres supérieurs à 40 cm.

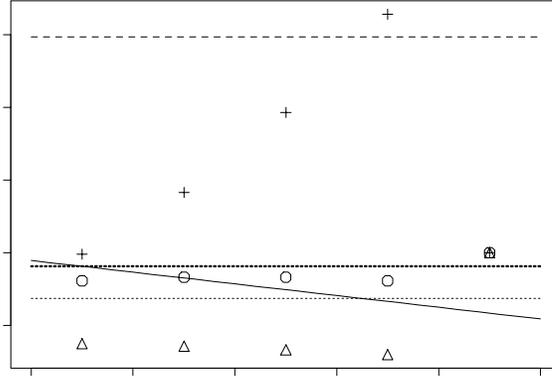


FIG. 4.3: Comparaison du taux annuel de mortalité en fonction du diamètre, selon le modèle matriciel de Favrichon (symboles) ou selon le modèle individuel (lignes). Trois groupes d'espèces sont représentés (pour les deux autres, le taux de mortalité est fixé à 1 dans le modèle matriciel pour  $D > 40$  cm) : groupe 2 ( $\circ$  ou  $—$ ), groupe 3 ( $\Delta$  ou  $\cdots$ ), groupe 4 ( $+$  ou  $--$ ) ; la ligne en tirets épais représente l'angélique (espèce du groupe 3 dans le modèle matriciel de Favrichon).

### Module recrutement à $D_s$

Soit  $J^{(j)}$  le flux de recrutés appartenant au  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces dans la composante individuelle, qui est pris égal au flux de sortie de la composante matricielle. Ce flux est un nombre réel. Le nombre d'arbres (entier) effectivement recrutés dans le modèle individuel durant une durée  $\Delta t$  est tiré au hasard suivant une loi de Poisson de moyenne  $J^{(j)}\Delta t$ .

Le module matriciel fournit un flux de sortie dans la classe de diamètre 40-45 cm. Le diamètre de chaque arbre recruté dans le module individuel est donc tiré suivant une loi uniforme sur  $[40, 45]$ . Une loi de tirage plus réaliste du diamètre serait la loi exponentielle, mais il a déjà été montré (cf. section 4.1.3) que la différence entre les deux est faible.

Les arbres recrutés dans le modèle individuel sont positionnés spatialement, selon la méthode suivante : soit  $\mathcal{E}_{(\geq D_s)}^{(j)}(t)$  l'ensemble des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  et appartenant au  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces au temps  $t$ . Pour placer un recruté au temps  $t$  :

- un arbre, qui représente le semencier parent du recruté, est choisi au hasard dans  $\mathcal{E}_{(\geq D_s)}^{(j)}(t - T_2^{(j)})$  ; le temps de retard  $T_2^{(j)}$  représente le temps

moyen qui s'écoule entre la production d'une graine et le moment où cette graine est devenue un arbre de diamètre  $D_s$  ;

- l'arbre recruté est placé en une position dont les coordonnées polaires par rapport à son parent sont  $(D, \Theta)$ , où  $D$  suit une loi de densité  $f_{\text{disp}}^{(j)}(x) = 2x / (D_{\text{max}}^{(j)})^2$  et  $\Theta$  suit une loi uniforme sur  $[0, 2\pi]$  (densité uniforme sur le disque de rayon  $D_{\text{max}}$  centré sur le parent).

Si  $\mathcal{E}_{(\geq D_s)}^{(j)}(t - T_2^{(j)}) = \emptyset$ , l'arbre recruté est placé au hasard sur la parcelle.

Le temps de retard  $T_2^{(j)}$  peut s'écrire :

$$T_2^{(j)} = T_1^{(j)} + \sum_{i=1}^6 E(T_{i \rightarrow i+1}^{(j)})$$

où  $T_1^{(j)}$  est le temps qui s'écoule en moyenne entre la production des graines et le moment où ces graines sont devenues des arbres de 10 cm de diamètre, et  $E(T_{i \rightarrow i+1}^{(j)})$  est le temps moyen pour passer de la  $i^{\text{e}}$  à la  $(i+1)^{\text{e}}$  classe de diamètre sachant que l'arbre reste vivant. Comme  $T_{i \rightarrow i+1}^{(j)}$  suit une loi géométrique de paramètre  $b_i^{(j)} / (1 - m_i^{(j)})$  qui s'interprète comme la probabilité de passage *sachant* que l'arbre reste vivant, on obtient :

$$T_2^{(j)} = T_1^{(j)} + \sum_{i=1}^6 \frac{1 - m_i^{(j)}}{b_i^{(j)}}$$

En faisant attention à ce que les coefficients donnés dans le tableau 4.2 fournissent des taux biannuels et non pas annuels, on obtient numériquement :  $T_2^{(j)} - T_1^{(j)} = 313$  ans pour le groupe 1, 258 ans pour le groupe 2, 116 ans pour les groupes 3 et 6, 117 ans pour le groupe 4 (aucun arbre du groupe 5 n'atteint 40 cm de diamètre).

Il est difficile d'évaluer la justesse de ces temps d'attente compte tenu de la difficulté d'estimer l'âge des arbres des forêts tropicales. Néanmoins leur ordre de grandeur est compatible avec la datation au  $^{14}\text{C}$  d'arbres d'Amazonie faite par Chambers *et al.* (1998). Leurs valeurs élevées ne font que refléter la faiblesse des accroissements diamétriques moyens. On peut toutefois constater :

- que les valeurs relatives entre groupes sont cohérentes avec l'interprétation biologique des groupes : les taxons héliophiles ont les plus faibles temps d'attente tandis que les taxons des strates inférieures et moyennes (qui atteignent rarement de grosses tailles) ont le plus fort temps d'attente ;

- que les valeurs sont cohérentes avec celle du modèle arbre type modèle de trouées en l’absence d’interactions : la solution du système (3.30) (p.139) met en effet 131 ans pour croître de 10 à 40 cm de diamètre.

#### 4.1.5 Couplage entre les deux composantes

##### Pas de temps

Le modèle matriciel fonctionne avec un pas de temps de deux ans. On a donc choisi de faire tourner le modèle individuel avec un pas de temps de deux ans également. Les accroissements diamétriques individuels se calculent selon un schéma de Newton :

$$D(t + 2) = D(t) + 2a$$

où  $a$  est la vitesse de croissance annuelle. Les vitesses d’évolution sont suffisamment lentes pour qu’un pas de temps de deux ans puisse être pris comme pas de temps d’intégration des dynamiques individuelles.

##### Couplage *via* $Y$ et $B$

Les variables  $Y$  et  $B$  représentent respectivement l’effectif total et la surface terrière totale d’un carré. Un problème se pose pour calculer leurs valeurs quand on ne dispose que d’une partie des valeurs individuelles. D’une manière générale, les expressions de  $Y$  et  $B$  dépendent du niveau de détail des variables décrivant le carré. On distingue ici trois descriptions emboîtées :

- description individuelle : le diamètre de chaque arbre est connu et la parcelle est décrite par une liste  $\{D_1, \dots, D_Y\}$  ; c’est en particulier le cas pour les parcelles de Paracou ;
- description mixte : jusqu’au diamètre  $D_s$  les diamètres sont ventilés en  $k$  classes et on connaît l’effectif  $N_j$  dans la  $j^{\text{e}}$  classe de diamètre ; au-delà de  $D_s$  les arbres sont décrit individuellement par une liste  $\{D_1, \dots, D_{Y_{(\geq D_s)}}\}$  où  $Y_{(\geq D_s)}$  est le nombre de gros arbres. C’est en particulier le cas pour le modèle hybride matriciel / individuel ;
- description par une distribution : les diamètres sont ventilés en  $P \geq k$  classes et on connaît l’effectif  $N_j$  dans la  $j^{\text{e}}$  classe de diamètre ; c’est en particulier le cas pour le modèle matriciel.

TAB. 4.3: Paramètres du modèle individuel. Les intervalles de confiance sont à 5 %. Les paramètres  $a_i$  sont estimés par régression multiple. Les intervalles de confiance du paramètre  $\mu$  sont obtenus en appliquant le théorème central-limite. Les valeurs de  $T_1$  ont été fixées de façon arbitraire. Les valeurs de  $D_{\max}$  ont été estimées empiriquement en analysant la répartition spatiale des arbres (elles correspondent à la distance à laquelle l'écart à la répartition aléatoire, détecté par la fonction  $K$  de Ripley, est le plus fort; une valeur infinie de  $D_{\max}$  correspond à une répartition aléatoire sur le carré).

Groupe	Coefficients		
	$a_0$ [cm.an <sup>-1</sup> ]	$a_1$ [an <sup>-1</sup> ]	$a_2$ [cm.an <sup>-1</sup> ]
1	0,109 ± 0,044	-	-
2 ( $R^2 = 0,08$ )	0,743 ± 0,221 $t_{301} = 6,6^{**}$	$(-3,8 \pm 3,5) \cdot 10^{-3}$ $t_{301} = -2,1^*$	-0,413 ± 0,170 $t_{301} = -4,8^{**}$
3 ( $R^2 = 0,16$ )	0,725 ± 0,074 $t_{789} = 19,4^{**}$	- -	-0,530 ± 0,086 $t_{789} = -12,2^{**}$
4	0,595 ± 0,103	-	-
angélique ( $R^2 = 0,18$ )	0,918 ± 0,223 $t_{87} = 8,0^{**}$	- -	-0,634 ± 0,292 $t_{87} = -4,3^{**}$
Groupe	Autres paramètres		
	$\mu$ [cm <sup>-1</sup> ]	$T_1$ [an]	$D_{\max}$ [m]
1	0,125 ± 0,023	0	$+\infty$
2	0,085 ± 0,005	0	15
3	0,070 ± 0,004	0	22
4	0,084 ± 0,012	0	$+\infty$
angélique	0,064 ± 0,010	0	15

NOTES :  $t_n$  = statistique  $t$  de Student à  $n$  degrés de liberté; \* indique le caractère significatif du coefficient au niveau 5%; \*\* indique le caractère significatif au niveau 1‰;  $R^2$  = coefficient de détermination.

La description par une distribution se déduit de la description mixte, qui se déduit elle-même de la description individuelle. Ces déductions correspondent à une dégradation de l'information, et il n'est pas possible de remonter la chaîne.

L'expression de  $Y$  conduit dans les trois cas à la même valeur numérique :

$$Y = \sum_{j=1}^k N_j + Y_{(\geq D_s)} = \sum_{j=1}^P N_j$$

En revanche l'expression de  $B$  dans chacun des cas conduit à des valeurs numériques différentes :

$$\begin{aligned} B^\bullet &= \frac{\pi}{4} \sum_{i=1}^Y D_i^2 && \text{description individuelle} \\ B &= \frac{\pi}{4} \left\{ \sum_{i=1}^k N_i \bar{D}_i^2 + \sum_{i=1}^{Y_{(\geq D_s)}} D_i^2 \right\} && \text{description mixte} \\ B^* &= \frac{\pi}{4} \sum_{i=1}^P N_i \bar{D}_i^2 && \text{description par une distribution} \end{aligned} \tag{4.10}$$

En général  $B^\bullet \neq B \neq B^*$ . Le carré  $\bar{D}_i^2$  désigne le diamètre moyen de la  $i^e$  classe élevé au carré. Il serait plus juste d'utiliser dans les expressions de  $B$  et  $B^*$  la moyenne sur la  $i^e$  classe du diamètre élevé au carré  $\overline{(D^2)}_i$ , auquel cas on aurait  $\lim_{Y \rightarrow \infty} B^\bullet/Y = \lim_{Y \rightarrow \infty} B/Y = \lim_{Y \rightarrow \infty} B^*/Y$ .

Afin de pouvoir comparer les résultats du modèle matriciel de Favrichon (1995) avec ceux du modèle hybride matriciel / individuel, l'expression la plus dégradée  $B^*$  de la surface terrière a été utilisée, sauf dans certains cas qui seront précisés. C'est l'expression  $B^*$  qui est également utilisée dans toutes les équations du modèle hybride matriciel / individuel faisant intervenir la surface terrière.

Dans la mesure où les probabilités de passage et le recrutement dans le modèle matriciel, ainsi que les vitesses de croissance dans le modèle individuel, dépendent de  $Y$  et  $B^*$ , la dépendance de ces deux variables vis-à-vis des effectifs  $N_j$  et des diamètres individuels  $D_i$  induit un couplage entre les deux composantes du modèle.

### Transition du modèle matriciel vers le modèle individuel

Un couplage vient du fait aussi que le recrutement à  $D_s$  dans le modèle individuel est égal au flux de sortie du modèle matriciel. Si on note comme précédemment  $J^{(j)}$  le flux de recrutés du  $j^e$  groupe d'espèces dans le modèle individuel,  $N_6^{(i)}$  l'effectif d'arbres dans la 6<sup>e</sup> classe de diamètre et  $b_6^{(j)}$  la

probabilité de passage en restant vivant de la 6<sup>e</sup> dans la 7<sup>e</sup> classe de diamètre pour les arbres du  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces, alors :

$$J^{(j)} = b_6^{(j)} N_6^{(i)} \quad (4.11)$$

## 4.2 Résultats

Le modèle hybride matriciel / individuel a été programmé sous S-PLUS. Le code commenté est donné en annexe C.

Dans cette partie quelques résultats de simulations avec le modèle hybride matriciel / individuel sont présentés. Le premier paragraphe (4.2.1) présente l'état stationnaire vers lequel évolue le modèle. Les sorties du modèle hybride sont ensuite comparées avec celles du modèle matriciel de Favrichon (1995), dans sa version déterministe avec groupes d'espèces et régulation (§ 4.2.2). Puis les sorties du modèle hybride sont comparées à des données de terrain, soit de Paracou, ce qui constitue une vérification du modèle, soit de la placette Arbocel d'ECEREX, ce qui constitue une amorce de validation du modèle (§ 4.2.3). Enfin l'effet de coupes d'exploitation est présentée (§ 4.2.4).

### 4.2.1 État stationnaire

Les figures 4.4 et 4.5 présentent une simulation typique sur 1000 ans (500 pas de temps), où l'état initial est la parcelle 1 de Paracou en 1984. La figure 4.4 montre l'évolution de l'effectif par groupe d'espèces, et la figure 4.5 montre l'évolution de la surface terrière par groupe d'espèces, pour chacun des quatre carrés qui composent la parcelle.

Du fait de la dynamique stochastique de la composante individuelle du modèle hybride, les effectifs ou les surfaces terrières ne se stabilisent jamais à une valeur d'équilibre. Néanmoins, au bout d'une période transitoire qui dure ici environ 150 pas de temps (300 ans), ces variables se mettent à osciller autour d'une valeur moyenne fixe : le modèle a alors atteint son état stationnaire.

Quel que soit l'état initial, il a été observé de manière empirique que le modèle évolue toujours vers le même état stationnaire. Les valeurs des effectifs et surfaces terrières par groupe d'espèces dans l'état stationnaire sont résumées dans le tableau 4.4 page 206.

### 4.2.2 Comparaison avec le modèle matriciel

**Remarque préliminaire.** Nous avons reprogrammé en collaboration avec Vincent Favrichon son modèle matriciel (version déterministe avec groupes

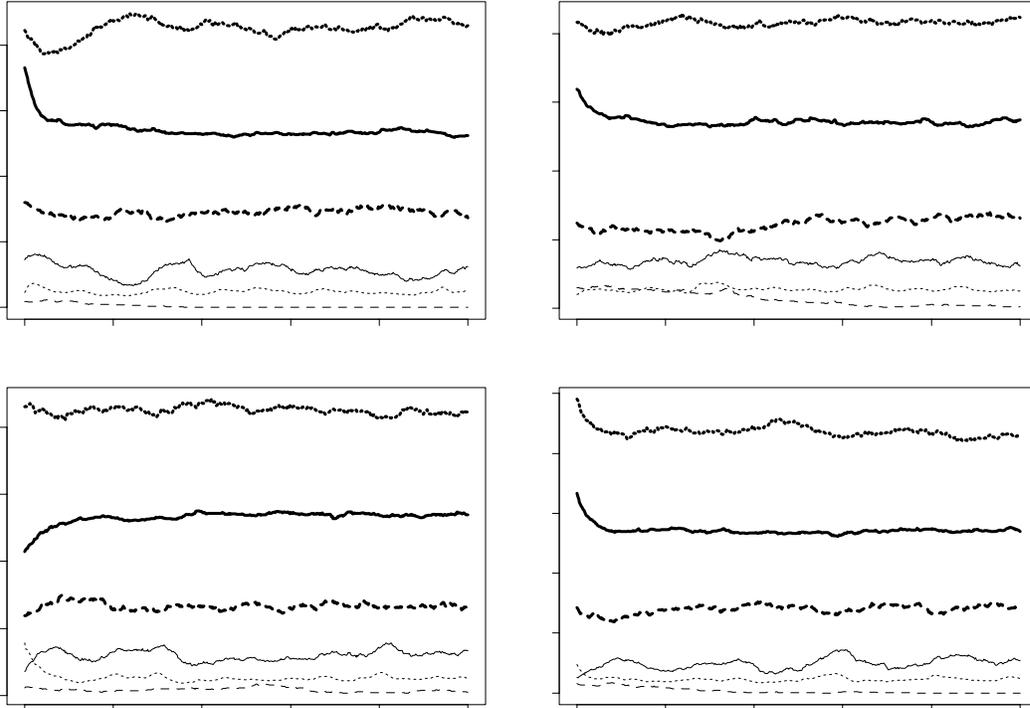


FIG. 4.4: *Évolution sur 1000 ans de l'effectif par groupe d'espèces, pour une parcelle à 4 carrés dont l'état initial est la parcelle 1 de Paracou en 1984 : — groupe 1 ; ···· groupe 2 ; - - - groupe 3 ; — groupe 4 ; ···· groupe 5 ; -- angélique. Les effectifs sont divisés par l'effectif de référence  $Y_0$  (donné par l'équation 4.1).*

d'espèces et régulation des coefficients) sous S-PLUS (le programme original en langage C étant introuvable). Quelques modifications ont été apportées à cette occasion à l'algorithme, consistant à :

- poser  $b_i^{(j)} = 0$  lorsque  $m_i^{(j)} = 1$  ;
- utiliser comme effectif recruté à 10 cm  $\max\{0, r_i^{(j)}\}$  (cf. § 4.1.3).

Ce nouveau programme donne des résultats numériques légèrement différents de ceux exposés dans la thèse de Favrichon (1995). Par exemple la figure 4.6 montre une simulation en partant d'un carré moyen calculé à partir des 12 carrés des parcelles témoin de Paracou en 1984 ; cette figure est à comparer aux figures 79 à 81 (pp.223-224) de Favrichon (1995). La principale différence est que le programme original prédit comme ordre d'importance

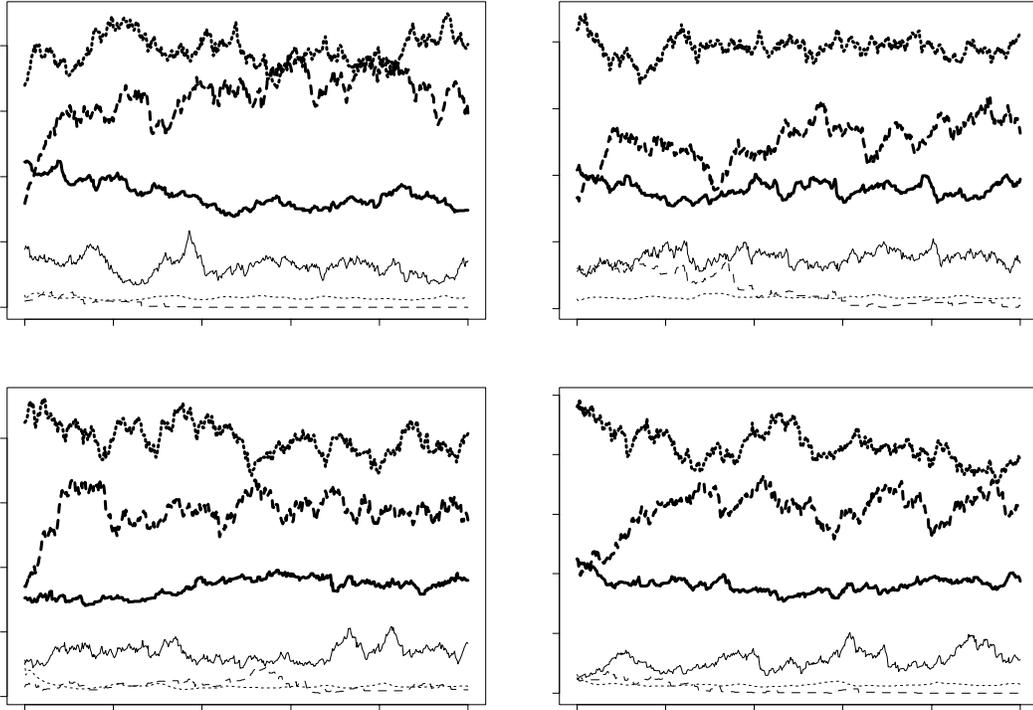


FIG. 4.5: *Évolution sur 1000 ans de la surface terrière tronquée par groupe d'espèces, pour une parcelle à 4 carrés dont l'état initial est la parcelle 1 de Paracou en 1984 : — groupe 1 ; ···· groupe 2 ; -- groupe 3 ; — groupe 4 ; ···· groupe 5 ; -·-· angélique. Les surfaces terrières sont divisées par la surface terrière de référence  $B_0$  (donnée par l'équation 4.1).*

des groupes d'espèces en se basant sur leur surface terrière :

$$\text{groupe 3} > \text{groupe 2} > \text{groupe 1} > \text{groupe 4} > \text{groupe 5}$$

alors que le nouveau programme prédit :

$$\text{groupe 2} > \text{groupe 3} > \text{groupe 1} > \text{groupe 4} > \text{groupe 5}$$

Le second classement est plus conforme à ce qui est observé à Paracou (cf. tableau 4.4). Tous les résultats sur le modèle matriciel présentés ci-après ont été obtenu avec le nouveau programme, mais il sera bien sûr largement fait référence au travail de Favrichon (1995) car les résultats globaux sont inchangés. En tout état de cause, le listing du programme S-PLUS est donné en annexe C.

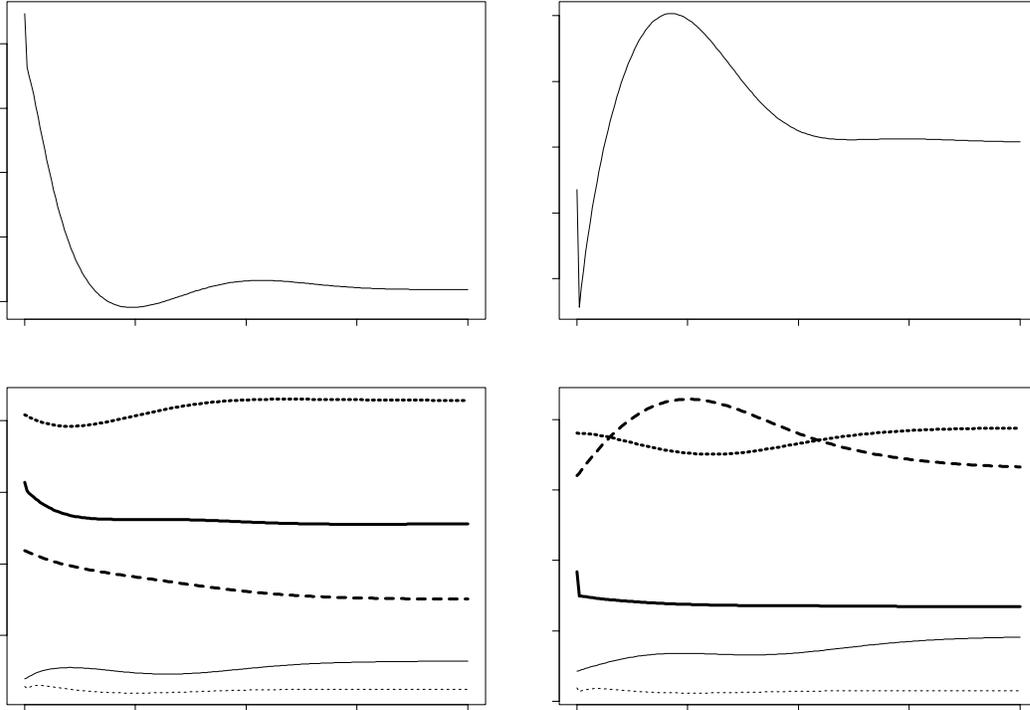


FIG. 4.6: Évolution sur 400 ans de l'effectif total et par groupes d'espèces, et évolution de la surface terrière totale et par groupe d'espèces, selon le modèle matriciel de Favrichon (1995) (version déterministe avec groupes d'espèces et régulation des coefficients). L'état initial est le carré moyen calculé à partir des parcelles 1, 6 et 11 de Paracou en 1984 : — groupe 1 ; ..... groupe 2 ; -- groupe 3 ; — groupe 4 ; ..... groupe 5. Les effectifs sont divisés par  $Y_0$  et les surfaces terrière par  $B_0$ .

**Comparaison.** Les figures 4.7 et 4.8 montrent l'évolution de l'effectif total  $Y$  et de la surface terrière tronquée  $B^*$  par carré, pour une parcelle qui en comporte quatre. L'état initial de la parcelle est la parcelle 1 de Paracou en 1984. L'évolution est calculée d'après le modèle hybride matriciel / individuel et d'après le modèle matriciel de Favrichon (1995). L'évolution selon le modèle hybride présente des oscillations autour d'une tendance représentée par le modèle matriciel. Le modèle hybride apparaît ainsi comme un modèle matriciel bruité. L'ampleur du bruit est plus élevée pour la surface terrière que pour l'effectif.

À un niveau de description plus fin, la distribution diamétrique par groupe d'espèces selon le modèle hybride matriciel / individuel peut être comparée

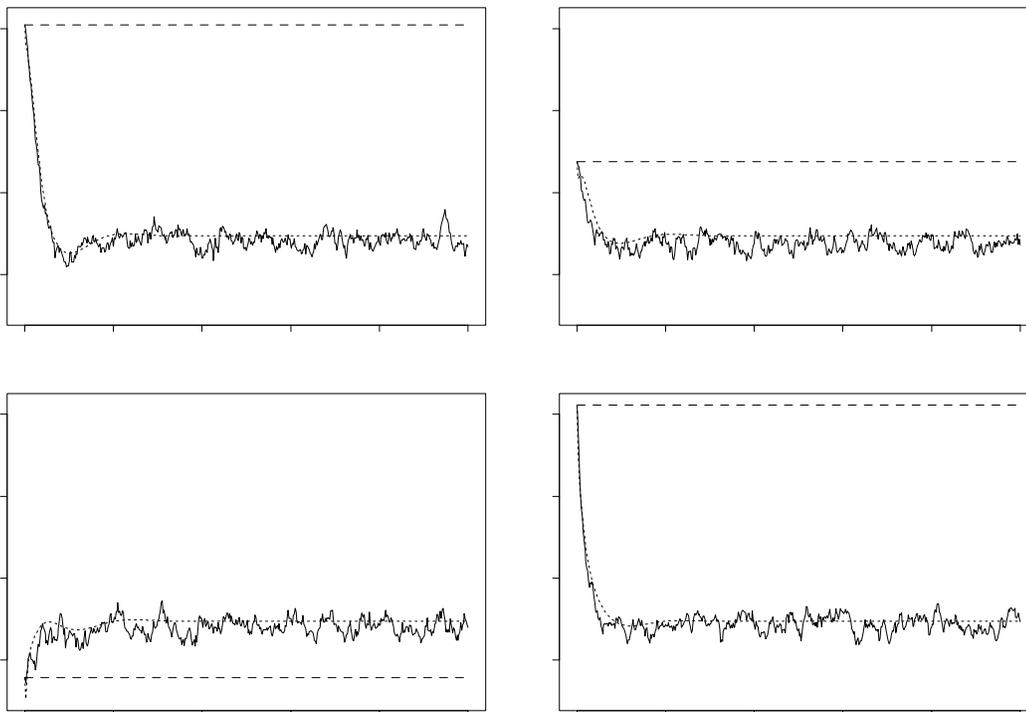


FIG. 4.7: *Évolution sur 1000 ans de l'effectif total  $Y$  de chacun des carrés d'une parcelle qui en comporte quatre et dont l'état initial est la parcelle 1 de Paracou en 1984 : — selon le modèle hybride matriciel / individuel; ... selon le modèle matriciel de Favrichon (1995); -- effectif initial. Les effectifs sont divisés par l'effectif de référence  $Y_0$  (donné par l'équation 4.1).*

à la distribution selon le modèle matriciel. Ce résultat est présentée sur la figure 4.9, chacun des modèles étant dans l'état stationnaire. Pour  $D < D_s$ , les distributions sont très semblables, alors que pour  $D \geq D_s$  des différences entre les deux modèles apparaissent pour les groupes 2 et 3. Les distributions diamétriques des groupes 1 à 4 présentent de plus une discontinuité en  $D = D_s$  chez le modèle hybride, sur laquelle nous reviendrons au paragraphe 4.3.2.

### 4.2.3 Comparaison avec des données de terrain

#### Vérification sur les données de Paracou

**Évolution après traitement.** Les figures 4.10 et 4.11 montrent l'évolution de l'effectif total et de la surface terrière totale, à l'échelle d'une parcelle, selon le modèle hybride matriciel / individuel et tels que mesurés à Paracou entre

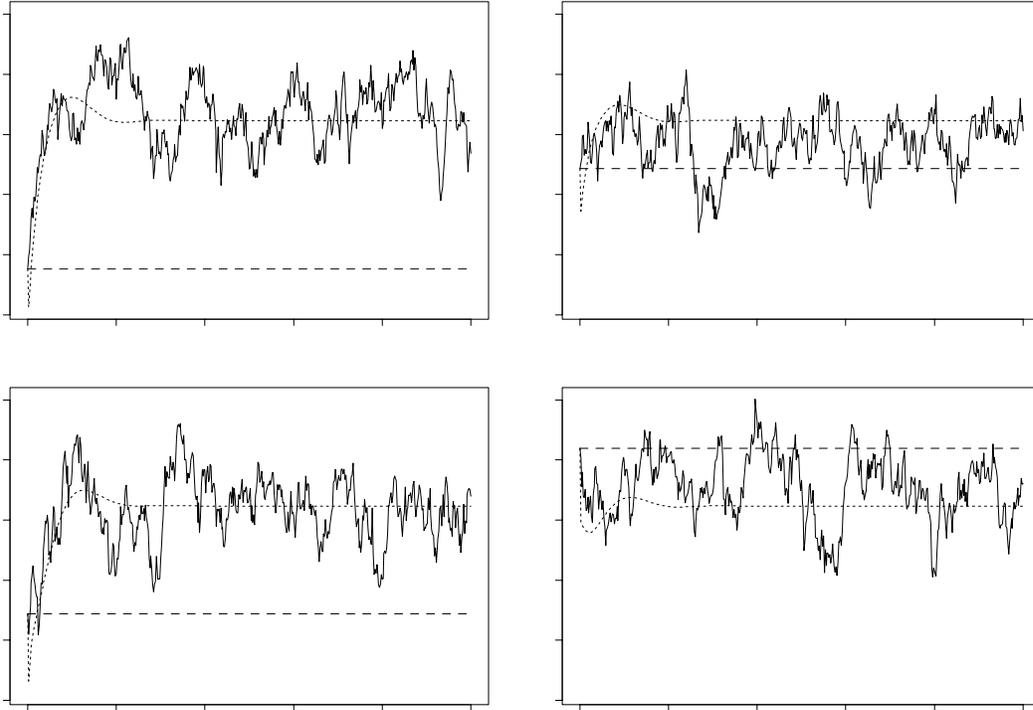


FIG. 4.8: Évolution sur 1000 ans de la surface terrière tronquée  $B^*$  de chacun des carrés d'une parcelle qui en comporte quatre et dont l'état initial est la parcelle 1 de Paracou en 1984: — selon le modèle hybride matriciel / individuel;  $\cdots$  selon le modèle matriciel de Favrichon (1995); -- surface terrière tronquée initiale. Les surfaces terrières sont divisées par la surface terrière de référence  $B_0$  (donnée par l'équation 4.1).

1984 et 1995. Pour les parcelles témoin, l'état initial du modèle hybride est la parcelle en 1984; pour le traitement 1, l'état initial est l'année 1987; pour les traitements 2 et 3, l'état initial est l'année 1988 (car les éclaircies par dévitalisation se sont achevées en janvier 1988, cf. Gourlet-Fleury, 1997). Le modèle prédit une légère augmentation de la surface terrière et une légère diminution des effectifs sur les parcelles témoins. Ces tendances ne sont pas nettes dans la réalité, excepté en ce qui concerne l'effectif de la parcelle 11.

Pour le traitement 1, l'adéquation entre les mesures et les prédictions du modèle est correcte pour la surface terrière, et ne l'est pas pour l'effectif total.

Pour les traitements 2 et 3, l'adéquation entre les observations et le modèle est mauvaise. Cependant dans ces deux traitements des éclaircies par dévitalisation ont été menées entre décembre 1987 et janvier 1988. Certains

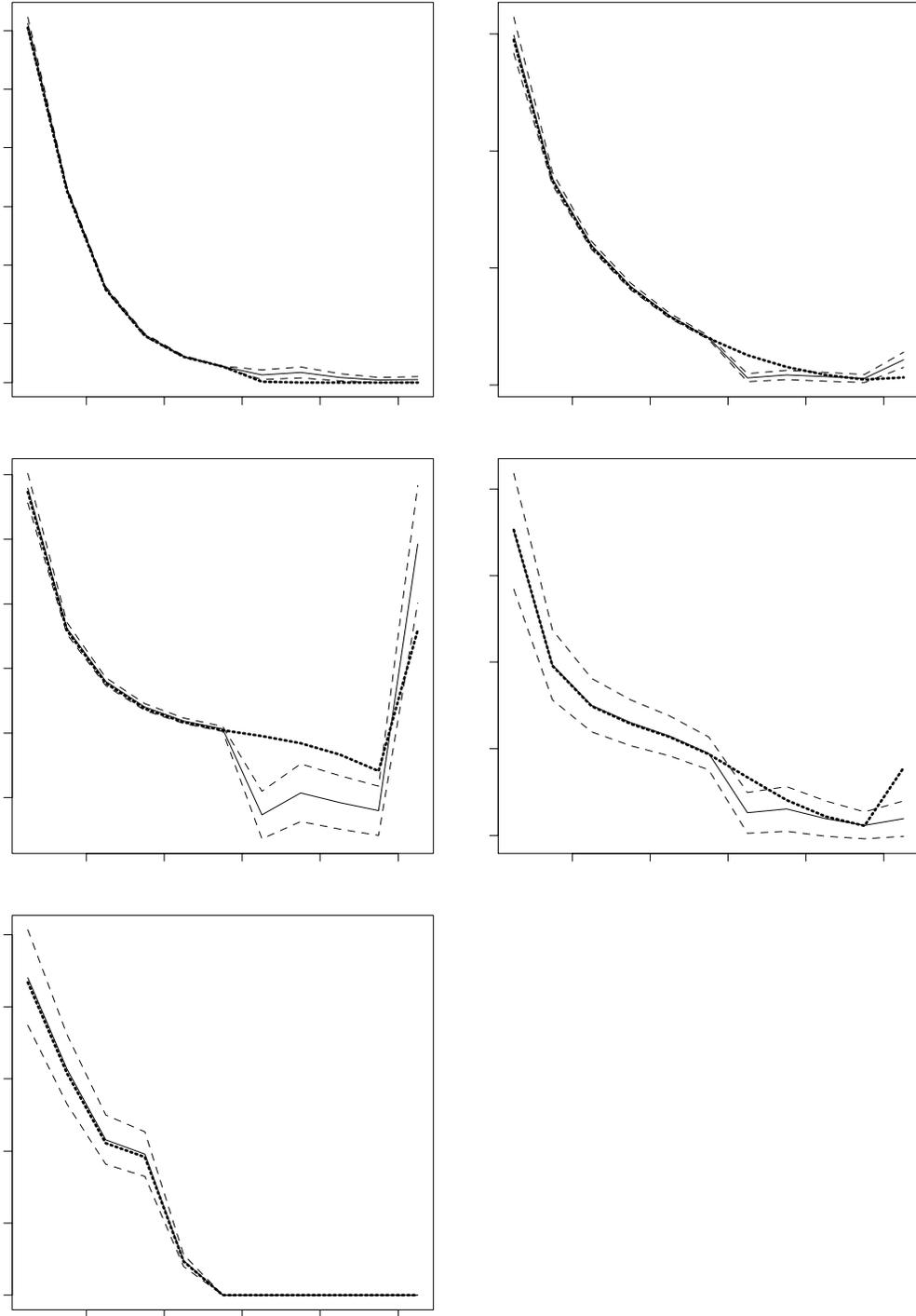


FIG. 4.9: *Distribution diamétrique à l'état stationnaire, pour le modèle hybride matriciel / individuel (—: moyenne sur 350 pas de temps; --: écart-type) et pour le modèle matriciel de Favrichon (1995) (····). Sont représentés les effectifs dans des classes de diamètre de 5 cm de large, de 10 à 60 cm (la dernière classe regroupe tous les arbres de plus de 60 cm).*

des arbres empoisonnés ne sont pas morts sur le coup, mais une ou deux années après. Cet effet de mort avec retard n'est pas en pris en compte dans le modèle. De fait, si on regarde l'évolution des parcelles à partir de 1990, on observe une évolution des effectifs et de la surface terrière qui est davantage en accord avec les prédictions du modèle.

**Comparaison des états stationnaire** La figure 4.12 effectue la même comparaison en se restreignant à l'état stationnaire du modèle hybride matriciel / individuel : la distribution de  $Y$  et  $B^*$  durant 350 pas de temps pour une parcelle dans l'état stationnaire est confrontée aux valeurs observées à Paracou en 1984. L'effectif d'une parcelle dans l'état stationnaire du modèle est inférieur aux valeurs réelles. En revanche la surface terrière dans l'état stationnaire telle que prédite par le modèle est davantage compatible avec les valeurs observées.

À un niveau de description plus fin, l'effectif et la surface terrière totale à l'échelle d'un carré peuvent être comparés. Le tableau 4.4 donne l'effectif et la surface terrière d'un carré, en moyenne et par groupe d'espèces, dans l'état stationnaire du modèle hybride matriciel / individuel et à Paracou. On retrouve le même résultat global, à savoir que le modèle sous-estime l'effectif et prédit correctement la surface terrière. En regardant plus en détail, on s'aperçoit que le modèle sous-estime fortement l'effectif du groupe 3. Il sous-estime également l'effectif du groupe 5, surestime l'effectif du groupe 4, et prédit correctement les effectifs des groupes 1 et 2. En fin de compte les groupes les mieux ajustés sont les groupes les plus représentés.

À un niveau de description encore plus fin, les distributions diamétriques par groupe d'espèces selon le modèle et à Paracou peuvent être comparées. On se limite aux distributions dans l'état stationnaire du modèle, et en 1984 à Paracou. Pour  $D < D_s$ , on a vu auparavant (cf. figure 4.9) que les distributions selon le modèle hybride matriciel / individuel correspondent aux distributions selon le modèle matriciel de Favrichon (1995). La comparaison entre les distributions selon le modèle matriciel et celles observées à Paracou figure dans la thèse de Favrichon (1995), pages 225-228.

Pour  $D \geq D_s$ , la comparaison des distributions est plus difficile car les effectifs sont faibles et fluctuent au cours du temps dans les simulations. Néanmoins la figure 4.13 offre une comparaison qualitative : elle représente la distribution diamétrique par groupe d'espèces sur la parcelle 1 de Paracou en 1984, et celle obtenue après 500 pas de temps de simulation en prenant la parcelle 1 en 1984 comme état initial. Les effectifs prédits par le modèle matriciel de Favrichon (1995) dans l'état stationnaire sont également représentés pour les premières classes de diamètre. Pour les groupes 1 et 4 les

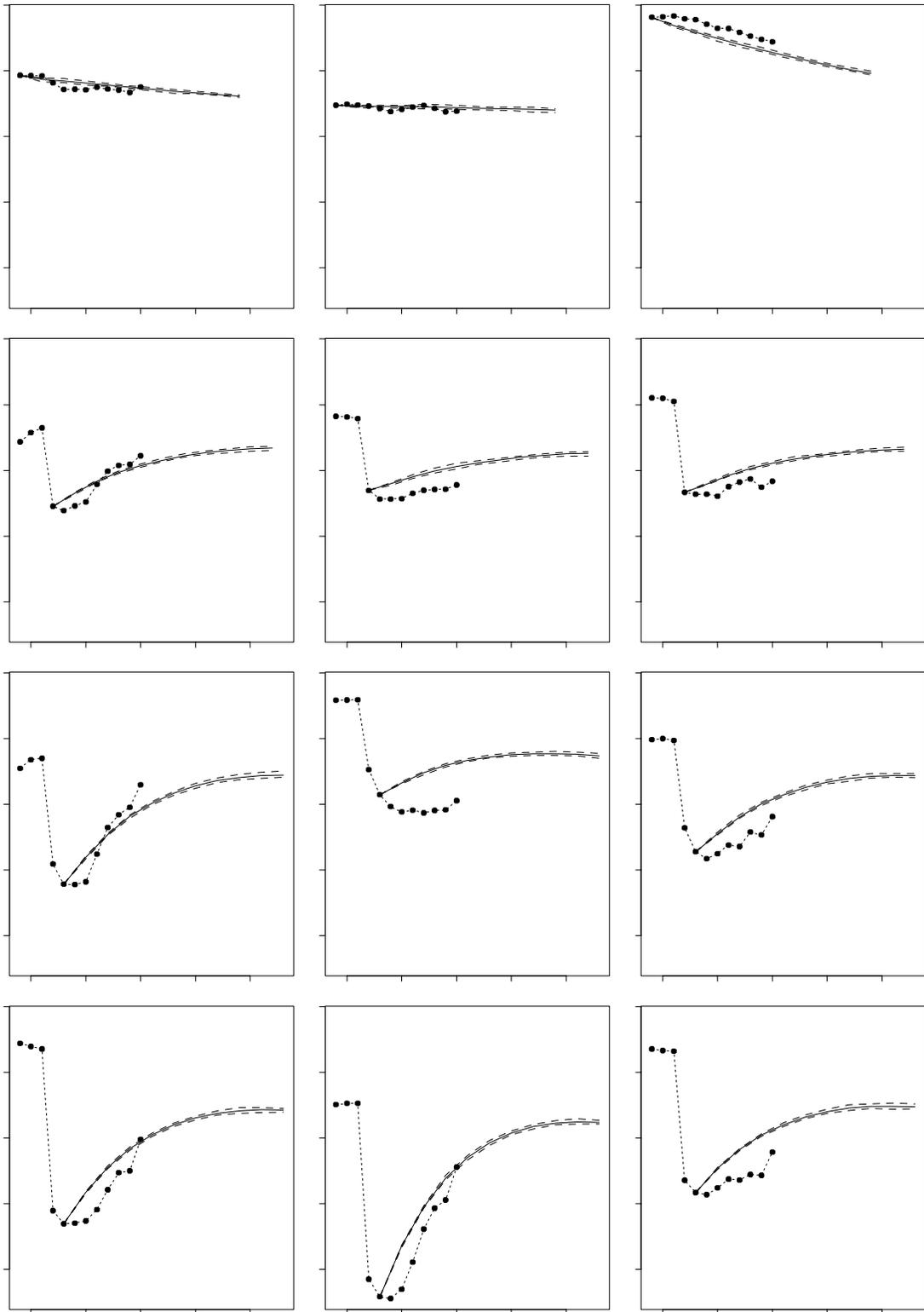


FIG. 4.10: Évolution de l'effectif total sur une parcelle, tel qu'observé à Paracou entre 1984 et 1995 ( $\cdot\cdot\cdot$ ) et tel que simulé par le modèle hybride matriciel / individuel ( $—$  moyenne sur 20 simulations ;  $--$  enveloppe des 20 simulations).

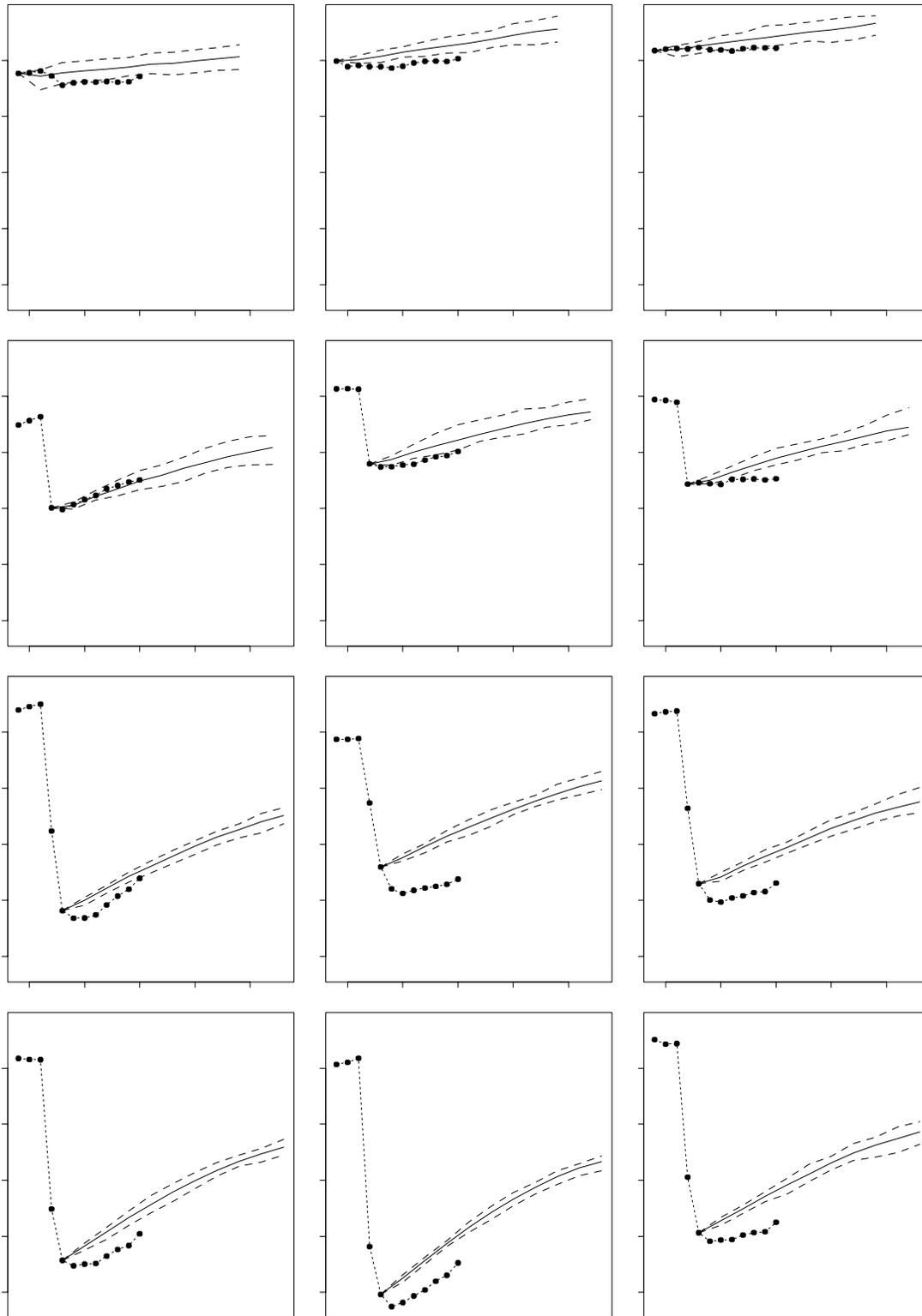


FIG. 4.11: Évolution de la surface terrière sur une parcelle, tel qu'observé à Paracou entre 1984 et 1995 ( $\cdots\bullet\cdots$ ) et tel que simulé par le modèle hybride matriciel / individuel ( $—$  moyenne sur 20 simulations ;  $--$  enveloppe des 20 simulations).

TAB. 4.4: *Effectif ( $Y$ ) et surface terrière tronquée ( $B^*$ ) par groupe d'espèces pour un carré, dans l'état stationnaire des modèles hybride et matriciel, et à Paracou. Les valeurs moyennes de  $Y$  et  $B^*$  et leur intervalle de confiance à 5 % sont estimées à partir des 48 carrés de Paracou en 1984 pour Paracou, et à partir de la simulation d'une parcelle à 4 carrés pendant 350 pas de temps dans l'état stationnaire pour le modèle hybride. Quand on somme sur les groupes d'espèces, on retrouve  $Y_0$  comme estimation de l'effectif total; en revanche, l'estimation de la surface terrière totale ne redonne pas  $B_0$  (cf. équation 4.1) car il s'agit ici de la surface terrière tronquée  $B^*$  donnée par l'équation (4.10).*

Groupe	$Y$		
	Paracou	hybride	matriciel
1	$266 \pm 19$	$261,6 \pm 0,4$	248
2	$435 \pm 17$	$412,3 \pm 0,5$	414
3+ang.	$194 \pm 19$	$137,4 \pm 0,3$	146
4	$42 \pm 4$	$56,6 \pm 0,5$	62
5	$31 \pm 4$	$24,6 \pm 0,2$	24
Total	$968 \pm 25$	$892,5 \pm 0,5$	894
Groupe	$B^* \text{ [m}^2\text{]}$		
	Paracou	hybride	matriciel
1	$8,7 \pm 0,6$	$8,57 \pm 0,03$	6,6
2	$21,3 \pm 1,0$	$19,57 \pm 0,05$	19,0
3+ang.	$13,1 \pm 1,3$	$14,95 \pm 0,07$	16,3
4	$2,3 \pm 0,3$	$3,20 \pm 0,03$	4,5
5	$1,1 \pm 0,2$	$0,75 \pm 0,01$	0,7
Total	$46,5 \pm 0,8$	$47,04 \pm 0,06$	47,1

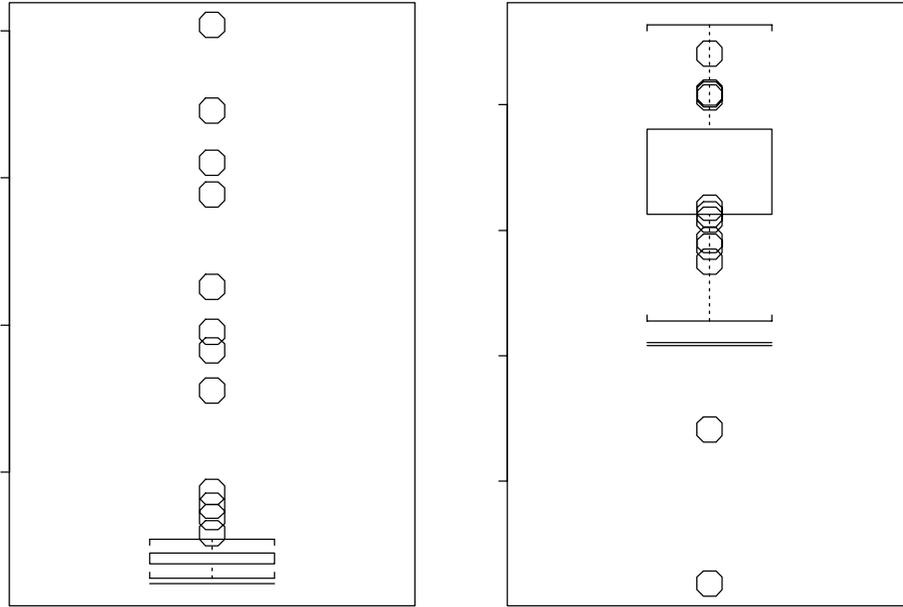


FIG. 4.12: *Distribution (résumée par la boîte à moustaches) de l'effectif total  $Y$  et de la surface terrière tronquée  $B^*$  d'une parcelle simulée par le modèle hybride matriciel / individuel. La distribution est estimée à partir de 350 pas de temps dans l'état stationnaire. Les parcelles de Paracou sont également indiquées par le symbole «  $\circ$  » et leur numéro à côté.  $Y$  est divisé par  $Y_0$  et  $B^*$  par  $B_0$ .*

effectifs sont trop faibles et on ne peut guère conclure (pour la même raison le groupe 5 et l'angélique n'ont pas été représentés). Pour le groupe 2, il apparaît que le modèle hybride matriciel / individuel conduit à une accumulation exagérée de gros arbres ; le modèle matriciel de Favrichon (1995) semble plus près de la réalité. Pour le groupe 3, le modèle hybride conduit également à une accumulation exagérée de gros arbres ; le modèle matriciel de Favrichon accentue cependant encore plus ce défaut.

### Validation sur les données d'Arbocel

Arbocel est une parcelle de 10 ha faisant partie du dispositif ECEREX en Guyane (Sarrailh, 1990), qui a été coupée à blanc en 1976. Les données sur l'évolution entre 1976 et 1994 de l'effectif et de la surface terrière ont été recopiées sur Gourlet-Fleury (1997, tableau 8.9 p.235). La figure 4.14 compare

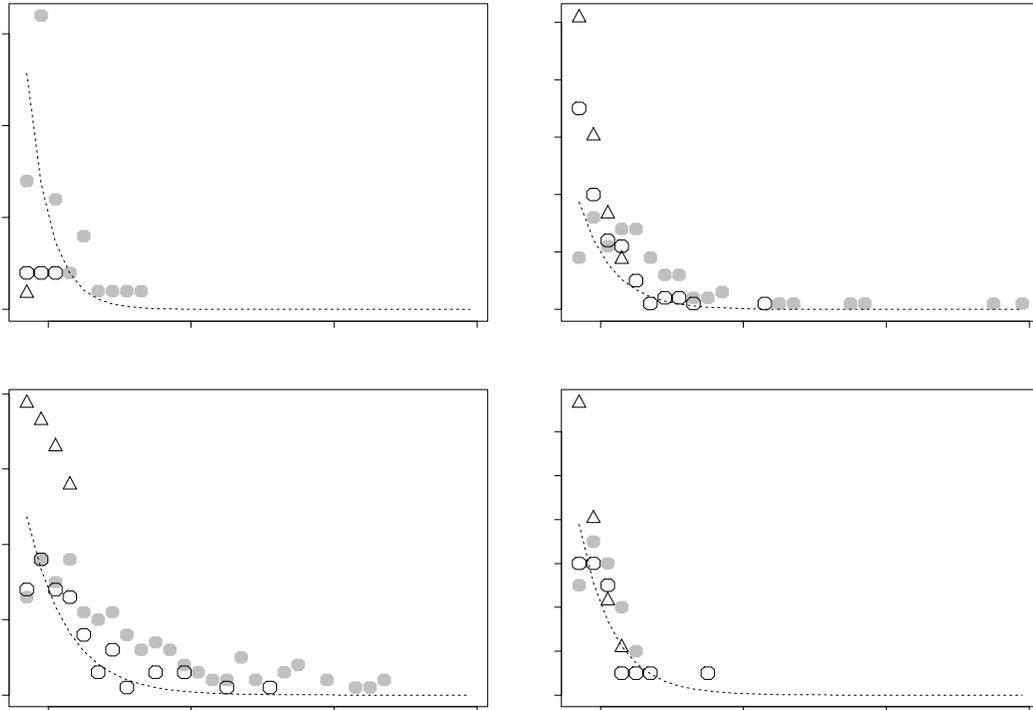


FIG. 4.13: *Distribution diamétrique pour  $D \geq D_s$ . Sont représentés les effectifs non nuls dans des classes de diamètre de largeur 5 cm à partir de  $D_s$  et jusqu'à l'arbre le plus gros (ici 1,98 m) : ● 500<sup>e</sup> pas de temps d'une simulation sur 4 carrés, avec la parcelle 1 de Paracou en 1984 comme état initial; ○ parcelle 1 de Paracou en 1984; △ modèle matriciel de Favrichon (1995) dans l'état stationnaire; .... distribution exponentielle déduite des paramètres  $\mu$  (cf. section 4.1.4 p.188).*

ces données à l'évolution prédite par le modèle hybride matriciel / individuel à partir d'une parcelle vide. Le modèle prédit une croissance trop rapide à la fois de  $Y$  et  $B^*$ . Les enveloppes de 20 simulations sont presque superposées avec leur moyenne: tant qu'il n'y a pas de gros arbres en effet, le modèle hybride est identique au modèle matriciel et évolue de façon déterministe. La croissance trop rapide du modèle matriciel a déjà été relevée par Favrichon (1995, p.156).

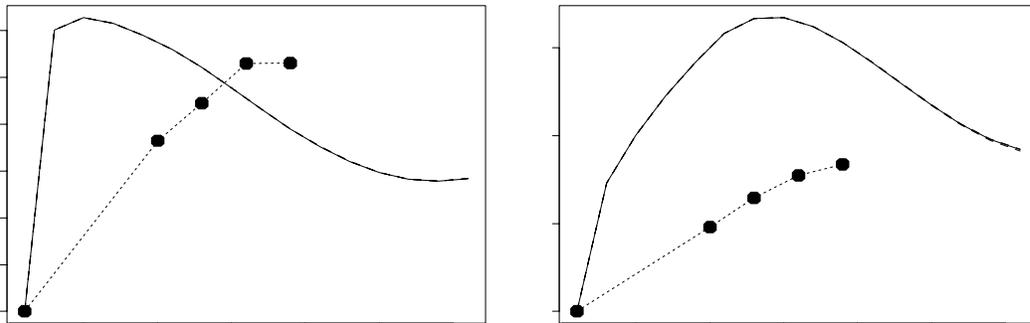


FIG. 4.14: *Évolution de l'effectif et de la surface terrière à partir d'une parcelle vide, selon le modèle hybride matriciel / individuel (— moyenne sur 20 simulations, -- enveloppe des 20 simulation) et d'après les données d'Arbocel (····). Les simulations sont menées sur une parcelle à 4 carrés ; l'effectif est divisé par  $Y_0$  et la surface terrière par  $B_0$ .*

#### 4.2.4 Effet de coupes d'exploitation

La figure 4.15 illustre l'effet de coupes effectuées tous les 40 ans et où tous les arbres de plus de 50 cm de diamètre sont enlevés. Les coupes ne modifient pas l'effectif moyen, mais en augmentent la variance. En revanche elles font chuter la surface terrière moyenne (et en augmentent la variance également).

Au niveau des groupes d'espèces, les coupes modifient la prédominance des groupes d'espèces : alors que le groupe 1 est à peine affecté par les coupes, les groupes 2 et 3 sont défavorisés par les coupes et les groupes 4 et 5 en profitent. Le groupe 4 en vient à dépasser le groupe 3 dans l'ordre de prédominance.

### 4.3 Discussion

Nous reprenons en discussion les trois points évoqués en introduction, à savoir : l'apport d'un modèle hybride matriciel / individuel pour le gestionnaire (§ 4.3.1) ; la modélisation distincte de la croissance des petits et des gros arbres (§ 4.3.2) ; les effets démographiques stochastiques (§ 4.3.3).

Une partie spécifique ne sera pas consacrée aux choix accomplis pour la construction du modèle. Nous reviendrons sur la façon de modéliser le recrutement à  $D_s$  et sur l'articulation entre les deux composantes dans le paragraphe 4.3.2. Par ailleurs deux autres choix importants dans la construction du modèle (diamètre seuil fixé à  $D_s$  ; mortalité calculée dans l'état station-

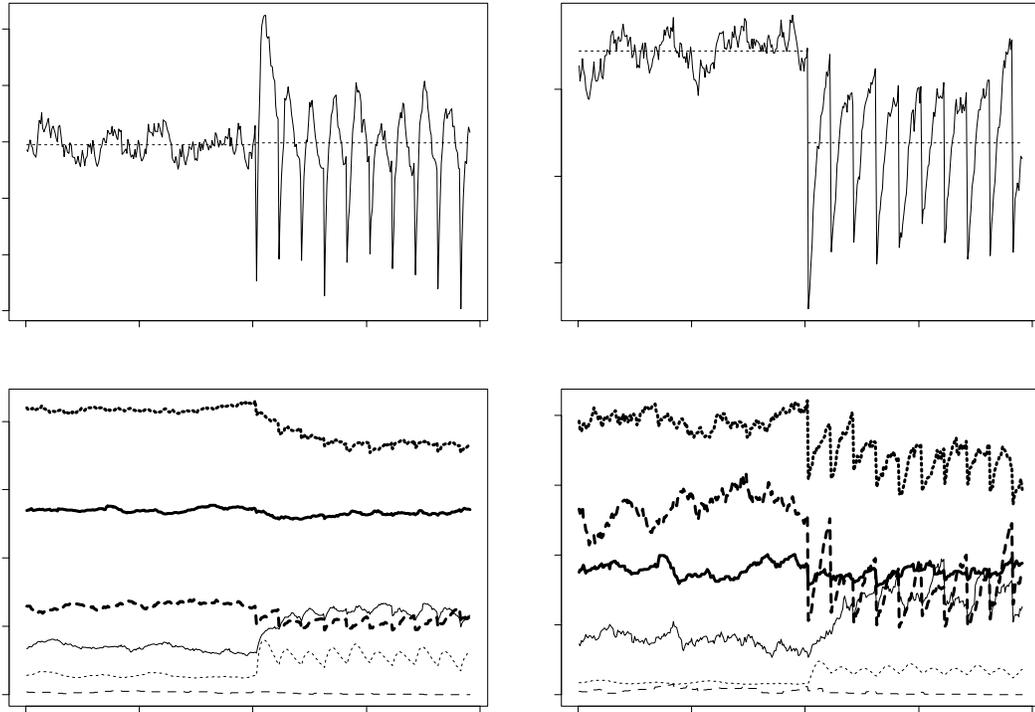


FIG. 4.15: *Simulation d'une parcelle pendant 400 pas de temps (800 ans), les 200 premiers dans l'état stationnaire et les 200 suivants avec des coupes tous les 20 pas de temps qui enlèvent les arbres de plus de 50 cm de diamètre. La parcelle comporte 4 carrés mais les résultats ne sont montrés que pour le carré 1 (les mêmes évolutions sont observées sur les autres carrés): (a) évolution de l'effectif total du carré, divisé par  $Y_0$  (— effectif; ... moyenne sur les périodes 0-200 et 200-400); (b) évolution de la surface terrière divisée par  $B_0$  (— surface terrière; ... moyenne sur les périodes 0-200 et 200-400); (c) effectif par groupe d'espèces, divisé par  $Y_0$  (— groupe 1; ... groupe 2; -- groupe 3; — groupe 4; ... groupe 5; -- angélique); (d) surface terrière par groupe d'espèces, divisée par  $B_0$  (même légende qu'en (c)).*

naire extrapolée au cas non-stationnaire) ne seront pas discutés ici car ils nécessitent des travaux d'approfondissement.

### 4.3.1 Apports pour le gestionnaire

Le modèle hybride matriciel / individuel permet, par construction, d'avoir une description plus fine de la queue de distribution diamétrique, puisque les gros arbres sont décrits individuellement au lieu d'être amalgamés dans une seule classe de diamètre. Deux autres points sont à discuter : la modélisation séparée de l'angélique, et l'effet des coupes.

#### L'angélique

Le gestionnaire forestier s'intéresse généralement aux espèces commerciales, qui ne représentent en Guyane qu'une petite partie des espèces présentes dans le peuplement. Il y a donc un intérêt pratique à pouvoir individualiser dans le modèle une ou quelques espèces d'intérêt commercial, même si cela n'apporte rien en termes de compréhension des mécanismes modélisés ou en termes de réalisme du modèle.

Il a donc été décidé, à titre démonstratif, d'isoler dans le modèle hybride l'espèce angélique. La même démarche aurait pu être adaptée au modèle matriciel de Favrichon (1995). L'originalité du modèle hybride par rapport au modèle matriciel réside ici principalement dans la façon dont le recrutement à 10 cm de l'angélique est modélisé.

L'effectif de recrutés à 10 cm dans le modèle matriciel ne dépend que de la densité (estimée par  $Y$  ou  $B^*$ ) du peuplement, et la relation est décroissante pour tous les groupes d'espèces (cf. équation 4.4), c'est-à-dire : plus la densité du peuplement est faible, plus le recrutement est fort. Comme souligné par Favrichon (1998b, p.117), cette relation repose sur l'hypothèse que le stock de graines pour chacun des groupes d'espèces reste toujours approvisionné, et ce quel que soit la nature du peuplement en place. Cette hypothèse est acceptable au niveau d'un groupe d'espèces, mais ne l'est plus pour une espèce particulière.

En effet, imaginons que le recrutement de l'angélique ne dépende que de  $Y$  (ou  $B^*$ ) et que la fonction « recrutement fonction de  $Y$  » soit décroissante. Alors plus l'angélique est exploitée, plus  $Y$  diminue, et plus le recrutement d'angélique augmente ! Ce résultat n'est bien sûr pas acceptable car l'exploitation des semenciers d'angélique tendrait au contraire à faire diminuer le recrutement d'angéliques. En fin de compte, le recrutement à 10 cm tel qu'il est modélisé dans le modèle matriciel ne peut pas rendre compte de la disparition d'une espèce par surexploitation de ses semenciers.

Comme le fait remarquer Favrichon (1998b), il serait plus juste d'essayer de relier le recrutement des groupes d'espèces à leur fréquence dans le peuplement, mais aucune relation significative de ce type n'a pu être établie à partir des données (Favrichon, 1998b, p.117). Malgré cela il a été posé de manière arbitraire, dans le modèle hybride, que le recrutement d'angélique était proportionnel à la fréquence en effectif de ses semenciers au sein des semenciers du groupe d'espèces 3 (cf. équation 4.5), où un semencier est en fait un arbre de diamètre supérieur à un diamètre seuil. Sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984, l'effectif des angéliques de plus de 40 cm de diamètre représente 8 % du nombre d'arbres du groupe 3 de diamètre supérieur à 40 cm.

Nous reviendrons au paragraphe suivant et page 222 à d'autres aspects de la dynamique de l'angélique selon le modèle hybride matriciel / individuel.

### **Effet des coupes**

Les coupes telles qu'elles sont programmées dans le modèle hybride matriciel / individuel correspondent à une suppression simple des arbres de diamètre supérieur à un diamètre d'exploitation, pour chacun des groupes d'espèces. Aucune mortalité supplémentaire n'est introduite pour rendre compte des dégâts d'exploitation ou d'éclaircie ; aucune mortalité avec retard n'est introduite non plus pour rendre compte des dévitalisations par empoisonnement. Les coupes simulées ne sont donc pas réalistes, et les résultats obtenus doivent être pris de façon qualitative et non quantitative.

### **Conséquence des coupes sur la densité globale du peuplement.**

L'effectif  $Y$  a un temps de réponse plus rapide que la surface terrière  $B^*$  (cf. figure 4.14), puisque la reconstitution de la surface terrière nécessite d'abord un recrutement, puis que les arbres recrutés croissent en diamètre. De plus la suppression des gros arbres affecte fortement la surface terrière et, de façon relative, peu l'effectif : sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984, les arbres de diamètre supérieur à 50 cm représentent en effet 29,6 % de la surface terrière et 4,4 % de l'effectif (voir aussi tableau 4.6 p.225). Ainsi avec une rotation de 40 ans, l'effectif a le temps de se reconstituer entre deux coupes alors que la surface terrière n'en a pas le temps : l'effectif moyen reste donc constant en présence ou non des coupes, tandis que la surface terrière moyenne chute en présence des coupes (cf. figure 4.15).

Ces résultats sont relatifs bien sûr à la durée de la rotation (ici 40 ans) et au DME (ici 50 cm). La figure 4.16 complète la figure 4.15 en montrant ce qui se passe pour d'autres régimes de coupes : elle montre le pourcentage de l'effectif et de la surface terrière reconstitués en moyenne dans le temps, pour

un DME et une durée de rotation donnés. De façon assez naturelle, plus le DME ou la durée de rotation est élevé, plus le pourcentage de surface terrière reconstituée est élevé. Pour l'effectif, on observe une tendance opposée : les pourcentages de reconstitution de l'effectif sont les plus forts pour les DME et les durées de rotation les plus faibles. Le pourcentage dépasse alors 100 %, c'est-à-dire qu'il y a plus d'individus dans une parcelle (simulée) coupée fréquemment et intensivement que dans une parcelle à l'état stationnaire. Cette « explosion » des effectifs s'explique par les espèces pionnières (groupe d'espèces 5) qui ont un recrutement qui augmente exponentiellement quand la surface terrière diminue (cf. équation 4.4).

**Conséquence des coupes sur l'importance relatives des groupes d'espèces.** Les changements dans l'importance relative des groupes d'espèces induits par les coupes (cf. figure 4.15c et d) sont cohérents avec la signification écologique des groupes : les coupes profitent aux groupes 4 et 5 qui rassemblent les taxons héliophiles, et sont défavorables aux groupes 2 et 3 qui rassemblent les taxons à croissance lente. Le groupe 1 rassemble, tout comme les groupes 2 et 3, des essences tolérantes à l'ombre. Il est cependant moins affecté que ceux-ci par les coupes dans la mesure où il regroupe des essences des strates inférieure et moyenne qui atteignent rarement le diamètre d'exploitation (ici 50 cm). Au contraire les groupes 2 et 3 ont de « forts » effectifs dans les classes de diamètre élevés, et perdent de ce fait beaucoup de leur stock à chaque coupe.

**Conséquence des coupes sur l'angélique.** Les coupes sont défavorables à l'angélique, tout comme à l'ensemble des espèces du groupe 3 auquel elle appartient. Compte tenu des événements démographiques stochastiques qui ont lieu dans la composante individuelle du modèle hybride, la diminution des effectifs d'angélique par les coupes rend plus probable son extinction (nous reviendrons sur ce point au paragraphe 4.3.3). Ainsi sur la figure 4.15 l'angélique disparaît du carré au pas de temps 306. Sur toutes les simulations qui ont été faites, avec une rotation de 40 ans et un diamètre minimum d'exploitation de 50 cm, l'angélique disparaît en moins de 400 ans en partant de l'état stationnaire. Ce résultat est à temporer cependant par le fait que même dans l'état stationnaire et en l'absence de coupes, il arrive que l'angélique disparaisse (cf. § 4.3.3).

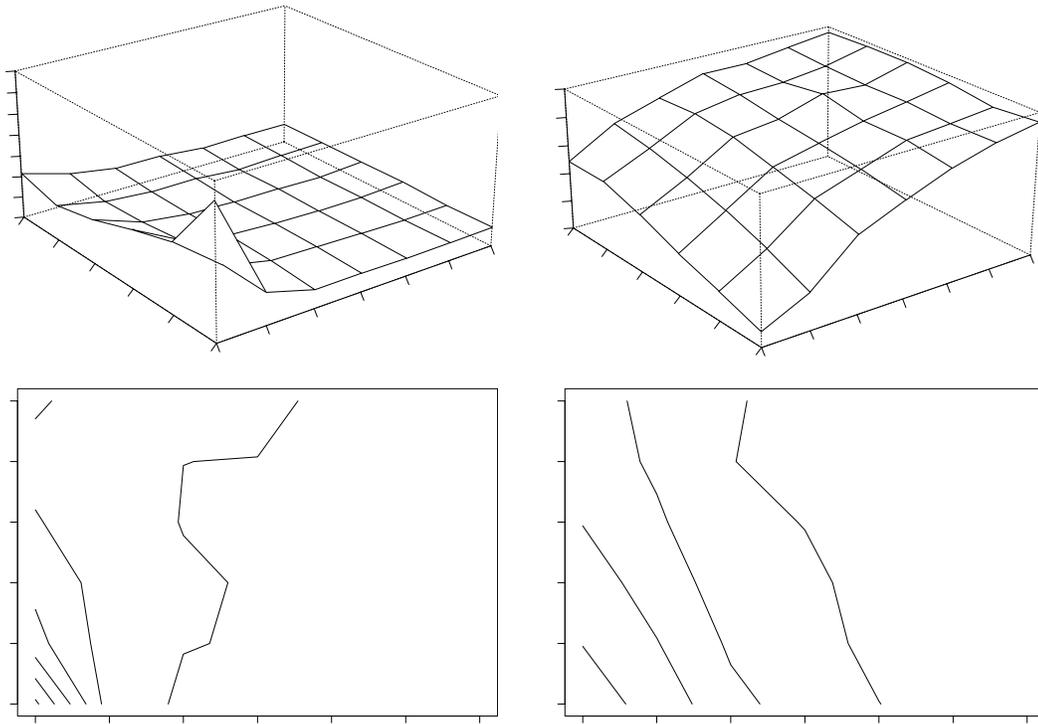


FIG. 4.16: *Effectif et surface terrière d'un carré soumis à un régime de coupes consistant à retirer tous les arbres de diamètre supérieur au DME à chaque rotation : (a) effectif en fonction du DME et de la durée de rotation ; (b) idem mais représentation sous forme de courbes de niveau ; (c) surface terrière en fonction du DME et de la durée de rotation ; (d) idem mais représentation sous forme de courbes de niveau. La surface terrière et l'effectif sont exprimés en pourcentage de la surface terrière et de l'effectif dans l'état stationnaire. Ce sont des moyennes sur 200 pas de temps pour un carré soumis au régime de coupes (même méthode que celle illustrée sur la figure 4.15).*

### 4.3.2 Séparation des petits et gros arbres dans le modèle

Le choix de modéliser de façons différentes la dynamique des petits et des gros arbres peut être justifiée par le fait que ces deux catégories ne sont pas limitées par les mêmes facteurs. Cette séparation complique cependant le modèle. Dans un premier temps nous reviendrons sur certains choix de modélisation, notamment le rôle de l'espace, puis la transition entre la composante matricielle et la composante individuelle du modèle hybride sera analysée.

#### Rôle de l'espace et paramètres manquants

Comme les variables  $Y_{\text{vois}}$  et  $B_{\text{vois}}$  qui dépendent du voisinage autour de l'arbre (cf. § 4.1.4 p.187) ne contribuent pas significativement à expliquer son accroissement diamétrique, le modèle de croissance obtenu est de fait indépendant des distances. Le modèle matriciel l'est également.

Cependant les arbres recrutés dans la composante individuelle du modèle hybride sont placés spatialement sur la parcelle. Ce choix de garder une description spatiale des arbres, même si cela n'a *a priori* aucune incidence sur la dynamique du système, vise à induire un couplage entre carrés voisins. En effet, tel que le recrutement est modélisé (cf. p.191) si un semencier se trouve à proximité de la frontière entre son carré et un carré voisin, les recrutés auquel il a donné naissance sont susceptibles de passer dans le carré voisin. La spatialisation du module recrutement à  $D_s$  du modèle individuel crée ainsi une diffusion spatiale des essences.

En pratique cette diffusion spatiale des essences n'a aucun effet notable sur la dynamique du système : les mêmes résultats sont obtenus en simulant une parcelles à quatre carrés couplés, ou en simulant quatre fois un carré isolé.

Néanmoins la construction d'un module recrutement spatialisé a permis de mettre en évidence les données manquantes pour un tel objectif (cf. tableau 4.3 p.194), à savoir :

- le temps moyen d'attente entre la production d'une graine et le moment où elle a donné un arbre de 10 cm de diamètre, pour chacun des groupes d'espèces,
- la relation spatiale existant entre la position d'un semencier et la positions des arbres auquel il a donné naissance.

Le mécanisme choisi ici pour placer un recruté par rapport à un semencier est peu réaliste mais simple. La répartition spatiale des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  peut être considérée par ailleurs comme la réalisation d'un

processus ponctuel. La mort d'un gros arbre retranche un point, le recrutement d'un individu en ajoute un. Il s'agit donc d'un processus ponctuel temporel de type « naissance et mort » (Cressie, 1991, § 8.5.5 et 8.8). Il existe des méthodes permettant pour un processus ponctuel de naissance et de mort de placer un point supplémentaire. Ces méthodes pourraient être appliquées pour placer un recruté par rapport à un semencier. Cette approche est plus longuement développée en annexe B.

### Articulation entre la composante matricielle et la composante individuelle.

La composante matricielle pour les arbres de diamètre inférieur à  $D_s$  et la composante individuelle pour les arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  ont été construites de façon indépendante. Le lien entre les deux composantes est établi en posant que le flux sortant de la classe de diamètre 35-40 cm du modèle matriciel est égal au flux de recrutés dans le modèle individuel.

Cette connexion est assez minimaliste, et de fait on observe sur la figure 4.9 que les distributions diamétriques des groupes d'espèces 1 à 4 sont discontinues en  $D_s$ . On peut tâcher de comprendre cette discontinuité en reformulant les modèles en modèles de distribution à base d'EDP, comme on l'a fait au paragraphe 4.1.4 et au chapitre 3.

**Reformulation du problème en termes d'EDP.** En supposant que le nombre de gros arbres est infini, la composante individuelle du modèle hybride est équivalent à un modèle de distribution :

$$\frac{\partial f^{(j)}}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \{a^{(j)} f^{(j)}\} - m^{(j)} f^{(j)} \quad (4.12)$$

où  $f^{(j)}$  est la restriction à  $[D_s, +\infty[$  de la distribution diamétrique des arbres du  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces,  $a^{(j)}$  est la vitesse de croissance en diamètre donnée par les équations (4.7) et (4.8), et  $m^{(j)}$  est le taux de mortalité donné par l'équation (4.9).

Supposons également que l'on sache reformuler la composante matricielle du modèle hybride en un modèle de distribution de la forme :

$$\frac{\partial f^{(j)}}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \{a^{*(j)} f^{(j)}\} - m^{*(j)} f^{(j)} \quad (4.13)$$

où  $f^{(j)}$  est maintenant la restriction à  $[10, D_s[$  de la distribution diamétrique des arbres du  $j^{\text{e}}$  groupe d'espèces, et  $a^{*(j)}$  et  $m^{*(j)}$  sont comme précédemment la vitesse de croissance en diamètre et le taux de mortalité respectivement.

Le recrutement dans le modèle matriciel impose une condition aux limites sur  $f^{(j)}$  au diamètre 10 cm. Cette condition aux limites jointe à l'EDP (4.13) permet de calculer la distribution diamétrique sur  $[10, D_s[$ .

**Explication de la discontinuité en  $D_s$ .** On note à présent :

$$\lim_{x \rightarrow D_s^-} f^{(j)}(x) = f_-^{(j)} \quad \text{et} \quad \lim_{x \rightarrow D_s^+} f^{(j)}(x) = f_+^{(j)}$$

L'articulation qui a été choisie entre les deux composantes du modèle hybride s'écrit alors :

$$a^{(j)}(D_s) f_+^{(j)} = a^{*(j)}(D_s) f_-^{(j)} \quad (4.14)$$

et donc  $a^{(j)}(D_s) \neq a^{*(j)}(D_s)$  implique une discontinuité de  $f^{(j)}$  en  $D_s$ .

*Remarque :* pour qu'il y ait continuité de  $f^{(j)}$ , il faut que  $a^{(j)}(D_s) = a^{*(j)}(D_s)$ . On peut rechercher les conditions supplémentaires pour qu'il y ait continuité des dérivées d'ordre supérieur de  $f^{(j)}$ . Par exemple pour qu'il y ait continuité de  $\partial f^{(j)}/\partial x$  en  $D_s$  dans l'état stationnaire, il faut que :

$$m^{*(j)}(D_s) + \frac{da^{*(j)}}{dx}(D_s) = m^{(j)}(D_s) + \frac{da^{(j)}}{dx}(D_s) \quad (4.15)$$

*Démonstration :* Dans l'état stationnaire,  $\partial f^{(j)}/\partial t = 0$ , donc :

$$\begin{aligned} -\frac{\partial}{\partial x} \{a^{(j)} f^{(j)}\} - m^{(j)} f^{(j)} &= 0 \\ -\frac{\partial}{\partial x} \{a^{*(j)} f^{(j)}\} - m^{*(j)} f^{(j)} &= 0 \end{aligned}$$

D'où :

$$\begin{aligned} \frac{da^{*(j)}}{dx}(D_s) f_-^{(j)} + a^{*(j)}(D_s) \left( \frac{\partial f^{(j)}}{\partial x} \right)_- + m^{*(j)}(D_s) f_-^{(j)} \\ = \frac{da^{(j)}}{dx}(D_s) f_+^{(j)} + a^{(j)}(D_s) \left( \frac{\partial f^{(j)}}{\partial x} \right)_+ + m^{(j)}(D_s) f_+^{(j)} \end{aligned}$$

Sachant que  $a^{*(j)}(D_s) = a^{(j)}(D_s)$  et que  $f_-^{(j)} = f_+^{(j)}$ , l'égalité  $\left( \partial f^{(j)}/\partial x \right)_- = \left( \partial f^{(j)}/\partial x \right)_+$  conduit à l'égalité (4.15). ■

Le calcul de  $f^{(j)}$  sur  $[D_s, +\infty[$  nécessite en fait de connaître, outre l'EDP (4.12), une condition aux limites en  $D_s$ . On a choisi une condition de continuité du flux selon l'équation (4.14), mais toute autre condition aux limites

raisonnable aurait pu faire l'affaire. En particulier une condition de continuité de  $f^{(j)}$  aurait pu être choisie :

$$f_+^{(j)} = f_-^{(j)} \quad (4.16)$$

Les conditions aux limites (4.14) et (4.16) conduisent en général à des solutions différentes sur  $[D_s, +\infty[$ . Il n'est pas plus satisfaisant de choisir la condition (4.14) au détriment de (4.16) que de faire le choix inverse. Une façon de s'en sortir est de faire en sorte que, *par construction* des modèles, on ait  $a^{*(j)}(D_s) = a^{(j)}(D_s)$ . Les conditions (4.14) et (4.16) sont alors équivalentes.

**Vitesses de croissance diamétrique en  $D_s$ .** La figure 4.9 montre que :

$$\begin{aligned} f_-^{(j)} &> f_+^{(j)} && \text{pour } j = 2, 3, 4 \\ f_-^{(1)} &< f_+^{(1)} \end{aligned}$$

Avec la condition aux limites choisie, cela signifie :

$$\begin{aligned} a^{*(j)}(D_s) &< a^{(j)}(D_s) && \text{pour } j = 2, 3, 4 \\ a^{*(1)}(D_s) &> a^{(1)}(D_s) \end{aligned} \quad (4.17)$$

Cependant le développement qui vient d'être fait repose sur l'hypothèse que l'on sait reformuler le modèle matriciel en un modèle à base d'EDP, c'est-à-dire que l'on sache exprimer la vitesse de croissance  $a^{*(j)}$  en fonction des probabilités de transition  $b_i^{(j)}$ . La difficulté d'un tel passage est de ramener un état et un temps discrets à un état et un temps continus. Ce calcul peut se faire en considérant le modèle matriciel comme une chaîne de Markov (Houllier, 1986, p.205; cf. figure 4.17) et en prenant simultanément les limites où le pas de temps  $\tau$  tend vers zéro et où la largeur  $\Delta$  des classes de diamètre tend vers zéro.

*Démonstration* : le principe des calculs qui suivent est ancien et est exposé par exemple dans Gardiner (1985, p.70-74). Il consiste à remplacer un processus stochastique défini pour un individu par une EDP sur la densité de probabilité de son état. On considère un arbre qui suit le processus stochastique défini sur la figure 4.17 et on note  $\Pr(i, n\tau | i', n'\tau)$  la probabilité que l'arbre soit dans la  $i^e$  classe de diamètre au  $n^e$  pas de temps sachant qu'il était dans la  $i'^e$  classe de diamètre au  $n'^e$  pas de temps.

L'équation de Chapman-Kolmogorov (Gardiner, 1985, p.44) s'écrit :

$$\Pr(i, (n+1)\tau | i', n'\tau) = \sum_j \Pr(i, (n+1)\tau | j, n\tau) \times \Pr(j, n\tau | i', n'\tau)$$

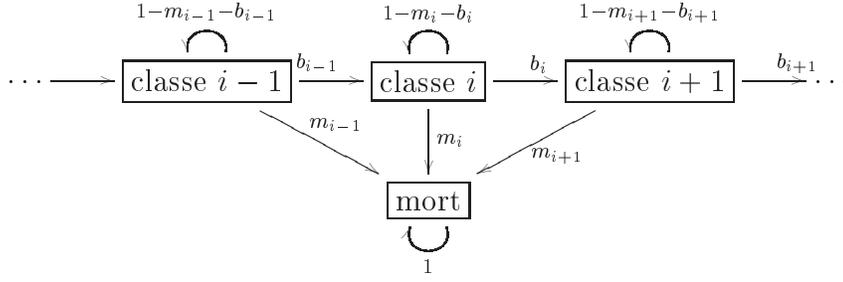


FIG. 4.17: Chaîne de Markov correspondant à la croissance d'un arbre dans un modèle matriciel : les états sont discrets et sont des classes de diamètre de largeur  $\Delta$  centrées sur les diamètres  $D_i$ , auxquelles s'ajoute l'état absorbant « mort ». Le temps est discret et se décompte suivant un pas de temps  $\tau$ . À chaque pas de temps, un arbre situé dans la  $i^e$  classe passe dans la  $(i + 1)^e$  classe avec une probabilité  $b_i$ , meurt avec une probabilité  $m_i$ , et reste dans la même classe avec une probabilité  $1 - m_i - b_i$ . Passer dans la classe de diamètre supérieure revient à croître en diamètre de  $\Delta$ .

Les seules transitions de probabilités non nulles vers la  $i^e$  classe de diamètre sont (cf. figure 4.17) :

$$\begin{aligned} \Pr(i, (n + 1)\tau | i - 1, n\tau) &= b_{i-1} \\ \Pr(i, (n + 1)\tau | i, n\tau) &= 1 - m_i - b_i \end{aligned}$$

de sorte que l'équation de Chapman-Kolmogorov se simplifie en :

$$\Pr(i, (n + 1)\tau | i', n'\tau) = (1 - m_i - b_i) \Pr(i, n\tau | i', n'\tau) + b_{i-1} \Pr(i - 1, n\tau | i', n'\tau)$$

En réordonnant les termes et en divisant chaque membre par  $\Delta\tau$ , on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{1}{\tau} \left\{ \frac{\Pr(i, (n + 1)\tau | i', n'\tau)}{\Delta} - \frac{\Pr(i, n\tau | i', n'\tau)}{\Delta} \right\} &= -\frac{m_i}{\tau} \frac{\Pr(i, n\tau | i', n'\tau)}{\Delta} \\ &- \frac{1}{\Delta} \left\{ \frac{\Delta}{\tau} b_i - \frac{\Delta}{\tau} b_{i-1} \right\} \frac{\Pr(i, n\tau | i', n'\tau)}{\Delta} \\ &- \frac{\Delta}{\tau} b_{i-1} \frac{1}{\Delta} \left\{ \frac{\Pr(i, n\tau | i', n'\tau)}{\Delta} - \frac{\Pr(i - 1, n\tau | i', n'\tau)}{\Delta} \right\} \end{aligned} \quad (4.18)$$

On fait à présent tendre  $\Delta$  et  $\tau$  vers zéro. On pose, en supposant que ces limites existent :

$$\begin{aligned} f(x, t) &= \lim_{\Delta \rightarrow 0} \frac{\Pr(i, n\tau | i', n'\tau)}{\Delta} \\ a^*(x) &= \lim_{\substack{\Delta \rightarrow 0 \\ \tau \rightarrow 0}} \frac{\Delta}{\tau} b_i \end{aligned} \quad (4.19)$$

$$m(x) = \lim_{\tau \rightarrow 0} \frac{m_i}{\tau}$$

où  $x$  est le diamètre moyen de la  $i^e$  classe de diamètre et  $t = n\tau$ . L'équation (4.18) devient alors, à l'ordre 1 :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -mf - \frac{da^*}{dx}f - a^* \frac{\partial f}{\partial x}$$

ce qui est l'équation de transport attendue.

Le point crucial dans ce calcul est la limite (4.19). Comme  $b_i$  prend typiquement une valeur qui ne dépend ni de  $\Delta$  ni de  $\tau$ , la limite (4.19) n'a de sens que si on fait tendre *simultanément*  $\Delta$  et  $\tau$  vers zéro, de telle sorte que  $\Delta/\tau$  converge vers une limite finie. Ce choix de la vitesse relative de convergence vers zéro de  $\Delta$  par rapport à  $\tau$  est imposé par la forme de l'équation (4.18). Par exemple pour une marche au hasard, qui converge lorsque  $\Delta \rightarrow 0$  vers un processus de Wiener, il faudrait considérer la limite  $\Delta^2/\tau \rightarrow \text{cste}$  finie, car les termes de dérivées d'ordre 1 par rapport à  $\Delta$  s'annulent au profit d'un terme de dérivée d'ordre 2 (Gardiner, 1985, p.70). ■

En admettant que les valeurs du pas de temps et de la largeur des classes de diamètre, qui sont ici fixés ( $\tau = 2$  ans,  $\Delta = 5$  cm), sont suffisamment proches de zéro, on peut exprimer la vitesse de croissance  $a^{*(j)}$  en fonction des probabilités de transition  $b_i^{(j)}$  selon une formule qui approche l'équation (4.19) :

$$a_i^{*(j)} = \frac{\Delta}{\tau} b_i^{(j)} \quad (4.20)$$

Cette expression est celle utilisée par Fulton (1991) pour passer du modèle de trouées FORSKA à un modèle matriciel, et par Lischke *et al.* (1998) pour passer du modèle de trouées FORCLIM à un modèle de distribution à états discrets et temps continu (cf. § A.6.3 p.301).

Le tableau 4.5 montre les vitesses de croissance en diamètre calculées selon l'équation (4.20) et d'après le modèle individuel, autour du diamètre seuil  $D_s$ . On se rend compte que l'inégalité (4.17) est bien vérifiée pour les groupes 1, 2 et 4, mais qu'elle ne l'est pas pour le groupe 3. Une étude plus poussée serait nécessaire pour comprendre la raison du désaccord pour le groupe 3.

### 4.3.3 Effets démographiques stochastiques

Classiquement, un modèle matriciel déterministe de type Usher est rendu stochastique en tirant les effectifs à chaque pas de temps suivant une loi multinomiale. Plus précisément, le nombre (nécessairement entier dans ce cas)  $N_i^{(j)}(t)$  d'arbres du  $j^e$  groupe présents dans la  $i^e$  classe de diamètre au

TAB. 4.5: *Vitesse de croissance en diamètre, selon le modèle individuel et selon le modèle matriciel. Pour le modèle individuel, la vitesse est calculée au diamètre  $D_s$ ; pour le modèle matriciel, la vitesse est calculée à partir des probabilités de passage de la classe 35-40 dans la classe 40-45 cm. Les valeurs de  $Y$  et  $B^*$  sont celles dans l'état stationnaire du modèle matriciel-individuel (cf. colonne « total » du tableau 4.4).*

Groupe	Vitesse de croissance [cm.an <sup>-1</sup> ]	
	selon modèle individuel	selon modèle matriciel
1	0,109	0,116
2	0,210	0,127
3	0,216	0,291
angélique	0,309	0,291
4	0,595	0,294

temps  $t$  se répartit au temps  $t + \Delta t$  entre  $Y_{i \rightarrow i}^{(j)}(t + \Delta t)$  individus qui restent dans la  $i^e$  classe de diamètre,  $Y_{i \rightarrow i+1}^{(j)}(t + \Delta t)$  individus qui passent dans la classe supérieure, et  $M^{(j)}(t + \Delta t)$  individus qui meurent. Alors sachant  $N_i^{(j)}(t)$ , le vecteur  $(Y_{i \rightarrow i}^{(j)}, Y_{i \rightarrow i+1}^{(j)}, M^{(j)})$  suit une loi multinomiale de paramètres  $(N_i^{(j)}, 1 - m_i^{(j)} - b_i^{(j)}, b_i^{(j)}, m_i^{(j)})$ , où  $b_i^{(j)}$  et  $m_i^{(j)}$  sont les paramètres du modèle déterministe (cf. § 4.1.3). Cette stochasticité est appelée stochasticité démographique car elle reproduit les fluctuations démographiques liées aux trajectoires individuelles : le caractère aléatoire est celui de la chaîne de Markov sous-jacente au modèle matriciel (cf. figure 4.17). Elle joue un rôle quand la population modélisée est de petite taille. Elle se distingue de la stochasticité environnementale qui consiste à tirer les coefficients  $b_i^{(j)}$  et  $m_i^{(j)}$  (considérés comme des variables aléatoires) suivant des lois de probabilité qui traduisent typiquement les fluctuations climatiques.

Le rôle joué par la stochasticité démographique dans un modèle matriciel stochastique est ici repris par la composante individuelle du modèle hybride. L'idée est que les petits arbres sont suffisamment nombreux pour que les fluctuations démographiques ne soient guère perceptibles à leur niveau, tandis que les gros arbres sont peu nombreux et que la modélisation stochastique de leur recrutement et de leur mort prend alors de l'importance. Une démarche différente est suivie par Vanclay (1991b) pour rendre compte du même phénomène : le nombre  $Y_{i \rightarrow i+1}$  d'individus qui passent dans la classe supérieure est calculé de façon déterministe ( $Y_{i \rightarrow i+1} = b_i N_i$ ) si  $N_i$  est suffisamment élevé et de façon stochastique ( $Y_{i \rightarrow i+1} = \sum$  de  $N_i$  variables aléatoires i.i.d selon une loi de Bernoulli de paramètre  $b_i$ ) dans le cas contraire.

Au regard des figures 4.7 et 4.8, le modèle hybride matriciel / individuel apparaît essentiellement comme une version bruitée du modèle matriciel. De fait pour  $D < D_s$  les distributions diamétriques moyennes simulées par le modèle hybride correspondent aux distributions selon le modèle matriciel (cf. figure 4.9). Pour  $D \geq D_s$  cependant les distributions diffèrent, et l'espérance du modèle hybride n'est pas exactement égale au modèle matriciel.

L'origine des fluctuations aléatoires dans le modèle hybride est la modélisation stochastique du recrutement et de la mortalité des gros arbres. Un tel événement démographique affecte directement les variables  $Y$  et  $B$ , et de là se répercute sur l'ensemble du modèle *via* les coefficients qui dépendent de  $Y$  et  $B$ . La mort d'un gros arbre provoque la diminution d'une unité de l'effectif  $Y$ , mais provoque une perte relative plus importante pour la surface terrière  $B$ . Cela explique pourquoi les fluctuations paraissent plus fortes dans l'évolution de  $B$  que dans celle de  $Y$ .

### Fluctuations stochastiques et dynamique de l'angélique.

Par le jeu aléatoire des naissances et des morts, une population dont l'effectif est faible peut être amenée à l'extinction. C'est ce que l'on observe par exemple pour l'angélique sur les carrés 1 et 4 dans la simulation de la parcelle 1 de Paracou à partir de 1984 (figures 4.4 et 4.5). Le temps mis pour atteindre l'extinction est alors dépendant de l'état initial : plus la population initiale a une grande taille, plus le temps moyen jusqu'à l'extinction est long. Il a été déjà vu également (cf. page 213) que les coupes avaient pour effet d'accélérer la disparition de l'angélique.

La prédiction de l'extinction de l'angélique n'est que la conséquence de la structure du modèle hybride matriciel / individuel. En effet pour tous les groupes d'espèces excepté l'angélique, le recrutement à 10 cm est une fonction décroissante de la densité du peuplement. Il est indépendant en particulier de l'abondance relative du groupe d'espèces. Les groupes 1 à 5 ont ainsi un recrutement assuré même s'ils sont absents de la parcelle. Il ne peut donc pas y avoir extinction de ces groupes d'espèces.

Au contraire pour l'angélique, le recrutement dépend de l'abondance relative des semenciers d'angélique, ce qui conduit tôt ou tard, compte-tenu des faibles effectifs en angélique, à sa disparition.

Le choix de relier le recrutement de l'angélique à son abondance relative est de ce point de vue un défaut du modèle. C'est un avantage dans la mesure où cela permet, comme on en a discuté page 211, de simuler un événement (l'extinction) qu'il serait autrement impossible de simuler. Une démarche plus rigoureuse consisterait à adopter les mêmes règles de recrutement à 10 cm pour toutes les espèces. Imaginons que l'on sache relier le recrutement de

chaque espèce à son abondance relative et à celle des autres espèces qui interagissent avec elle : on assisterait alors vraisemblablement à un jeu continu de remplacement d'espèces par d'autres, sous l'effet d'extinctions locales et de diffusions (Denslow, 1987 ; Hubbell & Foster, 1986). Pour qu'un tel système aboutisse à un équilibre impliquant une centaine d'espèces par hectare environ, des réglages très fins des paramètres seraient nécessaires. Certains auteurs néanmoins ont proposé des modèles théoriques permettant d'aboutir à un tel équilibre, avec une fréquence des espèces qui décroît selon une loi de puissance (Solé & Alonso, 1998 ; Tilman, 1994).

### **Fluctuations stochastiques et stationnarité des parcelles de Paracou.**

Le modèle matriciel de Favrichon (1995, pp.143-145 et 234-235 ; voir aussi tableau 4.4) se stabilise dans un état dont l'effectif total est plus faible que celui des parcelles de Paracou en 1984 et dont la surface terrière est plus élevée. De la même manière le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997) se stabilise dans un état dont l'effectif est plus faible et la surface terrière plus élevée (pour un carré de 1,5625 ha, SELVA prédit un effectif moyen dans l'état stationnaire de 884,4 individus et une surface terrière moyenne de 51,1 m<sup>2</sup>, à comparer avec les données du tableau 4.4 page 206 ; cf. Gourlet-Fleury, 1997, tableau 8.3 p.213).

En supposant que les tendances prédites par les modèles soient correctes, une alternative survient :

- soit le peuplement témoin de Paracou est dans un état stationnaire, et l'écart avec l'état stationnaire prédit par les modèles ne représente qu'une fluctuation aléatoire autour de cet état ;
- soit le peuplement de Paracou est dans un état instable et en cours d'évolution vers l'état stationnaire, et les modèles traduisent cette évolution.

Pour trancher, il est nécessaire d'avoir une idée des fluctuations aléatoires susceptibles de se produire autour de l'état stationnaire. Les modèles stochastiques produisent par construction de telles fluctuations (Vanclay, 1991b). Toutefois, compte tenu des approximations faites dans la construction des modèles, il est difficile de juger si les fluctuations produites par un modèle stochastique ont ou non quelque chose à voir avec les fluctuations observées.

Compte tenu de ces réserves sur la formalisation des sources de stochasticité, on peut signaler que deux versions stochastiques du modèle matriciel de Favrichon (1995) ont été construites : dans l'une (Favrichon, 1998b ; Fontez,

1996), le recrutement est rendu aléatoire en remplaçant les effectifs recrutés  $r^{(j)}$  (équation 4.4) par la réalisation d'une variable aléatoire qui suit une loi de Poisson d'espérance  $r^{(j)}$ . Dans l'autre (Fontez, 1996) les transitions sont rendues aléatoires en interprétant les coefficients  $m_i^{(j)}$  et  $b_i^{(j)}$  comme des paramètres de loi multinomiale. La version du modèle avec recrutement poissonien conduit à rejeter l'hypothèse de stationnarité si l'on se base sur les effectifs, et à l'accepter si l'on se base sur les surfaces terrières (Favrichon, 1998b). De même la version avec transitions multinomiales conduit à rejeter la stationnarité en se basant sur les effectifs (B. Fontez, communication personnelle : l'effectif total d'un carré fluctue principalement entre 920,8 et 921,2 individus dans l'état stationnaire du modèle avec transitions multinomiales, à comparer aux  $968 \pm 25$  individus à Paracou).

Bien que la source de stochasticité y soit différente, le modèle hybride matriciel / individuel conduit à une conclusion similaire. La figure 4.12 page 207 montre en effet que l'effectif simulé se stabilise autour d'un niveau bien inférieur à celui des parcelles en 1984, et que l'amplitude des fluctuations en effectif ne permet pas d'englober les valeurs observées. Au contraire pour la surface terrière, à l'exception des parcelles 1 et 2, les fluctuations autour du niveau moyen sont compatibles avec les valeurs observées à Paracou.

Il faut noter cependant que la diminution des effectifs et l'augmentation de la surface terrière qui est prédite par le modèle hybride matriciel / individuel est une tendance moyenne qui n'est pas vraie pour toutes les parcelles. Ainsi le modèle prédit une diminution de la surface terrière des parcelles 4, 7, 11 et 12 à partir de leur état en 1984 (figure 4.12). De même des contrastes apparaissent à l'échelle du carré. Par exemple le modèle prédit une diminution des effectifs et une hausse de la surface terrière sur la parcelle 1, mais pour le carré 3 de cette même parcelle il prédit une hausse à la fois des effectifs et de la surface terrière, et pour son carré 4 il prédit une baisse de ces deux grandeurs (figures 4.7 et 4.8 p.200).

En fin de compte, le modèle hybride aussi bien que le modèle matriciel de Favrichon (1995) tendent à prédire un enrichissement des parcelles en gros arbres par rapport à leur état en 1984. Cela est résumé dans le tableau 4.6 qui donne la proportion d'arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  à Paracou et selon les simulations.

## 4.4 Conclusion

Toujours dans la perspective d'établir des ponts entre les modèles individuels et les modèles de distribution, mais de façon différente de ce qui a été fait au chapitre précédent, il a été étudié dans cette partie la possibi-

TAB. 4.6: *Proportion en effectif et en surface terrière des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$ , tel qu'observé à Paracou et dans l'état stationnaire du modèle hybride (moyenne sur 350 pas de temps) et du modèle matriciel.*

Source	Proportion (%)	
	en effectif	en surface terrière
Paracou	9,2	40,3
Modèle hybride	9,1	42,4
Modèle matriciel	10,4	43,1

lité de construire un modèle hybride, individuel pour les arbres de diamètre supérieur à un seuil  $D_s$ , matriciel pour les arbres de diamètre inférieur à  $D_s$ . En faisant varier  $D_s$ , il est formellement possible de passer d'un modèle individuel ( $D_s = 0$ ) à un modèle matriciel ( $D_s = +\infty$ ). Une valeur de  $D_s$ , qui paraissait la plus pertinente, a ici été fixée. Il resterait à compléter cette étude en évaluant les répercussions sur les résultats d'une variation de  $D_s$ . À plus long terme, des formes de transition plus « souples » du modèle matriciel vers le modèle individuel pourraient être envisagées :

- le diamètre seuil devrait dépendre du groupe d'espèces ;
- dans la mesure où la transition du modèle matriciel vers le modèle individuel est censée traduire une transition écologique du moteur de la croissance, le diamètre seuil pourrait être rendu dépendant de variables globales du peuplement (telles que  $B$  ou  $Y$ ).

Le choix de décrire la dynamique des gros arbres plus précisément que celle des petits arbres peut paraître paradoxal, car les gros arbres se sont libérés des contraintes de compétition les plus fortes et poussent plus régulièrement que les petits arbres qui présentent des devenir très contrastés selon leur environnement local. Les petits arbres sont cependant les plus nombreux, et on suppose que leur dynamique n'influence la dynamique de l'ensemble que par sa tendance moyenne. L'hypothèse biologique complémentaire qui est faite implicitement est que les gros arbres, plus rares, structurent le peuplement (cf. chapitre 2), de sorte que leur évolution conditionne fortement celle de l'ensemble du peuplement. De plus les gros arbres intéressent plus particulièrement le gestionnaire forestier, ce qui justifie d'un point de vue pratique de les décrire avec plus de détails.

Au niveau des petits arbres, les effectifs sont élevés, et les recrutements et les morts sont des événements fréquents qui aboutissent à une tendance moyenne sur un pas de temps de deux ans et à l'échelle spatiale d'un carré

de 1,5625 ha. Au contraire au niveau des gros arbres, recrutement et mortalité sont des événements rares susceptibles de faire fluctuer la population. Le principal résultat apporté par le modèle hybride matriciel / individuel touche donc les effets démographiques stochastiques liés aux gros arbres. Le rôle structurant des gros arbres apparaît ici dans leur contribution à la surface terrière : la plupart des coefficients du modèle sont en effet des fonctions de la surface terrière totale, et la mort d'un gros arbre entraîne une variation sensible de cette variable. Le modèle hybride présente de ce fait des fluctuations aléatoires autour d'une tendance moyenne que résume bien le modèle matriciel. En fin de compte, le modèle hybride permet de quantifier la contribution de la démographie des gros arbres à l'écart à l'état moyen que l'on observe sur des parcelles réelles.

Le modèle hybride actuel souffre cependant de défauts qui ont été identifiés. Deux points ressortent :

- l'articulation entre le modèle matriciel et le modèle individuel n'est pas correcte et produit une discontinuité des distributions diamétriques en  $D_s$ . La composante individuelle a en effet été construite indépendamment de la composante matricielle qui a été prise chez Favrichon (1995), alors que des contraintes seraient à introduire pour satisfaire la continuité des distributions et éventuellement celle de leurs dérivées successives. Une piste pour résoudre ce problème consiste à établir un parallèle entre les modèles matriciels et les modèles de distribution à base d'EDP, de la même façon qu'un parallèle entre les modèles individuels et les modèles de distribution a été établi au chapitre 3. Cette piste a été explorée mais doit être poursuivie ;
- la modélisation du recrutement d'une espèce particulière pose problème. Au delà des données manquantes pour estimer certains paramètres, le fait de relier le recrutement d'une espèce à l'abondance de ses semenciers alors que les groupes d'espèces ont un recrutement indépendant de leur abondance relative, a pour conséquence de conduire quasi systématiquement à l'extinction de l'espèce.

Par ailleurs, l'espace ne joue guère de rôle dans ce modèle. On a tenté de représenter la diffusion des espèces en plaçant les recrutés en fonction des gros arbres déjà en place, mais cela n'a guère d'incidence sur la dynamique du modèle. Pourtant les gros arbres jouent certainement un rôle dans la structuration spatiale du peuplement (cf. chapitre 2), et cela devrait se traduire dans le modèle.

Ce chapitre plus que les autres nous a permis d'aborder des questions liées à la gestion des forêts naturelles. C'est dans ce but qu'une espèce, en

l'occurrence l'angélique, a été individualisée, contrairement à la tendance jusqu'à maintenant dans ce travail à privilégier des modèles aussi simples que possible. Il a été montré comment un tel modèle pouvait être utilisé pour estimer le temps d'extinction de l'angélique, en fonction du traitement appliqué. L'approche simulatoire suivie pourrait être renforcée par une approche plus analytique basée sur les processus de ramification (« branching process » ; cf. Gosselin & Lebreton, 1999 ; Houllier, 1986, p.205 ; Karlin & Taylor, 1975). Une question qui pourrait être par exemple abordée est la suivante : est-il plus efficace d'agir sur la durée de rotation ou sur le DME de l'angélique pour maintenir sa présence ?

Le modèle hybride a également été employé pour calculer la densité moyenne (effectif ou surface terrière) d'un peuplement soumis à des coupes périodiques, en fonction de la durée de la rotation et des DME, problématique qui se pose à chaque plan d'aménagement (Durrieu de Madron *et al.*, 1998 ; Picard, 1998). Compte-tenu des approximations du modèle hybride, c'est la démarche plus que les valeurs numériques qui est à retenir. Néanmoins toute estimation de la reconstitution du stock de bois dans un peuplement après exploitation repose, explicitement ou non, sur un modèle de dynamique forestière. Dans les plans d'aménagement actuels, la dynamique est souvent résumée par un accroissement diamétrique constant  $a$  et un taux de mortalité constant  $m$ . Ce modèle simpliste se traduit par une distribution diamétrique dans l'état stationnaire (en supposant le recrutement constant) de forme exponentielle de paramètre  $m/a$ . Même si un modèle matriciel ou hybride peut paraître grossier, il est toujours plus réaliste qu'un tel modèle, et permet avec des calculs du même ordre de difficulté de répondre en partie à la question posée.



# Conclusions et perspectives

L'OBJECTIF DE CETTE THÈSE était, rappelons-le, de construire un modèle de dynamique forestière qui fonctionne à un niveau de description intermédiaire entre l'arbre et la distribution et qui ne conserve que l'information utile au gestionnaire forestier. Il n'est aujourd'hui pas possible d'affirmer que tel niveau de description plutôt que tel autre soit davantage pertinent pour répondre aux besoins de l'aménagiste forestier dans les zones tropicales humides. Des tenants du réductionnisme à tous crins (Bossel, 1991 ; Friend *et al.*, 1993), pour qui un modèle est d'autant plus pertinent qu'il intègre des processus détaillés à fine échelle, aux partisans des modèles aussi généraux que possible dans les limites d'un réalisme minimal (Zeide, 1993), les points de vue sont contrastés. Le modèle arbre dépendant des distances qui a été construit au chapitre 1 est symptomatique de la difficulté à trancher : ce modèle prédit en effet mal les caractéristiques individuelles comme les accroissements diamétriques, mais prédit correctement les caractéristiques du peuplement comme la distribution diamétrique, la distribution en hauteur, la répartition spatiale à grande échelle. Faut-il alors rechercher des équations plus réalistes au niveau individuel, quitte à perdre en généralité, ou peut-on ignorer les défauts au niveau individuel pour ne retenir que le comportement global, quitte à se fourvoyer dans une modélisation inexacte des mécanismes à l'échelle individuelle ?

Faute de répondre à cette question, on peut rechercher à partir de quel niveau de simplification les résultats d'un modèle détaillé se dégradent (Deutschman, 1996). Les méthodes permettant de passer d'un modèle arbre à un modèle de distribution continue sont résumées dans les tableaux 4.7 et 4.8. En l'absence d'interactions (tableau 4.7), un modèle arbre s'agrège parfaitement en un modèle de distribution, que la croissance soit stochastique ou discrète : lorsque le temps est discret, il s'agit essentiellement d'un changement de variable ; lorsque le temps est continu, le modèle se ramène à une EDP de Fokker-Planck qui se ramène elle-même à une équation de transport dans le cas déterministe. En présence d'interactions dépendantes des distances, la méthode des moments permet de se ramener à un système d'EDP

sur les moments du processus ponctuel dynamique correspondant au modèle arbre.

Notre contribution à cette méthodologie de changement de niveau de description concerne le cas des modèles arbre avec interactions indépendantes des distances. Dans ce cas on peut se ramener à une équation de transport non linéaire, qui est l'équivalent formel de l'équation de transport linéaire issue de l'EDP de Fokker-Planck lorsque les vitesses de transport dépendent de la distribution  $f$  (cf. par exemple Kohyama, 1989, 1991, 1993). De plus l'équation du moment d'ordre 1 dans le cas d'interactions dépendantes des distances se ramène à la même équation de transport si le peuplement n'est pas structuré (c'est-à-dire si les moments d'ordre supérieur à 1 sont négligeables) ou si l'intensité  $\lambda$  s'interprète comme la distribution d'une population de taille infinie localisée ponctuellement.

L'application systématique de ces méthodes au modèle arbre dépendant des distances construit au chapitre 1 montre que l'important pour préserver les résultats du modèle détaillé n'est pas tant la description au niveau de l'individu que la spatialisation des interactions (Durrett & Levin, 1994 ; Tilman & Kareiva, 1997). On peut ainsi proposer la démarche suivante pour tenter de simplifier un modèle arbre dépendant des distances :

1. se ramener d'un modèle arbre dépendant des distances à un modèle arbre indépendant des distances en appliquant l'approximation du champ moyen ;
2. si le modèle non spatialisé a un comportement différent du modèle spatialisé, appliquer la méthode des moments ;
3. sinon, se ramener à un modèle de distribution indépendant des distances (EDP de transport non linéaire).

La genèse de la structuration spatiale du peuplement et la relation qu'elle entretient avec la modélisation des interactions doit donc être comprise si l'on cherche à agréger des interactions spatialisées en des interactions non spatialisées. Cette agrégation peut être également réalisée selon une approche hiérarchique en délimitant des unités au sein duquel les interactions peuvent être fortes, et entre lesquelles les interactions doivent être faibles (Auger, 1992). Cette approche a été suivie dans le chapitre 2 pour tenter de découper les parcelles de Paracou en placettes indépendantes, comme cela est supposé dans les modèles de trouées.

Le découpage en placettes indépendantes peut de fait être réalisé à condition de les construire autour des gros arbres. À Paracou la répartition spatiales des arbres est schématiquement agrégée à moyenne échelle ( $\sim 30$  m)

TAB. 4.7: *Bilan sur les méthodes de changements de niveau de description : (a) modèles arbre sans interactions (cf. annexe A, § A.6 p.298).*

Interactions		absentes	
Temps		continu	
Niveau individuel	discret	continu	
	$\Delta D = \varphi_1(D, H) + \varepsilon$ $\Delta H = \varphi_2(D, H) + \varepsilon'$ $(\varepsilon, \varepsilon') \sim$ loi de densité $l_\varepsilon$	$\Delta D = a_1(D, H) \Delta t + \varepsilon_{\Delta t}$ $\Delta H = a_2(D, H) \Delta t + \varepsilon'_{\Delta t}$	
		Modèle stochastique	
formulation générale		Équation de Fokker-Planck : $\frac{\partial f}{\partial t} = \frac{1}{2} \left\{ \frac{\partial^2}{\partial x^2} (b_1 f) + 2 \frac{\partial^2}{\partial x \partial y} (b_3 f) + \frac{\partial^2}{\partial y^2} (b_2 f) \right\}$ $- \frac{\partial}{\partial x} (a_1 f) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2 f) - m f$ avec : $b_1 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \text{Var} \varepsilon_{\Delta t} / \Delta t$ $b_2 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \text{Var} \varepsilon'_{\Delta t} / \Delta t$ $b_3 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \text{Cov}(\varepsilon_{\Delta t}, \varepsilon'_{\Delta t}) / \Delta t$	
		Modèle déterministe	
formulation simplifiée		$b_1 = b_2 = b_3 = 0$ Équation de transport linéaire : $\frac{\partial f}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial x} (a_1 f) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2 f) - m f$	
Niveau distribution			
formulation générale		$\varepsilon = \varepsilon' = 0$ Formule du changement de base : $f(x, y, t_2) =  \det J ^{-1} f[\psi^{-1}(x, y), t_1]$ avec : $\psi : (x, y) \mapsto (x + \varphi_1(x, y), y + \varphi_2(x, y))$ $J$ : matrice jacobienne de $\psi$	
formulation simplifiée		$\varepsilon = \varepsilon' = 0$ Formule du changement de base : $f(x, y, t_2) =  \det J ^{-1} f[\psi^{-1}(x, y), t_1]$ avec : $\psi : (x, y) \mapsto (x + \varphi_1(x, y), y + \varphi_2(x, y))$ $J$ : matrice jacobienne de $\psi$	
Algorithmes		<ul style="list-style-type: none"> <li>modèle de liste d'arbres (cf. § A.5.3 p.297)</li> <li>méthodes de Alder (1979)</li> <li>de Nepal &amp; Somers (1992)</li> </ul>	
		<ul style="list-style-type: none"> <li>modèle arbre sans interactions</li> <li>schémas numériques présentés dans Park &amp; Petrosian (1996)</li> </ul>	

TAB. 4.8: Bilan sur les méthodes de changements de niveau de description : (b) modèles arbre avec interactions.

Interactions	indépendantes des distances	dépendantes des distances
Temps	continu	continu
Niveau individuel	$\Delta D = a_1(D, H, \{(D_1, H_1) \dots (D_N, H_N)\}) \Delta t$ $\Delta H = a_2(D, H, \{(D_1, H_1) \dots (D_N, H_N)\}) \Delta t$	$\Delta D = a_1(D, H, \vartheta) \Delta t$ $\Delta H = a_2(D, H, \vartheta) \Delta t$
Niveau distribution		Peuplement structuré
formulation simplifiée	Equation de transport non linéaire : $\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1(x, y, f)) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2(x, y, f)) - mf$	Equation des moments : $\frac{\partial \lambda}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1(x, y, \lambda \vartheta) \lambda) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2(x, y, \lambda \vartheta) \lambda) - m\lambda$
formulation générale	Equation de transport non linéaire : $\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1(x, y, f)) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2(x, y, f)) - mf$	Equation des moments : $\frac{\partial \lambda}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1(x, y, \lambda \vartheta) \lambda) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2(x, y, \lambda \vartheta) \lambda) - m\lambda$
Algorithme	Peuplement non structuré ou $\lambda =$ résumé d'une population de taille infinie localisée ponctuellement Equation de transport non linéaire : $\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1(x, y, f)) - \frac{\partial}{\partial y} (a_2(x, y, f)) - mf$	
	<ul style="list-style-type: none"> <li>• calculer solution <math>f_\infty</math> pour <math>f</math> fixé à <math>f_0</math> dans <math>a_1</math> et <math>a_2</math>, puis chercher point fixe de l'opérateur <math>\Delta : f_0 \mapsto f_\infty</math></li> <li>• méthodes numériques</li> </ul>	

et régulière à grande échelle ( $< 10$  m). Les agrégats sont le fait des petits arbres tandis que la régularité est le fait des gros, et la répartition des petits est *grosso modo* indépendante de celle des gros arbres : ces caractéristiques suffisent à expliquer le rôle structurateur des gros arbres. La recherche de bosquets indépendant renvoie ainsi au déterminisme du placement des individus. Le modèle arbre construit au chapitre 1 montre que la compétition pour la lumière génère des répartitions spatiales compatibles avec la régularité observée à grande échelle à Paracou.

La présence d'interactions spatialisées constitue ainsi une première pierre d'achoppement au passage d'un modèle arbre à un modèle moins détaillé, qui peut être surmontée, comme on vient de le dire :

- en appliquant la méthode des moments, de manière à obtenir un modèle de distribution dépendant implicitement des distances ;
- en recherchant un niveau hiérarchique supérieur (en l'occurrence les bosquets) où les interactions ne se font plus sentir, ce qui nécessite de bien comprendre le déterminisme des structures spatiales.

Une deuxième pierre d'achoppement potentielle est la taille des effectifs. L'agrégation d'un modèle arbre avec interactions indépendantes des distances ou absentes en un modèle de distribution n'est parfaite en toute rigueur que lorsque la taille de la population est infinie. Il peut donc y avoir un effet de taille finie qui a été étudiée dans le chapitre 4 à l'aide d'un modèle hybride à la fois matriciel pour les petits (modèle matriciel de Favrichon, 1995) et individuel pour les gros arbres. Bien que cette partie du travail ne soit pas achevée, il ressort déjà que la dynamique individuellement stochastique des gros arbres induit des petites fluctuations aléatoires des grandeurs globales autour de leur trajectoire déterministe définie par le modèle purement matriciel.

Nous estimons néanmoins que dans bien des cas un modèle arbre peut être ramené, avec une approximation de bonne qualité, à un modèle de distribution continue. Il est révélateur de constater ainsi que l'équipe qui a mis au point SORTIE (Pacala *et al.*, 1993, 1996), un des modèles forestiers arbre dépendants des distances les plus aboutis, a travaillé aussitôt après à le dégrader en des modèles à base d'EDP plus simples et plus abordables d'un point de vue analytique. D'autres travaux en foresterie (Fulton, 1991 ; Lischke *et al.*, 1998), et plus généralement en écologie (Wilson, 1996, 1998), montrent qu'il n'est pas nécessaire de descendre au niveau de l'individu pour prédire le comportement au niveau de la population. La physique statistique est là aussi pour nous le rappeler. On peut espérer ainsi que les EDP, qui

pour l'instant ne sont guère utilisée en foresterie, dévoilent tout leur intérêt (Holmes *et al.*, 1994).

Avant de tourner la page, on peut se demander ce qu'un tel travail a pu apporter de façon appliquée au gestionnaire forestier. Force est de constater tout d'abord que les modèles de dynamique forestière sont peu utilisés dans les plans d'aménagement forestier tropicaux : l'estimation de l'évolution de la ressource bois se fait le plus souvent à partir de considérations globales (accroissements diamétriques constants, taux de mortalité constants...). La diffusion des modèles forestiers serait vraisemblablement facilitée par leur généralité : un modèle dont la mise en œuvre ne nécessiterait que l'estimation de quelques paramètres serait plus facilement diffusable qu'un modèle empirique dont les équations devraient être reconstruites pour s'ajuster localement aux données. Les modèles de trouées, qui ont constitué le point de départ de ce travail, présentent justement l'intérêt de reposer sur une famille d'équations de croissance qui dépend de peu de paramètres.

La contrepartie de cette généralité est, comme on l'a vu au chapitre 1, d'obtenir des équations qui « collent » peu aux données individuelles. Les méthodes de passage d'un modèle arbre à un modèle de distribution continue ont alors peut-être leur rôle à jouer en permettant l'agrégation d'un modèle arbre, *a priori* réaliste mais complexe, en un modèle de distribution dont la forme (une équation de transport) est plus générale. Le gestionnaire doit alors intervenir pour préciser quelle information peut être perdue au cours de cette dégradation, et quelle variables doivent au contraire être maintenues avec une approximation aussi faible que possible. Dans le chapitre 3, nous nous sommes ainsi basés sur les distributions en diamètre et en hauteur pour évaluer l'équivalence de deux modèles, mais le choix de caractéristiques plus globales permettrait de pousser l'agrégation plus loin.

## Perspectives

De nombreux approfondissements de ce travail restent à faire. On peut les ranger suivant leur ordre de généralité, c'est-à-dire selon qu'ils sont tributaires des données de Paracou ou qu'ils sont susceptibles de déboucher sur des méthodes plus générales.

Tout d'abord, la méthode de découpage du peuplement en bosquets abordée dans le chapitre 2 pourrait être réabordée en se basant sur un modèle de croissance : plutôt que de prendre comme critère d'indépendance des bosquets la corrélation spatiale entre l'accroissement en surface terrière  $\Delta\bar{B}$  et la surface terrière  $\bar{B}$ , il s'agirait d'évaluer la dépendance  $\partial a/\partial B_\vartheta$  d'une fonction de croissance  $a$  fixée *a priori* vis-à-vis de la surface terrière  $B_\vartheta$  du voisinage du bosquet sujet. L'avantage d'une telle approche est que l'on estime directe-

ment si  $B_\theta$  influence ou non la croissance du bosquet sujet. Son inconvénient est qu'elle nécessite de fixer une forme de la fonction de croissance *a priori*, alors même que cette forme est susceptible de varier selon le découpage effectué.

En tous les cas la possibilité de construire de façon hiérarchique des bosquets avec des interactions *intra* bosquets fortes et des interactions *inter* bosquets faibles reste à approfondir. Cette étude doit vraisemblablement passer par la compréhension du lien entre la répartition spatiale des arbres et leurs interactions.

Cela nous amène à un deuxième axe d'approfondissement qui consisterait à chercher un mécanisme explicatif des agrégats à 30 m observés à Paracou. Une démarche similaire à celle qui nous a permis dans le chapitre 1 de proposer la compétition pour la lumière comme responsable de la régularité à 10 m pourrait être suivie : elle consisterait à ne tenir compte que d'un facteur dans le modèle (par exemple la compétition pour les ressources du sol sous la forme d'un réducteur symétrique, ou la dispersion des graines) et d'étudier les répartitions spatiales ainsi produites. Puis il s'agirait d'étudier l'effet conjugué de plusieurs de ces facteurs (cf. Busing, 1991 qui produit des répartitions agrégatives avec deux indices de compétition : un indice asymétrique semblable à l'indice de compétition pour la lumière des modèles de trouées, et un indice symétrique identique à l'indice de compétition pour les ressources du sol des modèles de trouées).

Cet approfondissement pourrait être conduit en s'appuyant sur le modèle arbre type modèle de trouées construit au chapitre 1. Il pourrait également s'appuyer sur le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997), qui produit déjà des agrégats à 30 m : il s'agirait alors d'isoler quel mécanisme du modèle, parmi tous ceux pris en compte, est responsable des agrégats.

Un troisième axe d'approfondissement consisterait à poursuivre l'étude des méthodes de passage d'un modèle arbre dépendant des distances à un modèle de distribution. Trois études pourraient être menées :

- appliquer les méthodes développées dans ce travail à un autre modèle, par exemple le modèle SELVA de Gourlet-Fleury (1997), afin de saisir éventuellement les limites de ces méthodes ;
  
- approfondir la méthode des moments en l'appliquant de façon complète (c'est-à-dire en déterminant l'équation d'évolution du moment d'ordre 2) au modèle arbre type modèle de trouées construit au chapitre 1 ou au modèle SELVA. Cela permettrait d'évaluer s'il s'agit d'une approximation acceptable du modèle arbre dépendant des distances ;

- étendre les méthodes de passage aux modèles de distribution discrète, plus particulièrement les modèles matriciels de Usher.

Une étude approfondie des méthodes de passage d'un modèle individuel à un modèle matriciel, ou d'un modèle de distribution continue à un modèle matriciel, sera en tous cas nécessaire pour achever le travail exposé dans le chapitre 4. Il s'agira essentiellement de proposer des contraintes (sur les coefficients du modèle individuel ou ceux du modèle matriciel) de façon à satisfaire la continuité des distributions au niveau du diamètre seuil.

La construction d'un modèle hybride devra être achevée en étudiant également les conséquences du choix du diamètre seuil, aspect qui n'a pas été abordé dans ce travail.

À plus long terme, on pourrait envisager également de faire déboucher le découpage du peuplement en bosquets sur un modèle de dynamique forestière. Le découpage en bosquets a pour l'instant été étudié de façon statique, à partir de l'état du peuplement à un instant donné. La construction des bosquets se fait autour des gros arbres. Si l'on s'en tient à cette méthode, le passage à une évolution dynamique ne peut se faire que connaissant la dynamique des gros arbres. Les questions qui se posent alors rejoignent celles abordées dans le chapitre 4 à propos du modèle individuel pour les gros arbres : à quel moment recruter un gros arbre ? où placer un gros arbre recruté ? quelle est sa croissance et son taux de mortalité ? Le modèle hybride matriciel / individuel et un modèle de bosquet pourraient à terme converger, en utilisant le même diamètre seuil dans les deux cas (diamètre de transition pour le modèle hybride, diamètre minimal des graines pour le découpage en bosquets).

Au delà de ces questions méthodologiques, des approfondissements devraient être menés en lien avec les questions d'aménagement forestier. En supposant que le modèle hybride matriciel / individuel soit achevé, trois modèles de dynamique forestière seraient disponibles sur le même site de Paracou : le modèle matriciel de Favrichon (1995), le modèle arbre dépendant des distances de Gourlet-Fleury (1997) et le modèle hybride. Des problèmes d'aménagement forestier pourraient alors être traités par les trois modèles simultanément, et les conclusions apportées par chacun d'entre eux comparées. Par exemple on pourrait traiter la question suivante : quel DME imposer pour garantir sur le long terme un pourcentage fixé de reconstitution du stock de bois, pour une durée de rotation donnée ? Les DME prédits par chacun des modèles seraient comparés et il s'agirait de rechercher les causes de différences éventuelles.

**Scaling from an individual-based  
to a distribution-based model of forest dynamics  
Application to a tropical rain-forest in French Guiana**

by

Nicolas PICARD

---

A model of forest dynamics, as a tool for forest management, can rely on different levels of stand description: tree, distribution or stand level. A way to build a model at a level of description halfway between the tree and the distribution is sought. It is based on the data from the permanent plots of Paracou in French Guiana.

First, the relevance of a gap models is assessed. On one hand the competition index of the gap models is used as an explanatory variable to predict individual diameter increments. On the other hand we test whether the stand can be spatially divided into independent plots. In both cases the relevance of the method is denied. However an individual-based distance-dependent model, that takes into account the competition for light only, is obtained. It reproduces stand characteristics such as diameter and height distributions, and the spatial pattern of trees on short distances.

Second, aggregation technics to shift from the tree to the distribution level are established. A mathematical framework to turn an individual-based model into a distribution-based model is defined, using technics from the physics (Liouville's equation, mean field approximation, moment method). Applying these methods to the tree model previously built, it appears that spatial effects cannot be disregarded. Then an hybrid model that mixes the individual and the distribution descriptions is defined, the transition from the former to the latter occurring at a threshold diameter of 40 cm. This model shows the stochastic variability bound to the demography of large trees.

KEY WORDS: tropical rain-forest, forest dynamics, modelling, gap model, spatial pattern, aggregation, tree distance-dependent model, matrix model.

## RÉSUMÉ

Un modèle de dynamique forestière, considéré comme un outil d'aide à l'aménagement forestier, peut reposer sur différents niveaux de description du peuplement : arbre, distribution ou peuplement. Une approche est recherchée pour construire un modèle à un niveau de description intermédiaire entre l'arbre et le peuplement, en s'appuyant sur les données du dispositif sylvicole de Paracou en Guyane française.

Dans un premier temps la possibilité de construire un modèle de trouées est évaluée sous deux angles : d'une part en regardant si la variable d'interaction des modèles de trouées permet d'expliquer les accroissements observés à Paracou, d'autre part en testant si le peuplement peut être découpé en placettes indépendantes. Dans les deux cas les résultats n'encouragent pas à la construction d'un modèle de trouées. Néanmoins un modèle arbre dépendant des distances, qui ne tient compte que de la compétition pour la lumière est obtenu ; ce modèle permet de reproduire les distributions diamétriques et en hauteur ainsi que la répartition spatiale à grande échelle ( $<10$  m) observées à Paracou.

Dans un deuxième temps des méthodes pour changer de niveau de description sont établies, en suivant deux approches : la première est une approche méthodologique permettant de transposer les équations d'un modèle arbre en un modèle de distribution en utilisant des techniques issues de la physique (théorème de Liouville, approximation du champs moyen, méthode des moments). Cette méthodologie est appliquée au modèle arbre construit dans la première partie. Il en ressort que l'espace joue dans ce modèle un rôle qui ne peut être négligé. Dans une deuxième approche un modèle qui mélange le niveau individuel et le niveau distribution est construit, la transition de la composant distribution à la composante individuelle s'effectuant au diamètre de 40 cm. Ce modèle met en évidence la variabilité stochastique liée à la démographie des arbres de grande taille.

SPÉCIALITÉ : sciences forestières

MOTS-CLÉS : forêt tropicale humide, dynamique forestière, modélisation, modèle de trouées, répartition spatiale, agrégation, modèle arbre dépendant des distances, modèle matriciel.

LABORATOIRE D'ACCUEIL : CIRAD-Forêt, programme forêts naturelles  
Campus international de Baillarguet, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1

N° d'ordre

ÉCOLE NATIONALE DU GÉNIE RURAL,  
DES EAUX ET DES FORÊTS

## THÈSE

présentée pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR EN SCIENCES

Spécialité sciences forestières

par

Nicolas PICARD

---

**Passage d'un modèle individuel  
à un modèle de distribution de la dynamique forestière  
Application à une forêt dense tropicale humide de  
Guyane française**

---

Volume 2 : annexes

Soutenue le 17 décembre 1999 devant la commission d'examen :

M. Alain Franc	Directeur de thèse
M. Roger Arditi	Président
M. Ovide Arino	Rapporteur
M. François Houllier	Rapporteur
M. Jean-Guy Bertault	Examineur
M. Jean-Jacques Daudin	Examineur
M. Bernard Saugier	Examineur





**Passage d'un modèle individuel  
à un modèle de distribution de la dynamique forestière  
Application à une forêt dense tropicale humide en  
Guyane française**

Volume 2 : annexes

---

Thèse présentée à l'ENGREF  
pour obtenir  
**LE TITRE DE DOCTEUR EN SCIENCES**

Spécialité Sciences forestières

par

Nicolas Picard

---



# Annexe A

## Théorie de l'agrégation et modèles forestiers

UN MÊME SYSTÈME est généralement décrit et modélisé avec un niveau de finesse différent selon le phénomène que l'on cherche à expliquer. Par exemple en physique, un gaz pourra être décrit :

- à l'échelle atomique par la mécanique quantique si on veut expliquer l'absorption et l'émission de raies du spectre lumineux (comme dans un laser) ;
- à l'échelle moléculaire par la théorie cinétique des gaz si on veut expliquer la pression exercée par un gaz sur une surface ;
- à l'échelle macroscopique par la thermodynamique si on veut expliquer ses variations de température, volume et pression.

Pour en venir à un exemple plus forestier, une forêt pourra être décrite :

- à l'échelle de la feuille par un modèle écophysiological si on veut prédire la photosynthèse ;
- à l'échelle de l'arbre par un modèle d'arbre si on veut prédire la croissance diamétrique ;
- à l'échelle du peuplement par un modèle global si on veut prédire le volume de bois exploitable.

Mettre en communication deux modèles reposant sur des niveaux de description différents est un thème qui revient assez souvent en écologie en général, et en écologie forestière en particulier. Pour revenir à l'exemple d'un gaz en physique, la communication entre le niveau microscopique et le niveau

macroscopique est assurée par la physique statistique, qui permet de reconstruire certaines grandeurs macroscopiques telle que la pression, l'énergie, la température à partir de variables microscopiques du système. La pertinence des variables macroscopiques comme résumés de l'état microscopique du système est ainsi démontrée. Il n'existe cependant pas en écologie de théorie équivalente aussi aboutie (Mullon, 1995). La problématique du *changement d'échelles*, pour reprendre un terme dont le sens a peut-être été édulcoré par un usage trop intensif, se décline plutôt par une multitude d'exemples.

L'objectif de cette annexe est de faire une revue bibliographique sur le thème de l'agrégation en foresterie, afin de planter le décor du travail effectué. Une part, sûrement disproportionnée par rapport à son importance réelle dans la problématique du changement d'échelles, sera accordée aux modèles de trouées (« gap models »), car cette famille de modèles forestiers constitue le point de départ de ce travail.

L'annexe est organisée de la façon suivante : dans un premier temps (§ A.1), la théorie de l'agrégation sera rapidement présentée. On verra comment cette théorie fournit un cadre conceptuel adapté à la fois pour définir ce qu'est un modèle et pour traiter des changements de niveaux de description entre modèles. Puis une classification des modèles forestiers sera présentée (§ A.2), et des exemples correspondant à chaque cas seront présentés (§ A.3). Le quatrième paragraphe sera consacré plus particulièrement à la catégorie de modèles forestiers que constituent les modèles de trouées. Dans un cinquième temps (§ A.5) seront présentés les modèles forestiers qui, par construction, se situent à des niveaux intermédiaires entre les classes définies au paragraphe A.2. Enfin le paragraphe A.6 exposera quelques techniques utilisées pour passer d'un type de modèles à un autre.

## A.1 Théorie de l'agrégation

La théorie de l'agrégation est une théorie essentiellement mathématique qui vise à rechercher sous quelles conditions un système dynamique dans un espace  $\mathbb{R}^n$  peut être projeté sur un espace  $\mathbb{R}^p$  avec  $p < n$ , de sorte que le projeté constitue lui-même un système dynamique. Iwasa *et al.* (1987) ; Ritchie & Hann (1997) font remonter son origine aux années 50 dans le domaine de l'économie, bien qu'il s'agisse d'une théorie qui, avec un vocabulaire nouveau et une façon assez parlante de présenter les choses, reprend des idées mathématiques plus anciennes.

### A.1.1 Notions de base

Les notions de base sont présentées dans Iwasa *et al.* (1987, 1989); Luckyanov (1984); Ritchie & Hann (1997) par exemple. Soit un système décrit par un vecteur d'état  $\mathbf{x} \in \mathcal{F} \subset \mathbb{R}^n$  ou par un vecteur d'état  $\mathbf{y} \in \mathcal{G} \subset \mathbb{R}^p$  avec  $p < n$ . La variable  $\mathbf{x}$  constitue le niveau de description *microscopique* et la variable  $\mathbf{y}$  le niveau de description *macroscopique*. On suppose de plus qu'il existe une fonction  $\alpha$ , appelée *opérateur d'agrégation* (on précise parfois : opérateur d'agrégation active), qui permet de passer du niveau microscopique au niveau macroscopique :  $\mathbf{y} = \alpha(\mathbf{x})$ .

Le phénomène que l'on étudie se traduit, au niveau microscopique, par une fonction  $\varphi$  qui associe à l'état microscopique  $\mathbf{x}$  un état  $\mathbf{x}'$ . Le même phénomène se traduit, au niveau macroscopique, par une fonction  $\psi$  qui associe à l'état macroscopique  $\mathbf{y}$  un état  $\mathbf{y}'$ . Un opérateur d'agrégation  $\alpha'$  (on précise parfois : opérateur d'agrégation passive) permet de passer de  $\mathbf{x}'$  à  $\mathbf{y}'$ . La question à laquelle tâche de répondre la théorie de l'agrégation est de savoir sous quelles conditions les deux niveaux de description sont cohérents, c'est-à-dire sous quelles conditions le *schéma d'agrégation* suivant est commutatif :

$$\begin{array}{ccc} \text{Niveau microscopique :} & \mathbf{x} & \xrightarrow{\varphi} & \mathbf{x}' & \\ & \alpha \downarrow & & \downarrow \alpha' & \\ \text{Niveau macroscopique :} & \mathbf{y} & \xrightarrow{\psi} & \mathbf{y}' & \end{array} \quad (\text{A.1})$$

Il y a en effet avec ce diagramme deux façons de calculer  $\mathbf{y}'$  :

$$\begin{aligned} \mathbf{y}' &= \alpha'(\mathbf{x}') = \alpha' \circ \varphi(\mathbf{x}) \\ \mathbf{y}' &= \psi(\mathbf{y}) = \psi \circ \alpha(\mathbf{x}) \end{aligned}$$

Par définition, il y a *agrégation parfaite* si le diagramme (A.1) est commutatif (Iwasa *et al.*, 1987; Ritchie & Hann, 1997), c'est-à-dire si :

$$\alpha' \circ \varphi = \psi \circ \alpha \quad (\text{A.2})$$

En cas d'agrégation non parfaite (on dit aussi approximative), on définit l'erreur d'agrégation par (O'Neill & Rust, 1979) :  $\varepsilon(\mathbf{x}) = \|\psi \circ \alpha(\mathbf{x}) - \alpha' \circ \varphi(\mathbf{x})\|$ .

*Exemple (Rastetter et al., 1992)* : le système étudié est un houppier d'arbre composé de  $N$  feuilles, et le phénomène étudié est la photosynthèse. Au niveau microscopique, chaque feuille est caractérisée par deux variables : l'intensité lumineuse qu'elle reçoit  $i$ , et son rendement  $e$  :

$$\mathbf{x} = (i_1 \dots i_N, e_1 \dots e_N) , \quad n = 2N$$

Au niveau macroscopique, le houppier est caractérisé par l'intensité lumineuse moyenne et le rendement moyen :

$$\mathbf{y} = (\bar{i}, \bar{e}) = (\boldsymbol{\alpha}(i_1 \dots i_N), \boldsymbol{\alpha}(e_1 \dots e_N)) , \quad p = 2$$

où  $\boldsymbol{\alpha}$  est l'opérateur moyenne :

$$\boldsymbol{\alpha}(z_1 \dots z_k) = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k z_i = \bar{z}$$

Soit  $P$  est la courbe de photosynthèse d'une feuille (fonction de son rendement et de l'intensité lumineuse reçue). La fonction  $\varphi$  est alors l'application de  $\mathbb{R}^{2N}$  dans  $\mathbb{R}^N$  telle que :

$$\mathbf{x}' = (P(i_1, e_1) \dots P(i_N, e_N)) = (p_1 \dots p_N)$$

et l'opérateur d'agrégation passive est à nouveau l'opérateur moyenne :

$$\mathbf{y}' = \boldsymbol{\alpha}(\mathbf{x}') = \bar{p}$$

L'opérateur d'agrégation  $\boldsymbol{\alpha}$  étant dans cet exemple fixé, le problème est de définir l'application  $\psi$  de  $\mathbb{R}^2$  dans  $\mathbb{R}$  de façon à minimiser l'erreur d'agrégation (Iwasa *et al.*, 1989). Si on prend  $\psi = P$ , alors l'erreur n'est en général pas nulle puisqu'en général :

$$\overline{P(i, e)} \neq P(\bar{i}, \bar{e})$$

■

Lorsque  $\mathbf{x}$  et  $\mathbf{x}'$  appartiennent au même espace, c'est-à-dire que  $\varphi$  est une application d'un espace dans lui-même, alors il n'y a pas lieu de distinguer l'agrégation active de l'agrégation passive :  $\boldsymbol{\alpha} \equiv \boldsymbol{\alpha}'$ . Un cas particulier important est celui des systèmes dynamiques, où  $\mathbf{x}$  est l'état du système au temps  $t$ ,  $\mathbf{x}'$  est l'état du système au temps  $t' > t$ , et  $\varphi$  est la fonction d'évolution temporelle du système.

On se restreint dorénavant au cas des systèmes dynamiques (pour lesquels  $\boldsymbol{\alpha} = \boldsymbol{\alpha}'$ ). On note  $\varphi_t$  la fonction qui à l'état microscopique initial  $\mathbf{x}_0$  du système associe son état microscopique  $\mathbf{x}_t$  au temps  $t$  (avec bien sûr  $\varphi_0 = \text{Id}$ ). Lorsque le temps est continu ( $t \in \mathbb{R}$ ), on peut définir (s'il existe) le générateur  $u$  par :

$$u(\mathbf{x}) = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{\varphi_t(\mathbf{x}) - \text{Id}(\mathbf{x})}{t} \tag{A.3}$$

de sorte que les trajectoires  $(\mathbf{x}_t)_{t \in \mathbb{R}}$  du système sont solutions de l'équation différentielle :

$$\frac{d\mathbf{x}_t}{dt} = u(\mathbf{x}_t) \tag{A.4}$$

On note de même  $v$  le générateur de la fonction  $\psi_t$  qui à l'état macroscopique initial  $\mathbf{y}_0$  du système associe son état macroscopique  $\mathbf{y}_t$  au temps  $t$ . Il existe dans ce cas quelques résultats théoriques :

- le théorème d'Iwasa *et al.* (1987) donne, étant donné le générateur  $u$  et l'opérateur d'agrégation  $\alpha$ , une condition nécessaire et suffisante d'*existence* de  $v$  telle qu'il y ait agrégation parfaite ;
- le théorème de Gard (1988) généralise le théorème d'Iwasa *et al.* (1987) aux systèmes dynamiques stochastiques.

Par ailleurs Ritchie & Hann (1997) ont introduit les notions de résolution apparente et fonctionnelle. La *résolution apparente* se réfère à la variable observée : il s'agit du niveau microscopique si la variable observée est  $\mathbf{x}$ , et du niveau macroscopique si la variable observée est  $\mathbf{y}$ . La *résolution fonctionnelle* se réfère à la fonction utilisée pour calculer les trajectoires : il s'agit du niveau microscopique si la dynamique est basée sur  $\varphi$ , et du niveau macroscopique si la dynamique est basée sur  $\psi$ . On définit alors les *modèles agrégatifs* comme les modèles à résolution apparente macroscopique et résolution fonctionnelle microscopique, et les *modèles désagrégatifs* comme les modèles à résolution apparente microscopique et résolution fonctionnelle macroscopique.

Nous verrons au paragraphe A.5 des exemples de modèles désagrégatifs en foresterie.

### A.1.2 Théorie de l'agrégation et modèles

La théorie de l'agrégation permet de définir un modèle, si l'on identifie le niveau microscopique à la réalité et le niveau macroscopique au modèle. Prenons l'exemple d'un arbre en forêt, qui pousse sous l'action de la lumière, de l'eau, des éléments minéraux, de la compétition avec les autres arbres, etc. Un modèle de croissance en diamètre de l'arbre peut être vu comme la fonction d'évolution  $a$  de la projection dans un espace de dimension 1 par un opérateur d'agrégation de la réalité (figure A.1). Le modèle est valide si le diamètre  $D_t$  prédit par le modèle au temps  $t$  correspond au diamètre observé dans la réalité, c'est-à-dire s'il y a agrégation parfaite.

Dans ce travail, nous entendrons par modèle un ensemble d'équations permettant de calculer l'évolution temporelle d'un système dynamique décrivant un arbre ou un ensemble d'arbres (Houllier *et al.*, 1991). Il s'agit là d'une définition restrictive d'un modèle (Franc, 1998d ; Legay, 1997).

La théorie de l'agrégation fournit également un cadre naturel à l'étude des changements d'échelle entre modèles, si l'on identifie à présent le niveau

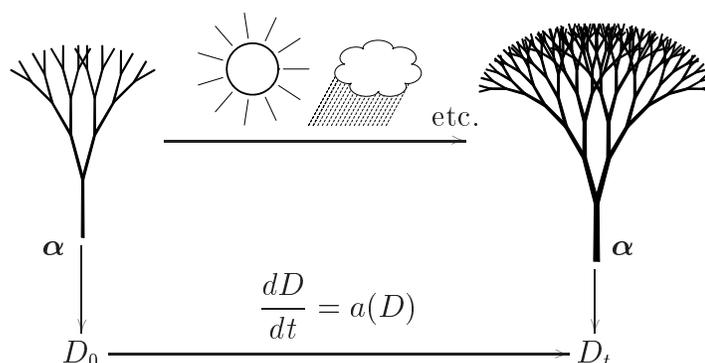


FIG. A.1: Définition d'un modèle comme la réalité résumée par un opérateur d'agrégation  $\alpha$  : le modèle résume l'arbre par son diamètre  $D$  et sa croissance par une fonction de croissance  $a$ .

microscopique avec un modèle détaillé et le niveau macroscopique avec un modèle moins détaillé.

L'intérêt de la théorie de l'agrégation est de montrer que l'important en modélisation n'est pas tant le modèle agrégé  $\psi$  que l'opérateur d'agrégation  $\alpha$ . Les théorèmes sur l'agrégation parfaite visent en effet à définir les conditions *sur* l'opérateur  $\alpha$  pour qu'il existe un modèle agrégé  $\psi$  tel qu'il y ait agrégation parfaite. Étant donné un modèle détaillé  $\varphi$  et un opérateur d'agrégation  $\alpha$ , s'il y a agrégation parfaite alors la forme du modèle agrégé  $\psi$  est imposée par la relation :  $\alpha \circ \varphi = \psi \circ \alpha$ .

En d'autres mots : la difficulté en modélisation n'est pas tant de construire le modèle que de trouver des variables descriptives qui résument de façon pertinente le système ! Une fois définies ces variables (ce qui revient à définir l'opérateur d'agrégation), la forme du modèle découle naturellement...

Cet intérêt de la théorie de l'agrégation est assez conceptuel. En pratique la théorie n'est que de peu de secours pour trouver les variables macroscopiques pertinentes, puis pour construire le modèle agrégé. Prenons le cas illustré sur la figure A.1 où l'on cherche à construire un modèle de la réalité : en pratique l'état et la fonction d'évolution microscopiques sont inconnus, de sorte que l'opérateur d'agrégation ne peut pas être explicité. Prendre le diamètre comme variable descriptive macroscopique plutôt que la hauteur, ou la masse foliaire, etc., est un choix du modélisateur qui ne peut pas être guidé

par la théorie de l'agrégation. De même considérons l'exemple de l'agrégation entre :

- d'une part un modèle microscopique qui prédit l'évolution du diamètre d'une infinité d'arbres,
- et d'autre part un modèle macroscopique qui prédit l'évolution de la distribution diamétrique.

Dans ce cas les espaces microscopiques et macroscopiques sont tous deux de dimension infinie. Nous justifierons au chapitre 3 (§ 3.4.1 p.155) qu'il s'agit bien d'une agrégation. L'opérateur d'agrégation est celui qui, à un échantillon de taille infinie, associe sa fonction de distribution. Un tel opérateur ne peut pas être explicité sous une forme utile aux calculs, de sorte que dans ce cas encore la théorie de l'agrégation est de peu d'aide pratique. Le chapitre 3 propose une solution pour s'en sortir dans un cas pareil.

### A.1.3 Quelques développements

Les quelques développements qui suivent sont essentiellement tirés d'une série de documents de travail de Franc (1998a,c, 1999a,b); Franc & Arino (1999); Franc & Picard (1999); Franc *et al.* (1999b).

**Reformulation de l'agrégation parfaite sans faire appel à  $\psi$ .** L'agrégation parfaite, définie par l'équation (A.2) (avec  $\alpha' = \alpha$ ), peut être réécrite sous la forme :

$$\forall (\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2) \in \mathcal{F}^2, \alpha(\mathbf{x}_1) = \alpha(\mathbf{x}_2) \Rightarrow \alpha \circ \varphi(\mathbf{x}_1) = \alpha \circ \varphi(\mathbf{x}_2) \quad (\text{A.5})$$

Cette formulation, qui ne fait pas appel à la fonction agrégée  $\psi$ , montre que l'important pour l'agrégation parfaite est le choix de l'opérateur  $\alpha$  (pour  $\varphi$  donné).

*Démonstration* : (A.2)  $\Rightarrow$  (A.5) puisque :

$$\alpha(\mathbf{x}_1) = \alpha(\mathbf{x}_2) \Rightarrow \psi \circ \alpha(\mathbf{x}_1) = \psi \circ \alpha(\mathbf{x}_2)$$

et  $\psi \circ \alpha(\mathbf{x}_1) = \alpha \circ \varphi(\mathbf{x}_1)$  et  $\psi \circ \alpha(\mathbf{x}_2) = \alpha \circ \varphi(\mathbf{x}_2)$ .

Réciproquement, montrons que (A.5)  $\Rightarrow$  (A.2). On définit l'application  $\psi$  de  $\mathcal{G} = \alpha(\mathcal{F})$  dans  $\mathcal{G}$  par :

$$\forall \mathbf{y} \in \mathcal{G}, \psi(\mathbf{y}) = \alpha \circ \varphi(\mathbf{x}) \quad \text{avec } \mathbf{x} \in \alpha^{-1}(\{\mathbf{y}\})$$

La relation (A.5) assure que le choix de  $\mathbf{x}$  est indifférent, donc que  $\psi$  est bien une application. On vérifie immédiatement que la fonction  $\psi$  définie par cette relation vérifie l'égalité (A.2). ■

Ainsi, si on définit la relation d'équivalence  $\sim$  sur  $\mathcal{F}$  par :  $\mathbf{x}_1 \sim \mathbf{x}_2 \Leftrightarrow \alpha(\mathbf{x}_1) = \alpha(\mathbf{x}_2)$ , alors  $\mathcal{G}$  est l'espace quotient  $\mathcal{F}/\sim$  et le modèle agrégé agit sur les classes d'équivalence définies par  $\sim$ .

**Réécriture de l'agrégation parfaite en temps continu.** On note comme précédemment  $\varphi_t$  (respectivement  $\psi_t$ ) la fonction d'évolution du système microscopique (respectivement macroscopique) et  $u$  (respectivement  $v$ ) son générateur défini par l'équation (A.3). Pour un temps infinitésimal  $dt$ , l'agrégation parfaite (A.2) s'écrit :

$$\begin{aligned}\alpha \circ \varphi_{dt} &= \psi_{dt} \circ \alpha \\ \alpha \circ (\text{Id} + udt) &= (\text{Id} + vdt) \circ \alpha \\ \alpha \circ \text{Id} + \partial\alpha \circ udt &= \text{Id} \circ \alpha + dt v \circ \alpha\end{aligned}$$

où, en notant  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)$ ,  $\partial\alpha$  est l'application de  $\mathcal{F}$  dans son espace tangent qui à  $\mathbf{x}$  associe  $\sum_{i=1}^n (\partial\alpha/\partial x_i)(\mathbf{x})$ . L'agrégation parfaite s'écrit finalement en fonction des générateurs :

$$\partial\alpha \circ u = v \circ \alpha$$

**Agrégation parfaite et séparation des variables.** Considérons un système dynamique dont l'état  $\mathbf{x}$  est décrit par une équation différentielle du type (A.4). Il y a séparation des variables si à un changement de coordonnées  $\phi$  près on peut se ramener à des variables  $\mathbf{y} \subset \mathbb{R}^p$  et  $\mathbf{z} \subset \mathbb{R}^{n-p}$ ,  $(\mathbf{y}, \mathbf{z}) \in \mathcal{F}$ , dont les évolutions temporelles sont indépendantes, c'est-à-dire qu'il existe des fonctions  $\psi_p$  et  $\psi_{n-p}$  telles que :

$$\phi \circ \varphi_t \circ \phi^{-1}(\mathbf{y}, \mathbf{z}) = (\psi_p(\mathbf{y}), \psi_{n-p}(\mathbf{z}))$$

La séparation des variables implique l'agrégation parfaite.

*Démonstration* : soient  $\pi_p$  et  $\pi_{n-p}$  les projections telles que  $\pi_p(\mathbf{y}, \mathbf{z}) = \mathbf{y}$  et  $\pi_{n-p}(\mathbf{y}, \mathbf{z}) = \mathbf{z}$ . On pose :  $\alpha_p = \pi_p \circ \phi$  et  $\alpha_{n-p} = \pi_{n-p} \circ \phi$ . En posant  $(\mathbf{y}, \mathbf{z}) = \phi(\mathbf{x})$ , on a :

$$\begin{aligned}(\alpha_p \circ \varphi_t(\mathbf{x}), \alpha_{n-p} \circ \varphi_t(\mathbf{x})) &= (\pi_p \circ \phi \circ \varphi_t \circ \phi^{-1}(\mathbf{y}, \mathbf{z}), \pi_{n-p} \circ \phi \circ \varphi_t \circ \phi^{-1}(\mathbf{y}, \mathbf{z})) \\ &= (\psi_p(\mathbf{y}), \psi_{n-p}(\mathbf{z})) \\ &= (\psi_p \circ \pi_p(\mathbf{y}, \mathbf{z}), \psi_{n-p} \circ \pi_{n-p}(\mathbf{y}, \mathbf{z})) \\ &= (\psi_p \circ \alpha_p(\mathbf{x}), \psi_{n-p} \circ \alpha_{n-p}(\mathbf{x}))\end{aligned}$$

On obtient ainsi deux agrégations parfaites d'opérateurs  $\alpha_p$  et  $\alpha_{n-p}$ , et de modèles agrégés  $\psi_p$  et  $\psi_{n-p}$ . ■

Le point intéressant est cependant la réciproque de cette proposition, qui reste pour le moment en suspens.

**Agrégation temporelle.** L'agrégation est parfois utilisée avec une autre acception que celle qui vient d'être présentée : il s'agit d'agrégation temporelle pour des systèmes dont la dynamique est la superposition d'une dynamique lente et d'une dynamique rapide (Auger, 1992 ; Auger & Faivre, 1992). Considérons par exemple une metapopulation constituée de deux populations d'effectifs  $N_1$  et  $N_2$ , dont l'évolution est gouvernée par un système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = b(N_1, N_2) + \varepsilon a_1(N_1) \\ \frac{dN_2}{dt} = -b(N_1, N_2) + \varepsilon a_2(N_2) \end{cases} \quad (\text{A.6})$$

où  $b$  représente les migrations entre les deux populations,  $a_1$  et  $a_2$  représentent les évolutions intrinsèques à l'intérieur de chacune des deux populations, et  $\varepsilon$  est une constante très petite. Comme  $\varepsilon \ll 1$ , la dynamique de migration est rapide alors que les dynamiques intrinsèques sont lentes.

Si on néglige dans un premier temps la dynamique lente (en posant  $\varepsilon = 0$ ), on observe d'une part que l'effectif total  $N = N_1 + N_2$  reste constant, d'autre part que la dynamique de la metapopulation est définie par une seule équation différentielle :

$$\frac{dN_1}{dt} = b(N_1, N - N_1)$$

Si cette équation converge pour tout  $N$  vers un point fixe  $n_1^\infty(N)$  et que la convergence est suffisamment rapide, alors le système initial (A.6) se ramène à une équation différentielle sur la variété  $\mathcal{G} : (n_1^\infty(N), N - n_1^\infty(N))$ , de la forme :

$$\frac{dN}{dt} = \frac{d(N_1 + N_2)}{dt} = \varepsilon [a_1 \circ n_1^\infty + a_2 \circ (\text{Id} - n_1^\infty)](N)$$

Il y a agrégation parce que l'on s'est ramené d'un espace des phases  $(N_1, N_2)$  de dimension 2 à une variété  $\mathcal{G}$  de dimension 1, en découplant la dynamique rapide de la dynamique lente.

La dynamique rapide peut également être vue comme une perturbation (d'ordre  $\varepsilon$ ) d'une agrégation parfaite  $N = N_1 + N_2$ .

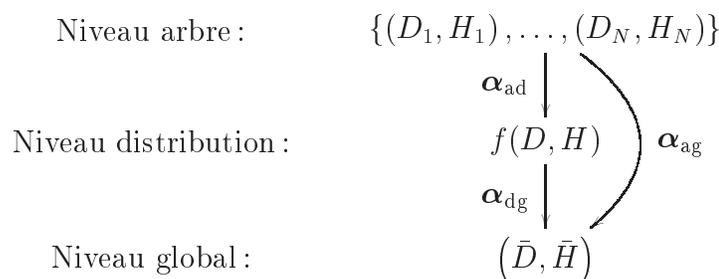
## A.2 Classification des modèles forestiers

### A.2.1 Niveaux de description d'un peuplement

Des classifications des modèles de dynamique forestière ont été proposées par divers auteurs (Bossel & Krieger, 1991 ; Dale *et al.*, 1985 ; Daniels & Burkhart, 1988 ; Gourlet-Fleury & Montpied, 1995 ; Hara, 1988 ; Houllier, 1986, 1995 ; Vanclay, 1994). La plupart s'appuie sur la classification de Munro (1974), qui est basée sur le niveau de description du peuplement. L'avantage de cette classification est qu'elle s'insère naturellement dans le cadre de la théorie de l'agrégation, chaque niveau de description correspondant à un niveau d'agrégation. On distingue ainsi :

- le niveau arbre, où chaque individu est décrit par un ensemble de variables telles que son diamètre  $D$ , sa hauteur  $H$ , etc. Le peuplement est décrit par une collection  $\{(D_1, H_1), \dots, (D_N, H_N)\}$  de ces variables, où  $N$  est le nombre d'individus dans le peuplement ;
- le niveau distribution, où les variables individuelles sont résumées par leur distribution. Le peuplement peut être décrit de façon continue par une densité de distribution  $f(x, y)$  telle que  $f(x, y) dx dy$  est le nombre d'arbres du peuplement dont le diamètre vaut  $x$  à  $dx$  près et la hauteur  $y$  à  $dy$  près, ou de façon discrète par une distribution  $N_{ij}$  en classes de diamètre et de hauteur, telle que  $N_{ij}$  est le nombre d'arbres du peuplement dans la  $i^e$  classe de diamètre et la  $j^e$  classe de hauteur ;
- le niveau global, où le peuplement est décrit par un arbre moyen  $(\bar{D}, \bar{H})$  et l'effectif  $N$  d'arbres.

Ces différents niveaux communiquent par des opérateurs d'agrégation :



où  $\alpha_{\text{ad}}$  est l'opérateur d'agrégation qui à un échantillon associe une estimation de sa densité de distribution,  $\alpha_{\text{dg}}$  est l'opérateur qui à une distribution

associe son moment d'ordre 1, et  $\alpha_{\text{ag}}$  est l'opérateur qui à un échantillon associe sa moyenne empirique :

$$\begin{aligned}\alpha_{\text{ad}}(\{(D_1, H_1), \dots, (D_N, H_N)\}) &= (\text{Card}\{(D_i, H_i) : D_i \in \mathcal{D}_k, H_i \in \mathcal{H}_l\})_{kl} \\ \alpha_{\text{dg}}(f) &= \left( \int x f(x, y) dx dy, \int y f(x, y) dx dy \right) \\ \alpha_{\text{ag}}(\{(D_1, H_1), \dots, (D_N, H_N)\}) &= \left( \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N D_i, \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N H_i \right)\end{aligned}$$

où  $\mathcal{D}_k$  et  $\mathcal{H}_l$  désignent respectivement la  $k^{\text{e}}$  classe de diamètre et la  $l^{\text{e}}$  classe de hauteur. On peut vérifier qu'à chaque état d'un niveau de description, il existe plusieurs états du niveau inférieur qui lui correspondent par  $\alpha$ , de sorte que l'agrégation correspond à une dégradation de l'information.

## A.2.2 Types d'interaction entre arbres

La manière dont les interactions entre arbres sont modélisées permet également de distinguer différentes catégories de modèles (Czárán & Bartha, 1992). Modéliser les interactions entre arbres nécessite d'abord de définir un voisinage  $\vartheta$  comme l'ensemble des arbres qui interagissent avec l'arbre sujet. L'effet des interactions est ensuite typiquement quantifié par une variable de compétition  $L$  qui dépend de l'état de l'arbre et de son voisinage  $\vartheta$ . Par état de l'arbre, on entend :

- son état  $(D, H)$  lorsque le peuplement est décrit au niveau de l'arbre ;
- la variable  $(x, y)$  ou les classes  $(\mathcal{D}_k, \mathcal{H}_l)$  lorsque le peuplement est décrit par une distribution ;
- l'état moyen  $(\bar{D}, \bar{H})$  lorsque le peuplement est décrit au niveau global.

La façon dont est décrit le voisinage  $\vartheta$  offre une deuxième clé de classification des modèles, qui est transversale à la première. Dans Franc *et al.* (1999a), la classification des interactions est basée sur le niveau de description des arbres de  $\vartheta$ . Comme  $\vartheta$  est un sous-ensemble du peuplement, il peut en effet être décrit à son tour :

- au niveau de l'arbre,
- au niveau de la distribution,
- au niveau global,

en tenant compte du fait que le niveau de description du voisinage  $\vartheta$  ne peut pas être plus détaillé que celui du peuplement.

Dans la plupart des classifications cependant, dont celle de Munro (1974), les interactions sont classées plus simplement selon qu'elles dépendent ou non des distances, c'est-à-dire selon ou non que les coordonnées spatiales des arbres font partie de l'espace des phases et que la définition du voisinage  $\vartheta$  reposent sur elles. On suppose alors implicitement que le niveau de description des arbres dans le voisinage  $\vartheta$  est le même que le niveau de description des arbres dans le peuplement, ce qui est généralement le cas pour les modèles rencontrés dans la littérature. On s'en tiendra à cette classification.

### A.2.3 Classification

La classification des modèles de dynamique forestière que nous utilisons dans ce travail est résumée dans le tableau A.1. L'absence d'interaction signifie que l'évolution de l'état d'un arbre n'est fonction que de son état. Cette classification peut être étendue aux modèles écologiques en général, en parlant d'individus plutôt que d'arbres (Franc *et al.*, 1999a).

TAB. A.1: *Classification des modèles de dynamique forestière.*

		Interactions		
		dépendantes des distances	indépendantes des distances	absentes
Niveau de description du peuplement	arbre	modèle arbre dépendant des distances	modèle arbre indépendant des distances	modèle arbre sans interactions
	distribution	modèle de distribution dépendant des distances	modèle de distribution indépendant des distances	modèle de distribution sans interactions
	global	-	modèle de peuplement	modèle de peuplement

Bien que cela ne soit pas mis en relief dans le tableau A.1, la notion d'interaction n'est pas exactement la même pour les modèles arbre et pour les modèles de distribution. Dans le premier cas les interactions sont des interactions entre individus. Dans le second cas les arbres ne sont pas identifiables et les interactions sont plutôt des interactions entre populations.

Plus précisément, dans le cas d'un modèle de distribution indépendant des distances, les interactions peuvent s'interpréter comme l'interaction entre un

arbre (non identifié) et d'autres arbres (non identifiés) de la même population, ou comme l'interaction entre la population et elle-même. Dans le cas d'un modèle de distribution dépendant des distances, deux situations peuvent être distinguées :

- lorsque la distribution dépend de variables d'espace et décrit, en chaque point, une population locale, les interactions représentent des interactions *entre* populations (ou encore les interactions entre un arbre, non identifié, d'une population et d'autres arbres, non identifiés, d'une population voisine) ;
- lorsque la distribution dépend d'un terme supplémentaire qui décrit la structure spatiale du peuplement (modèle de distribution dépendant implicitement des distances), les interactions représentent les interactions à l'intérieur d'une même population structurée spatialement.

Nous reviendrons plus en détail sur cette distinction page 255.

## A.3 Exemples de modèles

Cette partie vise à illustrer la classification établie au paragraphe précédent en donnant quelques exemples de chacune des catégories établies dans le tableau A.1, par ordre croissant de niveau de détail.

### A.3.1 Modèles de peuplement

Une revue de ces modèles est présentée dans Vanclay (1994). Des exemples en sont fournis par Dhôte (1996) ; Moser (1972) ; Sterba & Monserud (1993). Le peuplement est généralement décrit par sa surface terrière totale  $B$  ou le volume de bois total  $V$ . Ces grandeurs extensives synthétisent l'état de l'arbre moyen ( $\bar{B}$  ou  $\bar{V}$ ) et l'effectif d'arbres dans le peuplement ( $B = N\bar{B}$ ). Ces modèles sont en fait des tables de production ou de croissance, selon que le modèle prédit l'état du peuplement ( $B$  ou  $V$ ) ou son accroissement ( $\Delta B$  ou  $\Delta V$ ).

Dans le cas des modèles de peuplement, la distinction entre présence ou absence d'interactions n'a pas lieu d'être puisqu'il y a confusion entre l'état d'un arbre et l'état du peuplement. Une relation de croissance du type :  $\Delta\bar{B} = f(\bar{B})$  peut ainsi s'interpréter comme l'absence d'interactions puisque l'évolution de l'état de l'arbre moyen ne dépend que de cet état, et peut simultanément s'interpréter comme la présence d'interactions indépendantes des distances puisque l'évolution de l'état de l'arbre moyen dépend de l'état du peuplement.

Les modèles de peuplement supposent que tous les arbres sont assimilables à l'arbre moyen. Ce sont donc des résumés pertinents de la dynamique forestière pour des peuplements monospécifiques équiennes, tels que des plantations ou bon nombre de forêts monospécifiques gérées en Europe. Ils peuvent être utile également pour estimer en première approximation la productivité des formations forestières sèches sous les tropiques, où l'exploitation du bois de chauffe remet régulièrement à zéro l'âge du peuplement (FAO, 1984). Ces modèles sont en revanche inadapté pour décrire la dynamique des forêts tropicales humides, où la diversité spécifique est forte et la structure du peuplement fortement hiérarchisée.

### A.3.2 Modèles de distribution

Une revue de ces modèles figure dans Derouet (1994). Il convient de distinguer quatre sous-ensembles au sein de cette catégorie de modèles selon d'une part que la distribution est décrite de façon continue par une densité de distribution ou de façon discrète par des effectifs par classes, et selon d'autre part que le modèle fonctionne en temps continu ou discret.

#### Distribution discrète

La variable qui sert à la discrétisation en classes est typiquement l'une des variables suivantes :

- le diamètre : le peuplement est alors décrit par un vecteur  $\mathbf{N} = [N_1 \cdots N_P]'$  où  $N_i$  est l'effectif dans la  $i^{\text{e}}$  classe de diamètre et  $P$  le nombre de classes de diamètre ;
- la hauteur : on parle alors de *modèle de strates* (Bossel & Krieger, 1991, p.40 ; Houllier, 1995, p.277), mais le principe reste le même que pour les classes de diamètres ;
- l'espèce ou de l'appartenance à un groupe d'espèce : on obtient des *modèles de succession* végétale. Le peuplement est toujours décrit par un vecteur  $\mathbf{N} = [N_1 \cdots N_P]'$ , mais  $N_i$  représente à présent la proportion d'arbres du peuplement appartenant à la  $i^{\text{e}}$  espèce ( $\sum N_i = 1$ ) et  $P$  le nombre d'espèces présentes, ou bien  $N_i$  représente la fraction du peuplement occupée par le  $i^{\text{e}}$  groupe d'espèce (caractéristique d'un type de structure du peuplement) et  $P$  le nombre de groupes d'espèces.

Dans Alvarez-Buylla & García-Barrios (1991) la population modélisée est l'ensemble des graines de *Cecropia obtusifolia* dans une forêt tropicale

humide : le vecteur d'état  $\mathbf{N} = [N_1 \cdots N_P]'$  donne le nombre de graines dans  $P$  types de structures forestières (grand chablis, petit chablis, forêt secondaire, etc.).

Des méthodes pour découper une variable continue en classes sont décrites dans Favrichon (1995, annexe 4) et Bergonzini & Houde (1996). Une méthode de découpage d'un peuplement en états discrets correspondant à des cortèges floristiques est décrite dans Moore & Noble (1993). On distingue à présent les modèles qui fonctionnent en temps discrets de ceux qui fonctionnent en temps continu.

**Distribution discrète et temps discret.** Pour les modèles en classe de diamètre, la dynamique est alors modélisée par une relation matricielle :

$$\mathbf{N}(t + 1) = A\mathbf{N}(t) + \mathbf{R}$$

où  $\mathbf{R}$  est le vecteur recrutement qui indique l'effectif recruté dans chaque classe de diamètre et  $A$  est une matrice de passage, dite *matrice de Usher*, dont les coefficients s'interprètent comme des probabilités de survivre en restant dans la même classe ou en passant dans une classe supérieure. La matrice  $A$  est l'équivalent pour des classes de taille de la matrice de Leslie pour des classes d'âge (van Groenendael *et al.*, 1988). C'est pourquoi ces modèles sont parfois appelés modèles démographiques (Houllier, 1995).

Lorsque les coefficients de la matrice de Usher sont constants ou évoluent indépendamment de l'état du peuplement (pour traduire la variabilité environnementale telle que les fluctuations climatiques), on obtient un modèle de distribution sans interactions. Une revue de ce type de modèles figure dans Favrichon (1995, p.72) ; Alvarez-Buylla & García-Barrios (1993) et comme exemples on peut citer Houllier (1986) ; Lorimer & Frelich (1984). Lorsque les coefficients de la matrice de Usher dépendent de  $\mathbf{N}$ , on obtient un modèle de distribution avec interactions indépendantes des distances. On parle également dans ce cas de modèle *densité-dépendant*. Une revue de ces modèles est présentée dans Favrichon (1998b) et comme exemple on peut citer Favrichon (1995).

Des interactions dépendantes des distances sont obtenues lorsque plusieurs peuplements sont disposés dans l'espace et que chacun d'entre eux évolue selon un modèle de Usher avec un terme supplémentaire de diffusion *inter* peuplements. Un tel modèle est étudié par exemple par Croc (1994). Dans un tel modèle de Usher spatialisé, les interactions dépendantes des distances ne représentent pas tant des interactions entre arbres que des flux de migration entre peuplements : on rejoint alors le concept de métapopulation (Alvarez-Buylla & García-Barrios, 1993 ; Kareiva & Wennergren, 1995 ; Malanson & Armstrong, 1996).

Comme exemple de modèle de strates en temps discret, on peut citer le modèle FLAM de Fulton (1991) ou DISCFORM de Lischke *et al.* (1998). Ce sont des modèles avec interactions indépendantes des distances qui fonctionnent sur le même principe que les modèles en classes de diamètre densité-dépendants.

Lorsque le découpage se fait selon l'espèce ou des groupes d'espèces, la dynamique est modélisée par une relation matricielle :

$$\mathbf{N}(t+1) = A\mathbf{N}(t) \quad (\text{A.7})$$

où  $A$  est à présent une matrice markovienne (la somme des coefficients sur une colonne vaut 1), dont les coefficients s'interprètent comme la probabilité qu'un arbre d'une espèce donnée soit remplacé à sa mort par un arbre d'une autre espèce, ou bien comme la probabilité qu'une portion du terrain occupée par une association végétale soit remplacé au cours de la succession par une autre association végétale.

Des exemples de tels modèles sont donnés par Horn (1975b,a) (découpage selon l'espèce) ou Horn *et al.* (1989) ; Usher (1981) (découpage en groupes d'espèces). Dans Acevedo *et al.* (1995, 1996), le découpage se fait également selon des groupes d'espèces, mais des temps d'attente dans chacun des états sont introduits de sorte que le modèle obtenu est semi-markovien. Dans tous ces exemples les coefficients de la matrice  $A$  sont constants, ce qui en fait des modèles de distribution sans interactions.

Le point commun aux modèles de distribution discrète en temps discret (excepté les modèles densité dépendants et les modèles semi-markoviens) est qu'ils peuvent être traités comme des chaînes de Markov (une matrice de Usher est une matrice markovienne si on rajoute l'état absorbant « mort »). Cet aspect est davantage développé dans Houllier (1986) ; Franc *et al.* (1999a), et discuté par van Hulst (1980) qui remet en cause l'hypothèse markovienne que contredit les causes historiques de la dynamique.

**Distribution discrète et temps continu.** Les modèles de distribution discrète en temps discret peuvent être reformulés en temps continu. Par exemple Horn (1975b) présente un modèle équivalent à (A.7) en temps continu : le peuplement est décrit par le même vecteur  $\mathbf{N} = [N_1 \cdots N_P]'$ , mais sa dynamique est à présent modélisée par une équation différentielle :

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = -m\mathbf{N} + mA\mathbf{N}$$

où  $m$  est le taux de mortalité. Si  $\Delta t = 1/m$  représente une unité de temps petite au regard de la vitesse d'évolution de  $\mathbf{N}$ , on peut en effet écrire :

$$\mathbf{N}(t + \Delta t) \simeq \mathbf{N}(t) + \frac{d\mathbf{N}}{dt} \Delta t = \mathbf{N}(t) + \frac{1}{m} (-m\mathbf{N}(t) + mA\mathbf{N}(t))$$

ce qui redonne bien l'équation (A.7). D'autres exemples de modèle de distribution discrète en temps continu sont fournis par Shugart *et al.* (1973); van Hulst (1979); Weinstein & Shugart (1983) pour décrire la succession végétale de groupes fonctionnels d'espèces.

### Distribution continue et temps continu

Le peuplement est à présent décrit par une densité de distribution. Le plus souvent il s'agit d'une distribution diamétrique  $f$  telle que  $f(t, x) dx$  est le nombre d'arbres du peuplement dont le diamètre est compris entre  $x$  et  $x + dx$  au temps  $t$ . En temps continu la dynamique est résumée le plus souvent par une EDP de Fokker-Planck :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (\mathbf{a}^2 f) - \frac{\partial}{\partial x} (a f) - m f \quad (\text{A.8})$$

où  $m$  est le taux de mortalité,  $a$  la vitesse de croissance en diamètre, et  $\mathbf{a}$  représente la variabilité des vitesses de croissance en diamètre (cf. § A.6.5 et chapitre 3, § 3.4.4, p.165). Le terme de mortalité provoque une décroissance de la densité, le terme en  $a$  un transport de la densité, et le terme en  $\mathbf{a}^2$  une diffusion de la densité. Lorsque  $\mathbf{a} = 0$ , on est ramené à une équation de transport avec puits.

Le point important est que l'équation de Fokker-Planck (A.8) traduit de façon différentielle un processus de Markov à états continus, de la même manière que l'équation (A.7) traduit un processus de Markov à états discrets. La forme non différentielle de l'équation de Fokker-Planck est l'équation de Chapman-Kolmogorov, et l'équation de Fokker-Planck peut encore être vue comme la forme que prend l'équation maîtresse d'un processus de Markov continu (au sens de la condition de continuité de Lindeberg). Ce point est explicité dans Franc (1998b); Franc *et al.* (1999a); Gardiner (1985).

**Absence d'interactions.** Lorsque les coefficients  $\mathbf{a}$ ,  $a$  et  $m$  ne dépendent pas de la distribution  $f$ , on obtient un modèle de distribution sans interactions. Par exemple Suzuki & Umemura (1974) présentent un modèle de distribution de la forme (A.8) avec :

$$\begin{aligned} \mathbf{a}(t) &\propto \exp(-kt) \\ a(t) &\propto \exp(-kt) \\ m &= \text{cste} \end{aligned}$$

où  $k$  est une constante. Un autre exemple est fourni par Hara & Wyszomirski (1994). D'autres exemples encore sont cités par Houllier (1986, p.208; 1995).

Ce genre de modèle de la dynamique forestière se rencontre également de façon implicite dans les plans d'aménagement, lorsque l'on suppose une vitesse de croissance constante et un taux de mortalité constant. Par exemple dans le plan d'aménagement de Dimako (Durrieu de Madron *et al.*, 1998), on a  $\mathbf{a} = 0$ ,  $a = 5 \text{ mm.an}^{-1}$  pour le sapelli et  $m = 0,01 \text{ an}^{-1}$ . Si l'on suppose de plus que le recrutement (qui se traduit par une condition aux limites) est constant, alors la distribution diamétrique stationnaire est une distribution exponentielle de paramètre  $m/a = 0,02 \text{ cm}^{-1}$ .

**Interactions indépendantes des distances.** Lorsque les coefficients  $\mathbf{a}$ ,  $a$  et  $m$  dépendent de la distribution  $f$ , on obtient un modèle de distribution avec interactions indépendantes des distances. Par exemple Kohyama (1989, 1991) présente des modèles de la forme (A.8) où  $\mathbf{a}$ ,  $a$  et  $m$  sont reliés empiriquement à :

$$B(x) = \frac{\pi}{4} \int_x^{+\infty} u^2 f(u) du$$

La variable d'interaction  $B(x)$  représente la surface terrière des arbres de diamètre supérieur à  $x$  et résume la compétition pour la lumière subie par un arbre de diamètre  $x$ .

Un modèle semblable a été développé par Yokozawa & Hara (1992), la variable distribuée étant la masse des arbres plutôt que leur diamètre.

Comme exemple de modèle de distribution continue *sur les hauteurs*, on peut citer le modèle de Pacala & Deutschman (1995) qui s'écrit toujours sous la forme (A.8) avec :  $f$  = densité de distribution des hauteurs,  $\mathbf{a} = 0$ , et  $a$  et  $m$  sont des fonctions (relativement complexes !) de la hauteur  $x$  et de la variable d'interaction :

$$B^\bullet(x) = \int_x^{+\infty} \pi \varphi(x, u)^2 f(u) du \quad (\text{A.9})$$

avec :

$$\begin{aligned} \varphi(x, u) &= \begin{cases} \sqrt{\alpha_1 \varphi^*(u) (u - x) + \varphi^*(u)^2} & \text{si } \alpha_2 u < x \\ \sqrt{\alpha_1 (1 - \alpha_2) \varphi^*(u) u + \varphi^*(u)^2} & \text{si } \alpha_2 u \geq x \end{cases} \quad (\text{A.10}) \\ \varphi^*(u) &= \alpha_3 \log\left(1 - \frac{u}{\alpha_4}\right) \end{aligned}$$

où  $\alpha_1$  à  $\alpha_4$  sont des paramètres constants. Le rôle joué par la variable d'interaction  $B^\bullet$  dans le modèle de Pacala & Deutschman (1995) est identique à celui joué par  $B$  dans les modèles de Kohyama (1989, 1991) :  $B^\bullet(x)$  quantifie la compétition pour la lumière subie par un arbre de hauteur  $x$ . La forme relativement complexe de  $B^\bullet$  découle d'un modèle de transfert radiatif à travers la canopée (qui est le modèle de transfert radiatif utilisé par le modèle arbre dépendant des distances SORTIE).

**Interactions dépendantes des distances.** Pour envisager des interactions dépendantes des distances, il faut que les coordonnées spatiales fassent partie de l'espace des phases. L'approche la plus immédiate consisterait à décrire le peuplement par une densité de distribution  $f(x, \mathbf{q})$ , où  $x$  est un diamètre et  $\mathbf{q}$  une position dans le plan, telle que  $f(x, \mathbf{q}) dx d\mathbf{q}$  est le nombre d'arbres de diamètre  $x$  (à  $dx$  près) localisés en  $\mathbf{q}$  (à  $d\mathbf{q}$  près). À l'échelle d'une parcelle de quelques hectares, cette description n'est pas correcte : les arbres apparaissent alors comme des points, de sorte que  $f(x, \mathbf{q}) = 0$  presque partout et  $f(x, \mathbf{q}) \neq 0$  ponctuellement. Cette description serait correcte à l'échelle continentale : une surface élémentaire  $d\mathbf{q}$  représenterait alors une surface de quelques hectares, dont le peuplement pourrait être résumé par une distribution diamétrique.

À l'échelle d'une parcelle, l'approche correcte est la suivante : soit  $N(x, \mathbf{q}) dx d\mathbf{q}$  le nombre d'arbres de diamètre  $x$  (à  $dx$  près) localisés en  $\mathbf{q}$  (à  $d\mathbf{q}$  près) ;  $N$  doit être considéré comme une variable aléatoire définie par un processus ponctuel marqué de marque  $x$  (cf. annexe B pour la définition d'un processus ponctuel). On a alors :

$$\lambda(x, \mathbf{q}) = \mathbb{E}[N(x, \mathbf{q})] \quad (\text{A.11})$$

où l'espérance est calculée *par rapport à la loi de distribution du processus ponctuel*. En d'autres termes : le peuplement est considéré comme *une* réalisation d'un processus stochastique, et  $\lambda(x, \mathbf{q})$  est le nombre moyens d'arbres de diamètre  $x$  (à  $dx$  près) localisés en  $\mathbf{q}$  (à  $d\mathbf{q}$  près) que l'on observerait si on avait accès à *toutes* les réalisations possibles de ce processus stochastique. Ce point est également discuté dans le chapitre 3 (§ 3.4.4 p.166).

Lorsque le processus ponctuel est ergodique, cette moyenne sur l'ensemble des réalisations possibles du processus peut être remplacée par la moyenne spatiale sur *une* réalisation du processus.

Par exemple, Pacala & Deutschman (1995) présentent un modèle de distribution des hauteurs avec interactions dépendantes des distances défini de la même façon que leur modèle évoqué au paragraphe précédent, aux différences suivantes près :  $\lambda(x, \mathbf{q})$  est maintenant une densité par unité de hauteur et de surface ; la variable d'interaction  $B^\bullet$  est spatialisée et s'écrit :

$$B_{\text{spat}}^\bullet(x, \mathbf{q}) = \int_x^{+\infty} du \int_{\mathcal{D}(\mathbf{q}, \varphi(x, u))} \lambda(u, \mathbf{s}) d\mathbf{s} \quad (\text{A.12})$$

où  $\mathcal{D}(\mathbf{q}, \varphi(x, u))$  désigne le disque de rayon  $\varphi(x, u)$  (donné par l'équation A.10) centré sur  $\mathbf{q}$ . Si  $\lambda$  ne dépend pas des variables d'espace ( $\partial\lambda/\partial\mathbf{q} = \mathbf{0}$ ), l'équation (A.12) redonne bien (A.9) en remplaçant  $\lambda$  par  $f$ .

Lorsque le processus ponctuel est homogène spatialement, son intensité  $\lambda$  définie par l'équation (A.11) ne dépend plus des variables d'espace :

$$\lambda(x) = E[N(x, \mathbf{q})]$$

Si l'on s'en tient à l'intensité (c'est-à-dire le moment d'ordre 1) du processus, on retombe sur un modèle de distribution indépendant des distances. En revanche si on tient compte des moments d'ordre supérieur du processus, on obtient des modèles de distribution qui dépendent implicitement des variables d'espace. Le moment d'ordre 2 par exemple s'écrit :

$$c(x, x', \|\mathbf{q} - \mathbf{q}'\|) = E[N(x, \mathbf{q}) N(x', \mathbf{q}')] \quad (\text{A.13})$$

Les équations qui définissent la dynamique des moments d'un processus ponctuel dynamique (telles que  $\lambda$  ou  $c$ ) sont appelées *équations des moments*.

Il n'existe pas à notre connaissance de modèle forestier qui soit un modèle de distribution dépendant implicitement des distances *via* le moment d'ordre 2 d'un processus ponctuel. En revanche ce type de modèles a été construit pour des plantes par Bolker & Pacala (1997, 1999); Bolker *et al.* (1998); Dieckmann *et al.* (1997); Law & Dieckmann (1998); Levin & Pacala (1997); Pacala & Levin (1997). Le modèle de Bolker & Pacala (1997) est le plus simple car il ne prend en compte qu'une espèce avec pour seule variable d'état les coordonnées spatiales. La population de plantes est alors décrite par l'intensité  $\lambda$  d'un processus ponctuel univarié, qui est une fonction du temps seulement, et par son moment d'ordre 2, noté  $c(s)$ . Le modèle s'écrit sous la forme d'un système de deux équations différentielles :

$$\begin{aligned} \frac{d\lambda}{dt} &= \text{RED} \lambda \left( \frac{r - m}{\text{RED}} - \lambda \right) - \text{RED} \int_0^\infty (U_{\text{vois}} * U_{\text{disp}})(s) c(s) ds \\ \frac{1}{2} \frac{\partial c}{\partial t}(s) &= -mc(s) + (r - \text{RED} \lambda) [(U_{\text{disp}} * c)(s) + \lambda U_{\text{disp}}(s)] \\ &\quad - \text{RED} \lambda [(U_{\text{vois}} * c)(s) + \lambda U_{\text{vois}}(s)] \end{aligned}$$

où  $r$ ,  $m$ , RED sont des paramètres constants qui représentent respectivement la fertilité, le taux de mortalité, et un réducteur de la fertilité lié à la densité locale, et  $U_{\text{vois}}$  et  $U_{\text{disp}}$  sont des noyaux qui décrivent respectivement le voisinage d'une plante (utilisé pour estimer la densité locale) et la distance de dispersion des graines. Le symbole  $*$  désigne le produit de convolution. Si on néglige le moment d'ordre 2 du processus ( $c(s) = 0$ ), on obtient un modèle logistique de capacité de soutien  $(r - m) / \text{RED}$ . Les autres modèles cités prennent en compte plusieurs espèces (entre 2 et 4) : les variables d'état sont l'espèce et les coordonnées spatiales, ce qui revient à considérer des processus ponctuels multivariés.

### Distribution continue et temps discret

Considérons le cas à nouveau d'une distribution diamétrique. Connaissant l'accroissement diamétrique  $\Delta D$  entre un instant initial  $t_1$  et un instant final  $t_2$ , il est possible de projeter la distribution diamétrique au temps  $t_1$  (notée  $f_1$ ) en une distribution diamétrique au temps  $t_2$  (notée  $f_2$ ). L'accroissement diamétrique peut être connu :

– de façon déterministe :

$$\Delta D = \varphi(D) \quad (\text{A.14})$$

auquel cas le passage de  $f_1$  à  $f_2$  correspond à un simple changement de variable  $D_2 = D_1 + \varphi(D_1)$ , d'où (Saporta, 1990, p.24) :

$$f_2(x) = \frac{f_1[\xi^{-1}(x)]}{|\xi'[\xi^{-1}(x)]|} \quad (\text{A.15})$$

avec  $\xi = \text{Id} + \varphi$ . Lorsque  $\xi$  n'est pas bijective, cette formule peut être étendue en posant  $f_2 = \Pi f_1$  où  $\Pi$  est l'opérateur de Perron-Frobenius de carte  $\xi$  (Boyarsky & Góra, 1997, chap.4) ;

– de façon stochastique :

$$\Delta D = \varphi(D) + \varepsilon \quad \text{avec } \varepsilon \sim \text{loi de densité } l_\varepsilon \quad (\text{A.16})$$

auquel cas le passage de  $f_1$  à  $f_2$  s'obtient par application d'une formule de Bayes :

$$f_2(x) = \int l_\varepsilon[x - \xi(y)] f_1(y) dy \quad (\text{A.17})$$

avec à nouveau  $\xi = \text{Id} + \varphi$ .

On vérifie immédiatement qu'en remplaçant  $l_\varepsilon$  par une distribution de Dirac en zéro, la formule (A.17) redonne bien (A.15) (cf. aussi équation B.13 p.325). Lorsque l'on tient compte en plus de la mortalité *via* un taux  $m(D)$ , la formule (A.17) devient :

$$f_2(x) = \left\{ \int [1 - m(y)] f_1(y) dy \right\}^{-1} \int l_\varepsilon[x - \xi(y)] [1 - m(y)] f_1(y) dy \quad (\text{A.18})$$

et la formule pour la croissance déterministe s'obtient à nouveau en remplaçant  $l_\varepsilon$  par une distribution de Dirac en zéro dans l'équation (A.18).

Des exemples d'une telle approche sont fournis par Alder (1979) ; Nepal & Somers (1992). Ces articles reviennent en fait à proposer des algorithmes pour résoudre numériquement l'équation (A.15). Dans Nepal & Somers (1992), la

distribution diamétrique  $f_i$  ( $i = 1, 2$ ) est décrite par un vecteur  $(f_{i,j})_{j=1\dots P}$  tel que  $f_{i,j}(D_{j+1} - D_j)$  est le nombre d'individus de diamètre compris entre  $D_j$  et  $D_{j+1}$ , où les  $(D_j)_{j=1\dots P+1}$  sont les bornes *fixes* d'un découpage de l'espace des diamètres en classes. La relation (A.15) est alors approchée (lorsque  $|D_{j+1} - D_j| \rightarrow 0$ ) par :

$$f_{2,j} = \sum_{k=1}^P f_{1,k} \frac{\int_{[D_j, D_{j+1}[\cap[\xi(D_k), \xi(D_{k+1})[} dF_1}{\int_{[D_k, D_{k+1}[} dF_1} \quad (\text{A.19})$$

où  $F_1$  est la fonction de répartition associée à  $f_1$ . L'équation (A.19) peut encore être écrite sous la forme :

$$f_{2,j} = \sum_{\substack{k: D_j < \xi(D_{k+1}) \\ \text{et } D_{j+1} > \xi(D_k)}} f_{1,k} \frac{F_1[\min(D_{j+1}, \xi(D_{k+1}))] - F_1[\max(D_j, \xi(D_k))]}{F_1(D_{k+1}) - F_1(D_k)}$$

que l'on peut encore simplifier en remarquant que  $F_1(D_{k+1}) - F_1(D_k) = f_{1,k}(D_{k+1} - D_k)$ .

La méthode d'Alder (1979) est le pendant de celle de Nepal & Somers (1992) en discrétisant les distributions suivant des classes de quantile et non plus suivant des classes de diamètre : ce sont alors les bornes  $D_j$  qui varient alors que les  $f_{1,j} = f_{2,j}$  restent fixes. De plus Alder (1979) tient compte de la mortalité.

Plus généralement, tous les modèles de liste d'arbres (qui seront présentés au § A.5.3 p.297) peuvent être considérés comme des algorithmes permettant de résoudre l'équation (A.15).

## Conclusion sur les modèles de distribution

Les modèles de distribution se ramènent à quelques équations clés : équation matricielle (A.7) pour les distributions discrètes, et équation de Fokker-Planck (A.8) pour les distributions continues. En l'absence d'interactions, toutes deux traduisent la dynamique d'un processus de Markov.

Nous avons délibérément développé le cas des distributions continues, bien qu'en réalité ce type de modèles ait été très peu utilisé en foresterie. Deux approches essentiellement ont été suivies : l'une, développée par des chercheurs japonais (Hara, 1988 ; Hara & Wyszomirski, 1994 ; Kohyama, 1989, 1991 ; Suzuki & Umemura, 1974 ; Yokozawa & Hara, 1992), consiste à interpréter la dynamique forestière comme un processus de Markov continu, ce qui débouche sur l'équation de Fokker-Planck ; l'autre, développée principalement par l'équipe de Levin et Pacala à l'université de Princeton (Bolker & Pacala, 1997, 1999 ; Bolker *et al.*, 1998 ; Deutschman, 1996 ; Levin & Pacala, 1997 ;

Pacala & Deutschman, 1995 ; Pacala & Levin, 1997), consiste à interpréter la dynamique forestière comme la réalisation d'un processus ponctuel dynamique, ce qui débouche sur les équations des moments. Nous reviendrons sur cette deuxième approche au paragraphe A.6.6 (p.305).

Le plus souvent en écologie les modèles à base d'EDP sont introduits pour rendre compte de phénomènes spatiaux (modèles de réaction-diffusion : cf. Holmes *et al.*, 1994). Les phénomènes de transport ou de diffusion correspondent alors à du transport ou de la diffusion dans l'espace. Dans le cas des modèles forestiers, les variables ne sont plus les coordonnées spatiales mais le diamètre ou la hauteur : le transport correspond alors à la croissance et la diffusion à la variabilité des croissances individuelles.

### A.3.3 Modèles arbre

Nous passerons vite sur les modèles arbre, d'une part parce que plusieurs synthèses leur ont été consacrées (Dale *et al.*, 1985 ; Franc *et al.*, 1999a ; Gourlet-Fleury, 1997), d'autre part parce que nous présenterons en détail dans le prochain paragraphe les modèles de trouées qui sont une classe de modèles arbre. Il n'empêche que c'est vraisemblablement cette catégorie de modèles qui a donné lieu aux travaux les plus diversifiés.

Les modèles arbre tronçonnent généralement la dynamique forestière en trois compartiments : recrutement, croissance et mortalité. La distinction entre temps continu et temps discret n'est généralement pas faite, c'est-à-dire que que l'on assimile par exemple la vitesse de croissance en diamètre  $dD/dt$  à l'accroissement diamétrique par unité de temps  $\Delta D/\Delta t$ , où  $\Delta t$  est un pas de temps petit par rapport à la vitesse d'évolution des phénomènes modélisés (typiquement  $\Delta t$  va de 1 à 5 ans). Le recrutement et la mortalité sont le plus souvent modélisés en temps discret.

#### Modèle arbre sans interactions

L'évolution d'un individu n'est fonction que son propre état. L'équation de croissance, qui s'écrit ainsi :

$$\frac{dD}{dt} = a(D)$$

si le diamètre est la seule variable d'état, peut alors être intégrée en une *courbe de croissance*. Une revue des principales courbes de croissance figure dans Abidi (1991) ; Dale *et al.* (1985) ; Pavé (1994, p.122) ; Vanclay (1994, p.107-112 et 163-167) ; Zeide (1993). Les mêmes courbes de croissance sont

souvent utilisées dans les modèles de peuplement pour décrire la trajectoire de l'arbre moyen.

Par exemple, la courbe de croissance de Richards-Chapman (Dale *et al.*, 1985 ; Daniels & Burkhardt, 1988 ; Pienaar & Turnbull, 1973 ; Vanclay, 1994, p.108), qui généralise celle de von Bertalanffy, s'écrit sous sa forme différentielle :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 x^\beta - \alpha_2 x \quad (\text{A.20})$$

et sous sa forme intégrée (pour  $\beta < 1$ ) :

$$x(t) = \left[ \frac{\alpha_1}{\alpha_2} \left( 1 - e^{-\alpha_2(1-\beta)(t-t_0)} \right) \right]^{\frac{1}{1-\beta}}$$

Pour  $\beta = \frac{2}{3}$ , l'équation de croissance (A.20) est appelée équation de von Bertalanffy. Pour  $\beta = 2$  ( $\alpha_1 < 0$ ,  $\alpha_2 < 0$ ), elle est appelée fonction de croissance logistique<sup>1</sup> (voir Vanclay, 1994, p.162 pour une critique et Kolström, 1991 ; Lorimer & Frelich, 1984 pour des exemples d'utilisation) : elle se représente par une parabole dans l'espace  $(x, \frac{dx}{dt})$ , et  $\frac{dx}{dt}$  est une fonction logistique du temps  $t$ . Elle se résout en :

$$x(t) = \frac{\alpha_2}{\alpha_1 \left[ 1 - \left( 1 - \frac{\alpha_2}{\alpha_1 x_0} \right) e^{\alpha_2 t} \right]} \quad \text{avec } x = x_0 \text{ à } t = 0$$

L'équation de Richards-Chapman (A.20) s'interprète en considérant le taux de croissance comme la différence entre le taux d'anabolisme et le taux de catabolisme ; le taux d'anabolisme est supposé proportionnel à la surface foliaire de l'arbre, tandis que le taux de catabolisme est supposé proportionnel à sa biomasse vivante. Une relation allométrique entre la surface foliaire et la biomasse permet d'aboutir à (A.20) avec  $x = W$ . Si  $x$  suit une loi de croissance de Richards-Chapman, toute grandeur reliée à  $x$  par une relation d'allométrie (A.30) suit également une loi de croissance de Richards-Chapman. L'hypothèse d'une relation allométrique entre la masse foliaire et le diamètre, et entre le diamètre et le volume permet donc d'écrire (A.20) avec  $x = D$  ou  $x = V$  (Pienaar & Turnbull, 1973 ; Vanclay, 1994, p.109).

La croissance peut aussi être modélisée de façon stochastique, auquel cas s'ajoute à la fonction de croissance  $a$  un terme stochastique qui s'interprète

---

1. Cette fonction de croissance est utilisée en dynamique des populations sous la forme :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$$

$N$  est l'effectif de la population,  $r$  son taux de reproduction maximal,  $K$  la capacité de soutien.

comme la différentielle au sens d'Ito d'un processus temporel stochastique. Nous reviendrons sur ce point au paragraphe A.6.5. Un exemple est fourni par García (1983).

### Modèle arbre indépendant des distances

La croissance d'un arbre dépend à présent de son état et de l'état de l'ensemble du peuplement, c'est-à-dire que le voisinage  $\vartheta$  d'un arbre est le peuplement tout entier. Les interactions entre un arbre et le reste des arbres sont résumées par une variable, appelée *indice de compétition*, que l'on note  $L$ . Une revue sur les indices de compétition indépendants des distances figure dans Biging & Dobbertin (1995); Gourlet-Fleury (1992); Ottorini (1978). La fonction de croissance s'écrit de manière générale, si le diamètre est la seule variable d'état :

$$\frac{dD}{dt} = a(D, L, \Theta(t))$$

où  $\Theta$  désigne un ensemble de variables exogènes à la dynamique forestière, qui peuvent être identiques pour l'ensemble des arbres du peuplement et fonction du temps (par exemple les précipitations, la température...), ou variables d'un individu à l'autre et constant dans le temps (par exemple l'exposition sur un versant de montagne), etc.

En l'absence de compétition, l'indice de compétition prend une valeur caractéristique  $L_0$  et on appelle *croissance libre* ou *potentiel* la valeur que prend alors la fonction de croissance:  $a_{\text{pot}}(D, \Theta(t)) = a(D, L_0, \Theta(t))$ . On peut distinguer la façon dont l'indice de compétition influence la croissance: on parle de modèle à réducteur additif (respectivement multiplicatif) lorsqu'il existe une fonction RED telle que:  $a(D, L, \Theta(t)) = a_{\text{pot}}(D, \Theta(t)) + \text{RED}(L)$  avec  $\text{RED}(L_0) = 0$  (respectivement:  $a(D, L, \Theta(t)) = a_{\text{pot}}(D, \Theta(t)) \times \text{RED}(L)$  avec  $\text{RED}(L_0) = 1$ ).

Les modèles peuvent être classés également selon la façon dont est établie la fonction de croissance: on distingue des modèles *empiriques* lorsque  $a$  est construite par ajustement statistique à un jeu de données, et des modèles *fonctionnels* lorsque  $a$  est choisie parmi une famille paramétrique de courbes de croissance (Bruce & Wensel, 1988). Les premiers sont précis et peu généraux, à l'inverse des seconds.

Les modèles arbre indépendant des distances sont passés en revue dans Gourlet-Fleury (1997). À titre d'exemple, on peut citer les modèles PROGNOSIS (Wykoff *et al.*, 1982) et STEMS (Fairweather, 1988; Gertner, 1987). La famille des modèles de trouées se rattache également à cette catégorie de modèles; elle sera présentée en détail dans le prochain paragraphe.

## Modèle arbre dépendant des distances

Les modèles arbre dépendant des distances fonctionnent sur le même principe que les modèles arbre indépendants des distances, sauf que les coordonnées spatiales des arbres font partie de l'espace des phases et que l'indice de compétition  $L$  en dépend explicitement. Une revue sur les indices de compétition dépendant des distances figure dans Biging & Dobbertin (1992); Daniels *et al.* (1986); Gourlet-Fleury (1992); Hamilton (1969); Hatch *et al.* (1975); Ottorini (1978); Tomé & Burkhart (1989). Les principaux modèles arbre dépendants des distances sont recensés dans Gourlet-Fleury (1997). À titre d'exemple on peut citer les modèles SORTIE (Deutschman, 1996; Levin *et al.*, 1997; Pacala & Deutschman, 1995; Pacala *et al.*, 1996), FOREST (Ek & Monserud, 1974) ou le modèle de Courbaud (1995; Courbaud *et al.*, 1993, 1997) en forêt tempérée, et les modèles de Gourlet-Fleury (1997) et de Moravie (1997; Moravie *et al.*, 1997) en forêt tropicale humide.

## A.4 Les modèles de trouées

Nous détaillons dans cette partie le cas des modèles de trouées (« gap models » en anglais), qui ont été le point de départ de ce travail. Plusieurs synthèses sur les modèles de trouées ont déjà été faites (Botkin, 1993; Chertov *et al.*, 1999; Liu & Ashton, 1995; Moravie, 1995; Shugart, 1984; Shugart *et al.*, 1992). Nous tâcherons de souligner ici l'originalité de la prise en compte des interactions entre arbres, qui est intermédiaire entre celle des modèles arbre dépendants des distances et celle des modèle arbre indépendants des distances.

### A.4.1 Définition

La famille des modèles de trouées regroupe des modèles qui, autour d'un noyau commun, possèdent des caractéristiques assez diverses. Les modèles de trouées *stricto sensu* correspondent aux modèles JABOWA de Botkin *et al.* (1972), FORET de Shugart & West (1977) et FORSKA de Prentice *et al.* (1993), auxquels s'ajoutent leurs clones respectifs. Sorti de ce cercle, les modèles pourront ou non être considérés comme modèle de trouées selon les critères distinctifs retenus. Par exemple Liu & Ashton (1995) considèrent le modèle SORTIE comme un modèle de trouées alors qu'à notre sens il s'agit typique-

ment d'un modèle arbre dépendant des distances. Nous nous en tiendrons à la définition suivante :

- un modèle de trouées est un modèle arbre dont les variables d'état comprennent au moins : le diamètre  $D$ , la hauteur  $H$ , la surface foliaire  $La$  et l'appartenance à une placette  $\vartheta$  (mais les coordonnées spatiales explicites à l'intérieur de la placette ne sont pas connues) ;
- dont la fonction de croissance est de la forme potentiel  $\times$  réducteur, avec un potentiel qui a une forme fonctionnelle inspirée des bilans catabolisme / anabolisme ;
- et dont les interactions entre arbres sont résumées principalement par une variable de compétition indépendantes des distances LAI qui traduit la compétition pour la lumière, et qui est définie par :

$$\text{LAI}(z) = \frac{1}{\nu(\vartheta)} \int_z^{+\infty} \sum_{i \in \vartheta} s_i(h) dh \quad (\text{A.21})$$

où  $\nu(\vartheta)$  est la surface de la placette  $\vartheta$  et  $s_i$  est la distribution verticale du feuillage de l'arbre  $i$  (telle que  $\int_0^\infty s_i = La$ ).

Le peuplement est ainsi partitionné en un pavage de placettes, que l'on appelle aussi *trouées* (« gaps »). À l'intérieur d'une placette, le modèle se ramène à un modèle arbre indépendant des distances. Un modèle de trouées est ainsi un modèle arbre indépendant des distances à l'échelle de la placette, et potentiellement dépendant des distances à l'échelle du peuplement si des interactions dépendants des distances sont définies entre placettes. C'est l'introduction de l'échelle de la placette, intermédiaire entre l'arbre et le peuplement, à laquelle les interactions entre arbres sont supposées homogènes, qui fait l'intérêt des modèles de trouées.

#### A.4.2 Les idées biologiques sur lesquelles reposent les modèles de trouées

Les deux hypothèses biologiques principales sur lesquelles reposent les modèles de trouées sont :

1. la forêt peut être décomposée en une mosaïque de placettes qui ont une dynamique propre ;

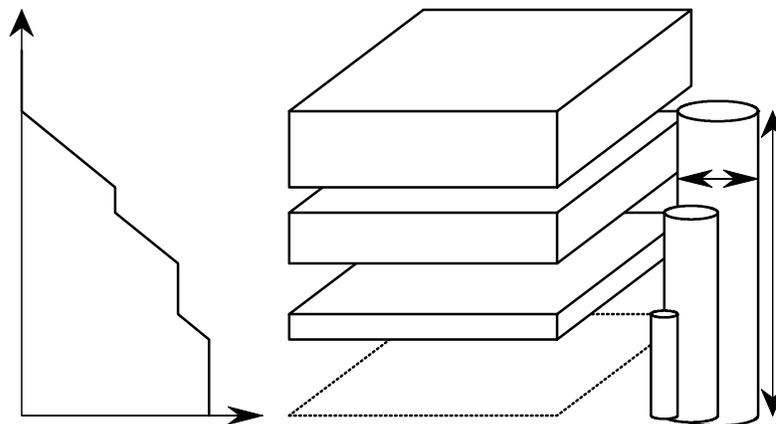


FIG. A.2: *Représentation des arbres dans un modèle de trouées : les arbres ne sont pas positionnés sur la placette et leur feuillage est réparti de façon uniforme horizontalement. La surface foliaire totale divisée par la surface de la placette est l'indice foliaire, noté  $I_F$ .*

2. à l'intérieur d'une placette, la dynamique est déterminée par la variable LAI (équation A.21) qui représente la contribution à l'indice foliaire de la placette de la surface foliaire située au-dessus de la hauteur  $H$  (figure A.2).

La deuxième hypothèse revient à considérer le feuillage comme un milieu continu et homogène horizontalement, et dont la distribution verticale est décrite par le profil de la variable LAI. La description au niveau arbre de la placette ne joue ici aucun rôle : la placette pourrait être décrite par une distribution continue  $f_{\vartheta}$  de la surface foliaire, auquel cas l'expression de LAI deviendrait :

$$\text{LAI}(z) = \frac{1}{\nu(\vartheta)} \int_z^{+\infty} f_{\vartheta}(u) du \quad (\text{A.22})$$

L'équation (A.21) n'est que la version discrétisée de (A.22). Une fois ce modèle assez simple de la canopée établi, il n'y a plus qu'une étape pour calculer l'atténuation de la lumière à travers le feuillage, et donc la quantité de lumière que reçoit un individu.

La première hypothèse correspond à un modèle qualitatif de la dynamique forestière, qui est décrit par exemple dans Brokaw & Scheiner (1989) ; Favrichon (1995, p.18) ; Hallé *et al.* (1978, p.375-382) ; Kienast & Kuhn (1989) ; Lorimer (1989) ; Riéra *et al.* (1990) ; Riéra (1995) ; Riéra *et al.* (1998), et synthétisé dans Mortier (1990, p.16-22) : schématiquement, la mort d'un arbre dominant provoque une ouverture dans la canopée, qui déclenche les pro-

cessus de régénération. Puis vient une phase de croissance et de fermeture du couvert, jusqu'à ce qu'un individu s'installe dans la canopée et domine les autres arbres. La mort de cet individu relance le cycle à son point de départ. Ce cycle sylvigénétique se déroule sur une placette, qui correspond donc à l'aire d'influence (l'*écotope* décrit dans Hallé *et al.*, 1978) d'un arbre dominant. La juxtaposition spatiale de ces placettes (les *éco-unités* de Koop, 1989), déphasées dans le cycle, crée la *mosaïque sylvatique* (figure A.3).

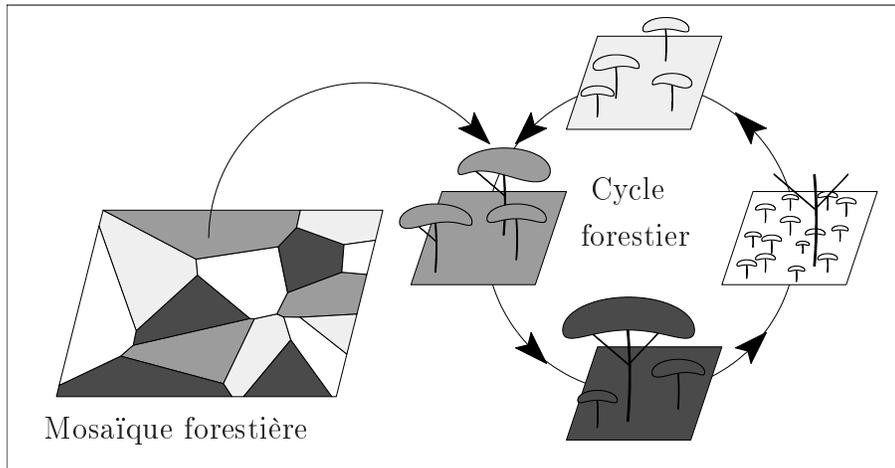


FIG. A.3: Décomposition d'un peuplement forestier en une mosaïque de cellules à différents stades d'un cycle forestier.

L'hypothèse selon laquelle la dynamique forestière peut être décrite en décomposant la forêt en une mosaïque de placettes à divers stades d'un cycle forestier est générale et peut s'appliquer à des peuplements forestiers naturels sous toutes les latitudes, de la forêt boréale à la forêt équatoriale (Whitmore, 1982). Elle revient à considérer la *trouée* comme le moteur de la dynamique forestière (Whitmore, 1989). Les modèles de trouées peuvent ainsi être considérés comme une formalisation quantitative de ce modèle descriptif de la dynamique forestière.

Cette capacité des modèles de trouées à modéliser l'ensemble du cycle forestier en fait des modèles de succession. Historiquement, les modèles de trouées ont d'ailleurs été développés comme une alternative aux modèles de succession végétale markoviens évoqués au paragraphe A.3.2 (Horn *et al.*, 1989 ; Weinstein & Shugart, 1983).

Précisons à présent en quoi la trouée peut être considérée comme le moteur de la dynamique forestière, quelle que soit la formation forestière considérée.

## La trouée, moteur du cycle forestier

La définition d'une trouée la plus souvent utilisée est une ouverture dans le couvert forestier qui s'étend à travers tous les niveaux de feuillage jusqu'à 2 m au-dessus du sol (Brokaw, 1985) (pour d'autres définitions, voir Barden, 1989 ; Runkle, 1981, p.1042). L'arbitraire de cette définition amène certains auteurs à rejeter le concept de trouée (Lieberman *et al.*, 1989 ; Smith *et al.*, 1992) : la trouée introduit selon eux une discontinuité artificielle dans le couvert forestier ; plutôt que de considérer une dichotomie trouée / non trouée, il faudrait mieux selon eux considérer les variations de grandeurs continues comme la hauteur de la canopée, l'éclairement<sup>2</sup>...

Les trouées peuvent avoir diverses tailles, en lien avec diverses causes de formation (Denslow, 1987, p.435 ; Riéra, 1995). Les trouées sont le point de départ du cycle forestier, mais selon la taille de la trouée, ce ne sont pas les mêmes phénomènes qui vont se dérouler par la suite (figure A.4) (Canham, 1989 ; Lorimer, 1989 ; Poulson & Platt, 1989 ; Spies & Franklin, 1989).

Bien qu'il n'y ait pas de règle générale, on peut cependant dégager les tendances suivantes en forêt tropicale (Brokaw, 1985 ; Denslow, 1987 ; Uhl *et al.*, 1988 ; Whitmore, 1982, 1989) :

- dans une trouée de *grande taille* (>150-200 m<sup>2</sup> d'après Brokaw, 1985 ; Brokaw & Scheiner, 1989 ; Uhl *et al.*, 1988 ; >1000 m<sup>2</sup> d'après Whitmore, 1982), créée par exemple par un chablis multiple, des espèces pionnières (au sens de Popma & Bongers, 1988 ; Swaine & Whitmore, 1988) à courte durée de vie vont d'abord s'installer, puis être remplacées par des espèces pionnières à longue durée de vie. Enfin des espèces climaciques (Swaine & Whitmore, 1988) vont s'installer : c'est la succession secondaire (Whitmore, 1982, p.50) ;
- lorsque l'ouverture est de *très grande taille* (>2000 m<sup>2</sup> d'après Uhl *et al.*, 1988), comme par exemple après une perturbation accidentelle (ouragan, glissement de terrain, tremblement de terre, feu, inondation...), ces phénomènes de succession se font de façon hétérogène dans l'espace, c'est-à-dire par plaques résultant de la fragmentation de l'ouverture initiale ;
- dans une trouée de *petite taille* (<150-200 m<sup>2</sup> d'après Uhl *et al.*, 1988), créée par exemple par les chablis simples, les espèces pionnières ne peuvent pas s'installer à cause de l'ombrage fait par les semis des espèces

---

2. Cette approche ne permet cependant pas de s'affranchir d'une part d'arbitraire. Toutes les grandeurs continues proposées par ces auteurs sont discontinues à une échelle suffisamment fine. L'estimation statistique de grandeurs continues nécessite typiquement l'utilisation d'un noyau, qui est arbitraire.

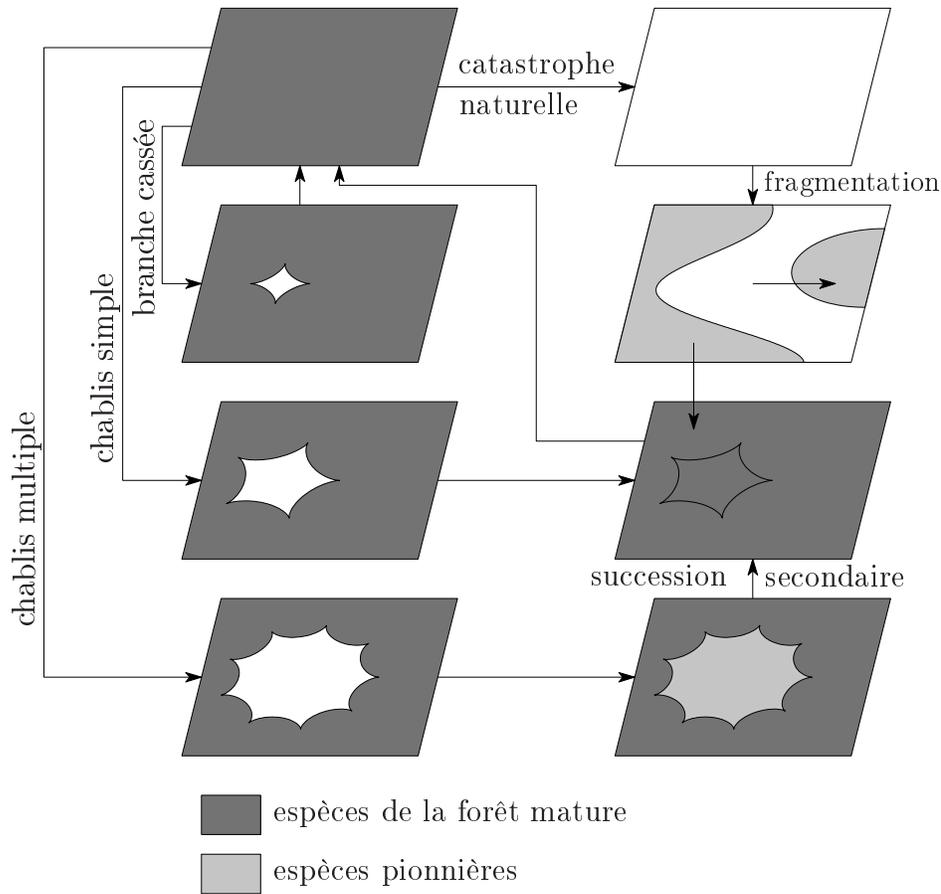


FIG. A.4: *Différents cycles selon la taille de la trouée formée.*

forestières déjà en place au moment de l'ouverture du couvert, et les espèces climaciques assurent donc directement la régénération (Uhl *et al.*, 1988 ; Whitmore, 1989) ;

- pour une *toute petite* trouée, comme celle obtenue par la chute d'une branche par exemple, la fermeture du couvert se fait plutôt par croissance latérale des houppiers limitrophes.

Quand un arbre meurt sur pied, il n'y a généralement pas de trouée au sens de la définition donnée précédemment, à cause des arbres dominés qui assurent un couvert. Il y a alors généralement *substitution* (Pascal, 1995) : un des arbres dominés assure le relais et prend la place de l'arbre qui vient de mourir, c'est-à-dire que le cycle forestier se rebranche sur un stade ultérieur à la régénération.

Ce schéma des cycles forestiers en fonction de la taille des trouées est cependant très grossier, et cache en fait nombre débats et controverses. Ce n'est pas tant la taille des trouées en elle-même qui détermine le cycle forestier (Uhl *et al.*, 1988, p.761) mais l'accès à la lumière, qui lui est corrélé. Les modèles de trouées, qui font jouer justement un rôle central à la compétition pour la lumière, permettent de rendre compte de cet effet prédominant de la lumière par rapport à d'autres facteurs (nutriments, nature des espèces présentes, effet du microhabitat...) susceptibles d'influencer la dynamique (Uhl *et al.*, 1988). Il n'en reste pas moins que la dynamique forestière est le fruit de divers cofacteurs (Denslow, 1987), et qu'il est difficile de la relier à l'un de ces facteurs en particulier.

Certains auteurs ont tenté de relier la dynamique forestière à des comportements typiques d'espèces : telle espèce a tel comportement dynamique, et sa présence est donc l'indicatrice de tel type de dynamique. L'importance de l'accès à la lumière se retrouve dans cette approche par le fait que les espèces sont le plus souvent classées selon leur tolérance à la lumière. Même si deux catégories se distinguent assez clairement (Swaine & Whitmore, 1988 ; Whitmore, 1982), il apparaît cependant que les individus d'une même espèce peuvent avoir des comportements variés suivant les conditions dans lesquelles ils se retrouvent (Smith & Huston, 1989, p.62 ; Spies & Franklin, 1989 ; Veblen, 1989), et qu'il n'y a pas de « route » tracée pour les individus d'un groupe donné (Martínez-Ramos *et al.*, 1989 ; Pascal, 1995 ; Schupp *et al.*, 1989).

Quelle est la part de la compétition pour la lumière dans la dynamique forestière ? Quelle est la part de la nature de l'habitat ? Quelle est la part de facteurs historiques ? Cette question du déterminisme du cycle forestier est en fait celle de la succession forestière.

### **La succession, ou la question du déterminisme de la dynamique forestière**

On désigne ici par succession l'évolution temporelle de la composition floristique d'un site donné (Finegan, 1984 ; Huston & Smith, 1987 ; Kienast & Kuhn, 1989). La succession a fait l'objet de nombreuses théories et controverses, quant aux mécanismes biologiques qui déterminent la prévalence à un moment donné de telle espèce plutôt que telle autre (Usher, 1981). On peut se ramener schématiquement (Finegan, 1984 ; Huston & Smith, 1987 ; van Hulst, 1979) à deux points de vue extrêmes :

- point de vue holiste (Finegan, 1984), ou succession par réaction (van Hulst, 1979, 1980) : chaque phase végétale de la succession transforme

le milieu, et le rend optimal pour la phase suivante. Cette vision, qui est celle de Clements, fait de la succession un processus historique dirigé par des changements autogènes ; c'est un processus prévisible et répétable ;

- point de vue réductionniste (Finegan, 1984), ou succession par compétition (van Hulst, 1979) : toutes les espèces qui vont participer à la succession sont présentes initialement, et c'est le jeu des compétitions réglé par les aptitudes particulières des espèces qui détermine l'ordre successif de prédominance des espèces (Smith & Huston, 1989). Les causes de la succession sont donc des causes instantanées.

Ces deux théories permettent de rendre compte de façon satisfaisante des motifs de succession observés (Horn, 1975a ; van Hulst, 1979, p.92). Un point de vue mixte, adoptés par plusieurs auteurs (Finegan, 1984 ; Huston & Smith, 1987 ; van Hulst, 1979 ; Whitmore, 1982, p.52), consiste à considérer la succession comme le fruit à la fois de causes historiques (réaction, facilitation) et de causes instantanées (compétition).

Les modèles de trouées se placent *a priori* plutôt du côté de la théorie réductionniste, dans la mesure où les semis de toutes les espèces sont potentiellement présents, et c'est le jeu de la compétition pour la lumière qui détermine l'essentiel de la dynamique. Cela est surtout vrai pour les modèles de trouées les plus simples, où la compétition pour la lumière joue le rôle essentiel et où les facteurs stationnels sont constants. Cependant des modèles de trouées plus complexes, qui introduisent une rétroaction de la végétation sur l'habitat laissé libre d'évoluer, permettent de rendre compte de dynamiques plus complexes, où à une composition spécifique du peuplement succède irréversiblement une autre composition spécifique (voir § A.4.4 p.288). Cette succession répétable de formations floristiques est plus en accord avec la théorie holiste.

La succession apparaît donc comme une évolution de la composition floristique à travers des états transitoires vers un état d'équilibre (climax). Il peut y avoir localement (au niveau d'une trouée) succession, sans que globalement (à l'échelle du peuplement), il y ait une évolution de la composition floristique. La succession amène donc à se demander si une forêt est un système à l'équilibre ou non.

### **Le cycle forestier : état stationnaire ou déséquilibre permanent ?**

La question se pose de savoir si la forêt est en équilibre, dans un état stationnaire, ou en déséquilibre permanent (Favrichon, 1995, p.41 ; Hallé *et al.*,

1978, p.366-375 ; van Hulst, 1980 ; Whitmore, 1982). Précisons d'abord ce que l'on entend par ces termes.

Pour décrire la dynamique d'un système, plusieurs points de vue peuvent être adoptés. Pour illustrer ce propos, faisons un parallèle entre la mécanique des fluides et la dynamique forestière, en confrontant les points de vue d'Euler et Lagrange (Levin & Pacala, 1997, p.289) : soit  $W_{\text{tot}}$  la biomasse végétale totale par unité de surface, et  $W_i$  la biomasse d'un arbre  $i$ .

- le point de vue d'Euler consisterait à s'intéresser à une placette fixe de surface  $\nu$ , et à évaluer la biomasse à l'instant  $t$  comme la somme des biomasses des individus se trouvant sur la placette à cet instant :

$$W_{\text{tot,E}}(t, \nu) = \frac{1}{\nu} \sum_{i \in \vartheta(t)} W_i$$

où  $\vartheta(t)$  est l'ensemble des arbres présents sur la placette à l'instant  $t$ .  $\text{Card}(\vartheta(t))$  croît d'une unité lorsqu'un arbre est recruté sur la placette et décroît d'une unité lorsqu'un arbre de la placette meurt ;

- le point de vue de Lagrange consisterait à s'intéresser à la trajectoire de  $N$  arbres. Soit  $W_1^*(t) \dots W_N^*(t)$  leurs trajectoires respectives. Au cours du temps, la surface  $\nu^*(t)$  occupée par ces arbres varie : elle augmente par croissance des houppiers des arbres ; elle diminue lorsque l'un de ces arbres meurt. La biomasse par unité de surface est estimée par :

$$W_{\text{tot,L}}(t) = \frac{1}{\nu^*(t)} \sum_{i=1}^N W_i^*(t)$$

Selon le point de vue de Lagrange (le long des trajectoires), la biomasse  $W_{\text{tot}}$  est fonction du temps seulement ; selon le point de vue d'Euler (description sur un champ), la biomasse est fonction du temps et de la placette. Les deux points de vue représente bien sûr la même réalité :

$$\begin{aligned} W_{\text{tot,L}}(t) &= W_{\text{tot,E}}(t, \nu^*(t)) \\ \frac{dW_{\text{tot,L}}}{dt} &= \frac{\partial W_{\text{tot,E}}}{\partial t} + \frac{\partial W_{\text{tot,E}}}{\partial \nu} \frac{d\nu^*}{dt} \end{aligned}$$

On définit à présent l'équilibre comme une immobilité des trajectoires individuelles :

$$\forall i, \frac{dW_i^*}{dt} = 0 \Rightarrow \frac{d\nu^*}{dt} = 0, \frac{dW_{\text{tot,L}}}{dt} = 0$$

On définit la stationnarité comme une indépendance des grandeurs eulériennes par rapport au temps :

$$\frac{\partial W_{\text{tot,E}}}{\partial t} = 0 \Rightarrow W_{\text{tot,L}}(t) = W_{\text{tot,E}}(\nu^*(t))$$

L'état stationnaire est souvent atteint comme limite d'une phase transitoire lorsque le temps tend vers l'infini.

Plus généralement, étant donnés les trajectoires individuelles  $\mathbf{x}_i(t)$  et un opérateur d'agrégation  $\alpha$  qui ramène la description au niveau arbre  $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$  du peuplement à un état  $\mathbf{y}$  :

$$\mathbf{y} = \alpha(\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N)$$

l'état stationnaire de la description au niveau arbre correspond à un point fixe de la description agrégée :

$$\frac{d\mathbf{y}}{dt}(t) = 0 \quad \mathbf{y}(t) = \mathbf{y}_0$$

En d'autres termes : être dans l'état stationnaire signifie que la dynamique de  $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$  est restreinte à la variété  $\alpha^{-1}(\{\mathbf{y}_0\})$ . Comme il y a plusieurs combinaisons de  $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$  telles que  $\alpha(\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N) = \mathbf{y}_0$ , être dans l'état stationnaire laisse la possibilité au système microscopique d'évoluer dans le temps.

Dans les modèles de trouées, chaque cellule prise individuellement présente une dynamique approximativement cyclique (aux aléas près induits par la mortalité et la régénération stochastiques), qui illustre le cycle forestier. Une telle dynamique n'est pas stationnaire au sens de la définition donnée précédemment.

À l'échelle du peuplement, la juxtaposition de ces dynamiques pseudo-cycliques déphasées résulte (Smith & Urban, 1988) en une mosaïque qui reste stationnaire au cours du temps (« shifting mosaic steady state », Whitmore, 1982). De nombreux modèles de trouées montrent en effet que la dynamique de la cellule moyenne (c'est-à-dire la dynamique obtenue en moyennant les dynamiques d'un grand nombre de cellules) présente un régime transitoire suivi d'un régime stationnaire constitué de petites fluctuations autour de valeurs constantes dans le temps, ce qui n'est pas sans rappeler les solutions d'un système d'équations différentielles couplées. En termes de succession, la phase transitoire représente la succession proprement dite tandis que l'état stationnaire correspond au climax.

Introduisons à présent les notions de stabilité et de perturbation. Considérons une grandeur  $W_{\text{tot,L}}$  d'un système dynamique dont la trajectoire  $W_{\text{tot,L}}^*$

est la solution d'une équation différentielle du type :

$$\frac{dW_{\text{tot,L}}}{dt} = a(\dots) \quad (\text{A.23})$$

Introduisons une perturbation  $\psi$  pendant une durée  $T$  :

$$\begin{cases} \frac{dW_{\text{tot,L}}}{dt} = a(\dots)(1 + \psi(\dots)) & \text{pour } t \in [t_0, t_0 + T] \\ \frac{dW_{\text{tot,L}}}{dt} = a(\dots) & \text{sinon} \end{cases} \quad (\text{A.24})$$

Le système se branche alors sur une nouvelle trajectoire  $W'_{\text{tot,L}}$ . Il y a stabilité de la trajectoire  $W^*_{\text{tot,L}}$  si  $W'_{\text{tot,L}} \rightarrow W^*_{\text{tot,L}}$  lorsque  $t \rightarrow \infty$ .

La question se pose alors de savoir si les trouées font partie du fonctionnement normal de la forêt ou constituent des perturbations (Lorimer, 1989 ; Whitmore, 1982), en d'autres termes si les trouées peuvent être modélisées de façon intrinsèque (comme dans A.23) ou s'il faut en tenir compte séparément (comme dans A.24). À l'échelle de la cellule, la formation d'une trouée correspond à une discontinuité de la trajectoire, qui survient de façon aléatoire. À l'échelle du peuplement, par effet de moyennage, on obtient une trajectoire plus lisse et les trouées peuvent alors être incorporées dans la dynamique globale.

### En conclusion

Le cycle forestier, la taille des trouées, les perturbations,... tous ces éléments peuvent se combiner pour donner différents modes de fonctionnement des peuplements. Les perturbations de grande amplitude, bien que rares, peuvent être essentielles au maintien sur le long terme d'espèces pionnières, comme c'est le cas pour *Pinus sylvestris* dans la forêt boréale suédoise (Leemans & Prentice, 1987 ; Prentice & Leemans, 1990). Lorsque ces perturbations sont fréquentes, elles peuvent induire un mode de fonctionnement où les espèces pionnières sont les espèces principales du peuplement, comme c'est le cas pour les forêts à *Nothofagus* du Chili (Veblen, 1989 ; Whitmore, 1982, p.48).

En forêt guyanaise, la dynamique serait essentiellement basée sur les chablis (Riéra, 1995). La rareté des perturbations de grande ampleur (ouragan, volcanisme...) provoquerait une pauvreté relative des espèces pionnières, par rapport à d'autres forêts tropicales soumises à des perturbations naturelles (Papouasie-Nouvelle Guinée par exemple, cf. Whitmore, 1989). En Inde par contre, la dynamique serait essentiellement basée sur des substitutions arbre par arbre.

### A.4.3 Les équations des modèles de trouées et leur interprétation

Les modèles de trouées sont apparus dans les années 70 (premier « gap model » : JABOWA en 1972), et ont pris leur essor à la fin des années 70 et dans les années 80 (voir tableau A.2). L'idée de modéliser la dynamique forestière par les trois modules régénération / croissance / mortalité est déjà présente avant les années 70, dans des modèles de peuplement (Moser, 1972) ou dans des modèles arbre par indice de compétition (modèle de Newnham en 1964 ; modèle de Mitchell en 1969 ; modèle de Lin en 1970 ; modèle de Bella en 1971 ; etc., voir Shugart *et al.*, 1992, p.17). La recherche de modèles moins empiriques, plus généraux et plus explicatifs d'un point de vue écologique (Pienaar & Turnbull, 1973 ; Prentice & Helmisaari, 1991) a mené des modèles arbres dépendants des distances aux modèles de trouées (Shugart *et al.*, 1992, p.18).

À chaque pas de temps et sur une placette donnée, un nombre aléatoire de recrues est introduit. La croissance de chaque arbre présent sur la placette est calculée individuellement, en fonction de la distribution verticale de la lumière à travers le feuillage. Enfin chaque individu est soumis à une probabilité de mourir.

Dans un premier temps chacun de ces trois modules sera décrit, pour divers modèles de trouées. Puis nous verrons comment les trois composantes s'articulent pour donner la dynamique du peuplement.

#### Module régénération

On entend ici par régénération le processus qui conduit du stade semis au stade à partir duquel un individu est considéré comme un arbre à part entière (Vanclay, 1994, p.192) (pour d'autres définitions, voir Runkle, 1981). Ce processus est difficile à modéliser dans la mesure où il fait intervenir un très grand nombre de semis soumis à une très forte mortalité, d'où une faible précision sur les observations. Une façon de contourner cet écueil consiste à partir du stade jeune arbre plutôt que du stade semis ; on parle alors plutôt de modèle de recrutement (Vanclay, 1994).

Tous les modèles de trouées ne font pas arrêter la régénération au même stade dans le développement de l'arbre. Le tableau A.3 décrit l'état d'une recrue à sa sortie du module régénération et à son entrée dans le module croissance, pour différents modèles.

Le recrutement est modélisé à partir d'un filtre sélectionnant les espèces susceptibles de fournir des recrues, et d'un tirage aléatoire du nombre de recrues. Des variantes existent selon l'ordre dans lequel s'effectuent ces deux

TAB. A.2: Liste des principaux modèles de trouées. L'année renvoie à la plus ancienne publication sur le modèle.

Modèle	Auteur(s)	Année	Formation forestière modélisée
JABOWA	Botkin <i>et al.</i>	1972	Forêt tempérée feuillue du nord est des USA
FORET	Shugart & West	1977	Forêt décidue de l'est des USA
SWAMP	Phipps	1979	Forêt marécageuse d'Arkansas (USA)
KIAMBRAM	Shugart <i>et al.</i>	1980	Forêt tropicale du Queensland (Australie)
FORICO	Doyle*	1981	Forêt porto-ricaine
BRIND	Shugart & Noble*	1981	Forêt à eucalyptus australienne
FORTNITE	Aber & Melillo*	1982	Forêt mélangée du Wisconsin (USA)
SJABO	Tonu*	1983	Forêt de conifères d'Estonie
CLIMACS	Dale & Hemstrom*	1984	Forêt décidue de la côte nord ouest des USA
SMAFS	El Bayoumi <i>et al.</i>	1984	Forêt mélangée de l'est canadien
SILVA	Kercher & Axelrod	1984	Forêt de conifères de l'ouest des USA
LINKAGES	Pastor & Post	1985	Forêt tempérée / boréale (Am. du Nord)
FORFLO	Pearlstone <i>et al.</i>	1985	Forêt de marécages du sud des USA
FORENA	Solomon	1986	Côte est d'Amérique du Nord
FORSKA	Prentice	1986	Forêts suédoises (boréale, feuillue)
FORCAT	Waldrop <i>et al.</i>	1986	Forêt feuillue de l'est des USA
FORECE	Kienast	1987	Forêts européennes (Pays-Bas, Suisse)
FORANAK	Busing & Clebsch	1987	Forêt décidue de l'est des USA
ZELIG	Smith & Urban	1988	Forêt tempérée (Pays-Bas, USA. . .)
FORENZ	Develice	1988	Forêt neo-zélandaise
LOKI	Bonan	1989	Forêt boréale (Alaska)
OUTENIQUA	van Daalen & Shugart*	1989	Forêt tempérée d'Afrique du Sud
OVALIS	Harrison & Shugart	1990	Forêt feuillue de l'est des USA
FORMIX	Bossel & Krieger	1991	Forêt tropical à Dipterocarpacees (Malaisie)
SPACE	Busing	1991	Forêt décidue de l'est des USA
MIOMBO	Desanker & Prentice	1994	Savanes arborées d'Afrique australe
MOSEL	Malanson	1996	Forêt tempérée du nord est des USA
KOPIDE	Shao	1996	Forêt mélangée du nord est de la Chine
FORCLIM	Bugmann	1996	Forêt européenne (Suisse)

\* in Shugart *et al.* (1992)

TAB. A.3: Description sommaire des principaux modèles de trouées.

Modèle	Références	Surface d'une cellule	Diversité spécifique		Facteurs discriminant les groupes d'espèces
			Nombre d'espèces et de groupes distincts	tolérance à l'ombre	
JABOWA	(Botkin <i>et al.</i> , 1972)	100 m <sup>2</sup>	13 espèces, 2 groupes	tolérance à l'ombre	
FORET	(Dale <i>et al.</i> , 1988; Emanuel <i>et al.</i> , 1978; Shugart & West, 1977)	1/12 ha	33 espèces, 2 groupes	tolérance à l'ombre	
FORENA	(Dale & Gardner, 1987; Solomon, 1986)	1/12 ha	72 espèces		
FORECE	(Kienast & Kräuchi, 1991; Kienast & Kuhn, 1989; Bugmann <i>et al.</i> , 1996)	1/12 ha	5 ou 9 espèces		
ZELIG	(Coffin & Urban, 1993; Friend <i>et al.</i> , 1993; Levine <i>et al.</i> , 1993; Mohren <i>et al.</i> , 1991; Smith & Urban, 1988)	400 m <sup>2</sup>	8 espèces		
KIAMBRAM	(Shugart <i>et al.</i> , 1980)	1/20 ha	125 espèces		
FORSKA	(Leemans, 1991, 1992; Leemans & Prentice, 1987; Prentice & Leemans, 1990; Prentice <i>et al.</i> , 1993)	1000 m <sup>2</sup>	2, 4 ou 7 espèces		
FORMIX	(Bossel & Krieger, 1991; Schäfer <i>et al.</i> , 1992)	400 m <sup>2</sup>	5 groupes	hauteur maximale	
Modèle	Pas de temps de simulation	Croissance			État à la fin de la régénération
		Variables d'état	Croissance libre	Équations d'état	
JABOWA	1 an	$D$ : diamètre	$\frac{d}{dt}(D^2H) = a_{pot}(La, D, H, \Theta)$	$H = \varphi(D, \Theta)$ $La = CD^{\ell}$	$D = 0, 5 \text{ cm} + \epsilon^a$
FORET	1 an	$H$ : hauteur			
FORENA	1 an	$La$ : surface foliaire			
FORECE	5 ans				
ZELIG					
KIAMBRAM	2 ans				
FORSKA	2 ans	$D$ : diamètre $H$ : hauteur totale $La$ : surface foliaire $H_{fit}$ : hauteur du fit $s$ : distribution du feuillage	$\frac{d}{dt}(D^2H) = a(H_{fit}, H, s, \Theta)$ $\frac{d}{dt}La = a(La, D, \Theta)$ $\frac{d}{dt}H_{fit} = a(H, H_{fit}, s, \Theta)$	$H = \varphi(D, \Theta)$ $s = \varphi(La, H, H_{fit})$	$D = 1 \text{ cm} + \epsilon^a$ $H = 1, 30 \text{ m}$ $La = CD^2$ $H_{fit} = 0$
FORMIX	0,1 an	$W$ : biomasse $Y_i(W)$ : facteur d'expansion $D$ : diamètre $La$ : surface foliaire	$\frac{d}{dt}W = a(La, W, \Theta)$ $\frac{d}{dt}Y_i(W) = a(D, \Theta)$	$D \propto W^{1/3}$ $La = CD^2$	$H < 1, 30 \text{ m}$ $D < 1 \text{ cm}$

<sup>a</sup>  $\epsilon$  est une variable aléatoire qui représente une petite fluctuation.

opérations : dans certains modèles (JABOWA, FORENA, FORSKA...), le filtre est d'abord appliqué à l'ensemble des espèces, puis chacune des espèces retenue produit un nombre aléatoire de jeunes arbres ; dans d'autres modèles (ZELIG, FORECE...), toutes les espèces produisent d'abord un nombre aléatoire de recrues potentielles, qui sont ensuite individuellement soumises au filtre.

Des procédés plus complexes, faisant intervenir deux tirages aléatoires, sont également utilisés : par exemple dans KIAMBRAM (Shugart *et al.*, 1980, p.254) l'ensemble des espèces est soumis au filtre ; un nombre total (toutes espèces confondues) de recrues pour l'année est tiré au hasard ; ces recrues sont réparties au hasard entre les différentes espèces retenues par le filtre. Des procédés plus simples sont également utilisés. Dans FORMIX (Bossel & Krieger, 1991, p.54), le recrutement est simplifié à l'extrême puisque chaque groupe d'espèces produit un nombre annuel de recrues proportionnel au nombre d'individus matures.

Les filtres sont basés sur des caractéristiques environnementales : température (JABOWA, FORECE ; Kienast & Kuhn, 1989, p.8 et 10), disponibilité en eau (JABOWA, ZELIG ; Mohren *et al.*, 1991, p.115 ; Smith & Urban, 1988, p.145), intensité lumineuse au sol (FORSKA, FORENA ; Solomon, 1986, p.568 ; ZELIG, FORECE), présence de litière (FORENA), disponibilité en sels minéraux (FORENA, ZELIG), herbivorie (FORECE), etc. Par exemple dans JABOWA (Botkin *et al.*, 1972), une espèce est retenue si le nombre de degrés-jours dans l'année se situe entre les extrêmes qu'elle tolère, et si l'évapotranspiration satisfait à ses exigences. Dans FORSKA (Leemans & Prentice, 1987, p.149 ; Leemans, 1991, p.254), le seul critère filtrant est la lumière : une espèce peut fournir des recrues si son point de compensation est inférieur à l'intensité lumineuse au sol (cf. équation A.34 p.282). Dans KIAMBRAM (Shugart *et al.*, 1980, p.254) le filtre est basé à la fois sur des critères environnementaux (nature du sol, microrelief) et sur des critères biotiques des espèces (régularité de la production, durée de vie et mode de dispersion des graines).

Le tirage du nombre de recrues peut être fait suivant une loi de Poisson (FORSKA), ou suivant une loi uniforme (JABOWA, KIAMBRAM). Enfin certains modèles (FORENA, FORET, FORECE) tiennent compte, en plus de la régénération issue des graines, de la possibilité de rejets.

En ce qui concerne la forêt tropicale, de nombreuses études de la régénération, tant descriptives (Brokaw, 1985 ; Brokaw & Scheiner, 1989 ; Lescure, 1978 ; Martínez-Ramos *et al.*, 1989 ; Schupp *et al.*, 1989 ; Uhl *et al.*, 1988) que modélisatrices (Alvarez-Buylla & García-Barrios, 1991 ; Runkle, 1981) ont montré (Brokaw & Scheiner, 1989 ; Denslow, 1987, p.440 ; Runkle, 1981), du moins en ce qui concerne les espèces climaciques, que la trouée agit sur une répartition des espèces déjà établie *avant* la formation de la trouée. Les graines des espèces climaciques germent en effet immédiatement, et donnent

une réserve de semis qui « attendent » l'opportunité d'une trouée. La distribution des espèces climaciques dépend de facteurs comme la dispersion par les animaux, etc., qui sont dans une certaine mesure indépendants de l'état de la cellule.

La situation est différente pour les espèces pionnières, qui ont besoin d'un éclairage direct pour germer. Leur régénération n'est donc pas indépendante de l'état de la mosaïque forestière, et cela d'autant plus que les interactions plantes / animaux favorisent l'apport de graines *après* la formation de la trouée (Charles-Dominique, 1995 ; Levey, 1988).

### Module croissance

Une fois un individu recruté, il entre dans le module croissance. Dans les modèles de trouées *stricto sensu*, la croissance de chaque arbre est suivie individuellement. Un individu est défini par un ensemble de variables d'état, typiquement son diamètre ( $D$ ), sa hauteur ( $H$ ) et sa surface foliaire ( $La$ ). L'accroissement de l'une de ces grandeurs  $x$  peut être défini de deux manières :

- dans certains modèles (JABOWA, FORET et dérivés), l'équation de croissance est du type :

$$\frac{dx}{dt} = a_{\text{pot}}(x, y, \Theta) \times \text{RED}_{L,E,N}(y, \Theta')$$

où  $a_{\text{pot}}$  est la croissance optimale ou croissance libre, fonction de  $x$ , d'autres variables d'état  $y$  et de paramètres  $\Theta$  ; RED est un réducteur, qui rend compte des effets des facteurs stationnels (température, teneur en eau du sol...) et de la compétition pour la lumière ( $L$ ), pour l'eau ( $E$ ) et pour les nutriments ( $N$ ).

- dans d'autres modèles (FORSKA, FORMIX), la compétition pour la lumière est intégrée dans la fonction de croissance sous une forme non factorisable :

$$\frac{dx}{dt} = a(x, y, L, \Theta) \times \text{RED}_{E,N}(y, \Theta')$$

Enfin les grandeurs dont l'accroissement n'est pas modélisé explicitement sont reliées aux premières par des équations d'état :

$$y = \varphi(y, x, \Theta)$$

Le tableau A.3 résume la structure de quelques modèles de trouées.

**Forme de la fonction de croissance.** La fonction de croissance libre est établie plus à partir de considérations écophysiologiques sur les gains, pertes et allocations du carbone assimilé, qu'à partir de régressions statistiques qui n'offrent guère d'interprétation biologique (Dale *et al.*, 1985).

Dans JABOWA (Botkin *et al.*, 1972 ; Prentice & Helmisaari, 1991, p.88) et FORET (Emanuel *et al.*, 1978 ; Shugart & West, 1977), la croissance potentielle est :

$$a_{\text{pot}}(D^2H) = \frac{d}{dt}(D^2H) \propto La \left(1 - \frac{DH}{D_{\text{max}}H_{\text{max}}}\right) \quad (\text{A.25})$$

Cette équation suppose que l'accroissement en volume du tronc (anabolisme) est proportionnel à la surface foliaire ( $La$ ). Le terme  $(1 - DH/D_{\text{max}}H_{\text{max}})$  représente le coût de la respiration pour entretenir les tissus vivants (catabolisme), proportionnel à la surface du tronc de l'arbre ( $DH$ ). La fonction de croissance complète est :

$$a(D^2H) = a_{\text{pot}}(D^2H) \times \text{RED}_{L,E,N} \quad (\text{A.26})$$

Dans FORSKA (Leemans, 1991, 1992 ; Leemans & Prentice, 1987 ; Prentice & Leemans, 1990), la croissance potentielle prend une forme sigmoïde plus raffinée :

$$a_{\text{pot}}(D^2H) = \frac{d}{dt}(D^2H) = \int_{H_{\text{fût}}}^H s(z) (gp(z) - qz) dz \quad (\text{A.27})$$

où  $s$  est la densité de feuillage, c'est-à-dire la surface foliaire par unité de hauteur de l'arbre,  $p(z)$  est la photosynthèse à la hauteur  $z$ ,  $H_{\text{fût}}$  est la hauteur du fût, et  $g$  et  $q$  sont des coefficients de proportionnalité. Le terme positif dans l'intégrale représente l'assimilation potentielle nette de carbone à la hauteur  $z$  par unité de hauteur (anabolisme), tandis que le terme négatif représente les pertes respiratoires (catabolisme). La fonction de croissance complète est :

$$a(D^2H) = a_{\text{pot}}(D^2H) \times \text{RED}_{E,N} \quad (\text{A.28})$$

Par rapport à (A.26), la dépendance du réducteur par rapport à la lumière a disparu dans (A.28) car la compétition pour la lumière est implicitement prise en compte par le terme  $p(z)$  dans (A.27).

Dans FORMIX (Bossel & Krieger, 1991 ; Schäfer *et al.*, 1992), les processus physiologiques sont pris en compte de façon plus fine encore. Ses auteurs font d'abord remarquer que le bilan carboné d'un arbre n'est pas le même suivant qu'il est jeune ou mature (Bossel & Krieger, 1991, p.52), de sorte que les paramètres de l'équation (A.27) ne peuvent pas être considérés comme

constants tout au long de la croissance de l'arbre. Pour cela, et pour d'autres raisons (prise en compte de la structure verticale de la forêt pour modéliser la compétition pour la lumière), la hauteur des arbres a été discrétisée en cinq classes de hauteurs (semis  $\leq 1,30$  m ; 1,30 < jeunes arbres  $\leq 15$  m ; 15 < arbres moyens  $\leq 25$  m ; 25 < arbres de la canopée  $\leq 36$  m ; émergents  $> 36$  m). Un arbre est alors défini par sa biomasse ( $W$ ), la classe de hauteurs à laquelle il appartient (indice  $i$ ,  $i = 1 \dots 5$ ), et par un facteur d'expansion  $Y_i(W)$  qui représente le nombre d'arbres qui partagent les mêmes caractéristiques (même biomasse et appartenance à la même classe de hauteurs)<sup>3</sup>.

La croissance potentielle en biomasse d'un arbre résulte d'un bilan analogue à (A.27) :

$$\frac{dW}{dt} = \text{PR}_i \int_{\text{strate } i} La C p(z) dz - \text{SR}_i W \quad (\text{A.29})$$

Le terme positif sous l'intégrale est l'analogue de  $s(z) gp(z)$  et représente la photosynthèse brute. Le facteur  $p(z)$  tient compte de l'atténuation de l'intensité lumineuse à travers le feuillage. Les pertes de carbone pour la respiration et l'entretien sont décomposées en deux termes : un terme proportionnel à la surface foliaire (respiration, perte et renouvellement des feuilles ; respiration, perte et renouvellement des racines fines...), qui est représenté par le facteur réducteur  $\text{PR}_i$  ; un terme proportionnel à la biomasse (respiration et pertes de bois du tronc, des branches, des grosses racines...), qui est égal au deuxième terme de l'équation (A.29).

**Forme des équations d'état.** Tout modèle fermé contient autant d'équations qu'il y a de variables indépendantes. Une relation d'état très souvent utilisée est la relation d'allométrie :

$$\varphi(x) = \alpha x^\beta \quad (\text{A.30})$$

Dans JABOWA et FORET, il y a trois variables descriptives : le diamètre  $D$ , la hauteur  $H$  et la surface foliaire  $La$ . La fonction de croissance (A.26) fournit

---

3. FORMIX n'est pas, contrairement aux modèles de trouées *stricto sensu*, un modèle *arbre*, dans la mesure où la croissance de chaque arbre n'est pas suivie individuellement. Dans leur article de 1991, Bossel & Krieger modélisent en fait la croissance de chaque classe de hauteur, à l'aide de deux variables d'état : biomasse totale  $W_i$  dans la classe  $i$ , et nombre d'arbres  $N_i$  présents dans la classe  $i$ . À l'intérieur d'une classe, tous les arbres sont supposés identiques à un arbre moyen. Il s'agit donc d'un modèle de *strates* (cf. § A.3.2). Cette approche n'est qu'une simplification pour alléger les calculs, et rien n'empêche en fait de construire un modèle arbre de croissance à l'aide des équations présentées par Bossel & Krieger. Pour souligner cela, on a choisi de présenter les équations de croissance un peu différemment de la façon dont elles sont exposées dans Bossel & Krieger (1991), en faisant comme si FORMIX était un modèle de *liste d'arbres* (cf. § A.5.3).

une première équation. Les deux autres sont des équations d'état reliant  $H$  à  $D$  et  $La$  à  $D$ ; la hauteur est une fonction polynomiale du diamètre :

$$H = H_0 + \alpha D - \beta D^2 \quad \text{avec } H_0 = 1,30 \text{ m}$$

tandis que la surface foliaire est reliée au diamètre par une relation d'allométrie (Kohyama, 1989, p.633) :

$$La = CD^\ell \tag{A.31}$$

avec  $\ell = 2$  pour JABOWA et  $\ell = 2,939$  pour FORET. En reportant ces relations dans (A.25), on obtient une équation de croissance fonction du diamètre uniquement :

$$\frac{dD}{dt} = \frac{gD^{\ell-1}}{2H_0 + 3\alpha D - 4\beta D^2} \left( 1 - \frac{D(H_0 + \alpha D - \beta D^2)}{D_{\max}H_{\max}} \right) \tag{A.32}$$

La constante  $g$  est calculée de sorte que  $D = \frac{2}{3}D_{\max}$  à  $t = \text{age}_{\max}/2$  où  $\text{age}_{\max}$  est l'âge maximum atteint par les arbres de l'espèce considérée. L'équation (A.32) donne une forme de croissance qui ressemble fort à celle de von Bertalanffy (Vanclay, 1994, p.165).

Dans FORSKA, il y a cinq variables descriptives : les trois mêmes que dans JABOWA, plus la densité de feuillage  $s$  et la hauteur de la première branche  $H_{\text{fût}}$ . La fonction de croissance (A.28) fournit une première équation. Une seconde est fournie par la fonction de croissance de la surface foliaire :

$$\frac{dLa}{dt} = \frac{d}{dt} (CD^2) - q^* La$$

où  $C$  est une constante de proportionnalité. Le premier terme représente l'accroissement de la surface foliaire avec le diamètre (même relation que A.31); dans le second terme,  $q^*$  est le taux de conversion de l'aubier en duramen. Trois autres équations d'état viennent compléter le système: la hauteur est reliée au diamètre par une équation de Mitscherlich (Leemans & Prentice, 1987, p.149) :

$$H = H_0 + (H_{\max} - H_0) \left( 1 - \exp\left(\frac{-\kappa D}{H_{\max} - H_0}\right) \right)$$

où  $H_0 = 1,30$  m et  $\kappa$  est le taux de croissance initiale de la hauteur par rapport au diamètre; le feuillage est supposé réparti de façon uniforme du bas du houppier ( $H_{\text{fût}}$ ) au sommet de l'arbre ( $H$ ); enfin la hauteur du fût ( $H_{\text{fût}}$ ) est calculée de sorte que  $p(H_{\text{fût}}) = 0$  (où la fonction  $p$  est la même que dans A.27), c'est-à-dire que les feuilles s'implantent aussi bas que le leur

permet leur point de compensation, compte-tenu de l'atténuation verticale de l'intensité lumineuse à travers le feuillage.

Dans FORMIX, on retrouve également des relations allométriques entre la biomasse et le diamètre ( $D \propto W^{1/3}$ ), et entre la surface foliaire et le diamètre ( $Ia = CD^2$ ).

**Compétition pour la lumière et structure verticale de la forêt.** La modélisation de la compétition pour la lumière nécessite la prise en compte de la structure verticale de la forêt (Dale *et al.*, 1985, p.157), c'est-à-dire la distribution verticale du feuillage des arbres notée  $s_i$  dans l'équation (A.21). On peut distinguer trois façons de décrire la distribution verticale du feuillage (figure A.5) :

- le feuillage de l'arbre est concentré à son sommet. La distribution du feuillage est donc définie par la hauteur et la surface foliaire de l'arbre (modèle JABOWA par exemple) ;
- le feuillage de l'arbre est distribué uniformément le long du tronc de l'arbre. La distribution est alors définie par la hauteur ( $H$ ), la surface foliaire ( $Ia$ ) et la longueur du fût ( $H_{\text{fût}}$ ) de l'arbre (modèle FORSKA par exemple) ;
- la distribution verticale du feuillage est discrétisée : la distribution est définie par la surface foliaire dans chaque classe de hauteur (modèle FORMIX par exemple).

La première solution exagère la dissymétrie de la compétition pour la lumière, et surestime par conséquent l'importance de la compétition pour la lumière (Leemans, 1991, p.249 et 251). Elle est cependant acceptable dans les forêts tropicales compte tenu de l'architecture des arbres et de l'incidence verticale de la lumière (Leemans & Prentice, 1987, p.148).

Suivant les modèles, la compétition pour la lumière est modélisée par un facteur réducteur de la croissance potentielle, ou est intégrée dans la fonction de croissance.

Dans JABOWA (Botkin *et al.*, 1972 ; Dale *et al.*, 1985) et FORET (Emanuel *et al.*, 1978 ; Shugart & West, 1977), la croissance libre définie par (A.25) est multipliée par le facteur réducteur :

$$\text{RED}_L = \alpha_1 \left\{ 1 - \exp \left[ -\alpha_2 \left( e^{-k_{\text{LAI}}(H)} - \alpha_3 \right) \right] \right\} \quad (\text{A.33})$$

où  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\alpha_3$  sont des paramètres dépendants de la tolérance à l'ombre de l'arbre, et où LAI est l'indice de compétition défini par l'équation (A.21). Le

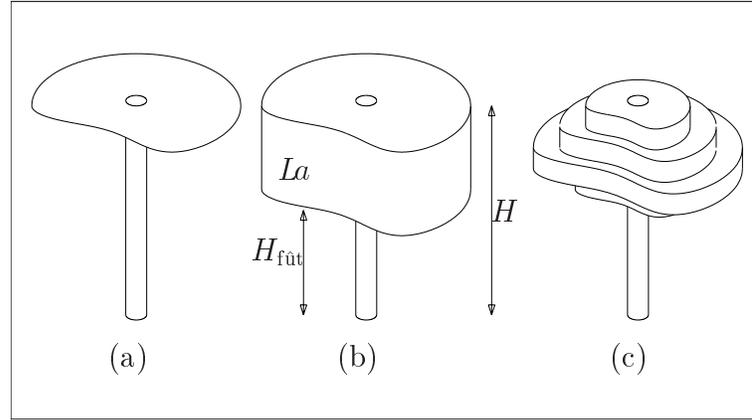


FIG. A.5: *Distribution verticale du feuillage : représentation (a) par un disque (exemple JABOWA), (b) par un cylindre (distribution uniforme; exemple FORSKA), (c) par des strates (distribution en escalier; exemple FORMIX).*

coefficient  $k$  est le coefficient d'extinction de la lumière à travers le feuillage (loi de Beer-Lambert).

Dans FORSKA (Prentice & Leemans, 1990) et FORMIX (Bossel & Krieger, 1991), la compétition pour la lumière est intégrée directement dans le bilan carboné par le biais du facteur réducteur  $p(z)$  qui tient compte de l'extinction de la lumière à travers le feuillage.

$$\text{Pour FORSKA, } p(z) = \frac{kI(z) - \alpha}{kI(z) + \beta - \alpha} \quad (\text{A.34})$$

$$\text{Pour FORMIX, } p(z) = \frac{\alpha^* I(z)}{1 + \frac{\alpha^*}{p_{\max}} I(z)}$$

Les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  sont respectivement les points de compensation et de demi-saturation;  $\alpha^*$  est la pente de  $p$  sous faible éclaircissement, et  $p_{\max}$  est la réponse à saturation. L'intensité lumineuse  $I(z)$  décroît exponentiellement à travers le feuillage suivant une loi de Beer-Lambert identique à celle de JABOWA :

$$I(z) = I_0 \exp(-kLAI(z)) \quad (\text{A.35})$$

où  $I_0$  est l'intensité lumineuse à découvert, et  $LAI(z)$  l'indice foliaire à la hauteur  $z$ , donné par l'équation (A.21).

### **Autres formes de compétition et influence des facteurs stationnels.**

Les modèles de trouées s'intéressent essentiellement à la compétition pour la lumière. Aussi les facteurs stationnels (ressource en eau et en sels minéraux

disponible, température...) et la compétition pour l'eau et les sels minéraux (partage de la ressource entre arbres) sont-ils généralement modélisés de façon plus grossière. Certains modèles d'ailleurs (comme FORMIX Bossel & Krieger, 1991, p.64) ne tiennent pas compte de ces éléments.

Contrairement à la compétition pour la lumière qui est asymétrique (un grand arbre fait de l'ombre à un petit mais pas l'inverse) et qui nécessite donc la prise en compte de la structure verticale de la forêt, la compétition pour les ressources situées dans le sol est symétrique. Aussi peut-elle être résumée par un indice de compétition global identique pour tous les individus. Dans les modèles FORET (Emanuel *et al.*, 1978), FORSKA (Prentice & Leemans, 1990), FORECE (Kienast & Kuhn, 1989) et FORENA (Solomon, 1986), la compétition est représentée par un facteur réducteur de la forme :

$$\text{RED}_{E,N} = 1 - \frac{W}{W_{\max}} \quad (\text{A.36})$$

où  $W$  est la biomasse totale sur la placette et  $W_{\max}$  la biomasse maximale pouvant être supportée par le milieu. La biomasse d'un arbre est supposée proportionnelle à  $D^2H$  (Prentice & Leemans, 1990). Dans JABOWA (Botkin *et al.*, 1972), la compétition est représentée de façon très semblable par un facteur réducteur

$$\text{RED}_{E,N} = 1 - \frac{B}{B_{\max}} \quad (\text{A.37})$$

où  $B$  est la surface terrière totale sur la placette et  $B_{\max}$  la surface terrière maximale pouvant être supportée par le milieu.

La prise en compte des facteurs stationnels n'est pas systématique. Les modèles de trouées qui s'intéressent à la dynamique forestière pour elle même sur des zones géographiques limitées (par exemple FORSKA dans sa première version) supposent en général les facteurs stationnels constants. Les modèles de trouées qui s'intéressent aux conséquences des changements climatiques induits par l'augmentation du taux de  $\text{CO}_2$  atmosphérique (par exemple FORENA, FORSKA dans sa deuxième version; voir aussi Talkarri & Hypén, 1996) ou aux changements de végétation le long de gradients écologiques (par exemple FORECE ou FORCLIM de Bugmann & Cramer, 1998), vont au contraire tenir compte explicitement des facteurs stationnels. Dans JABOWA et FORET, seule la température entre en compte, sous la forme d'un facteur réducteur :

$$\text{RED}_T = \frac{4(dd - dd_{\min})(dd_{\max} - dd)}{(dd_{\max} - dd_{\min})^2}$$

où  $dd$  est le nombre de degrés-jours de croissance dans l'année, et  $dd_{\min}$  et  $dd_{\max}$  sont les extrêmes tolérés par l'espèce considérée. Dans ZELIG (Levine

*et al.*, 1993, p.204) à la fois la fertilité du sol, la teneur en eau et la température entrent en jeu. Dans FORECE (Kienast & Kuhn, 1989) sont pris en compte à la fois la température par l'intermédiaire du nombre de degrés-jours de croissance, et la disponibilité en eau dans le sol par le biais des précipitations, d'un sous-modèle d'évapotranspiration, et de l'indicateur d'humidité du sol d'Ellenberg. Dans FORENA (Solomon, 1986), la température est également prise en compte par le biais du nombre de degrés-jours de croissance, mais la disponibilité en eau est plus simplement modélisée par le nombre de jours de sécheresse pendant la période de croissance de l'arbre. Le modèle de Pastor & Post (1986, 1988), qui modélise les cycles de carbone et d'azote ainsi que la teneur en eau du sol, est certainement le plus précis dans la prise en compte des facteurs stationnels.

D'autres facteurs extrinsèques encore (notamment l'herbivorie) peuvent être pris en compte. La forme exacte des facteurs réducteurs est variable, et de nombreuses propositions ont été faites (Mohren *et al.*, 1991, p.117 ; Dale *et al.*, 1985, p.152-153) pour rendre compte de la compétition pour l'eau, les sels minéraux, etc. Dans les modèles de trouées, la forme finale du réducteur est un produit des réducteurs relatifs à chaque facteur :

$$RED_{L,E,N,T} = RED_L \times RED_{E,N} \times RED_T$$

### Module mortalité

Dans tous les modèles de trouées, deux taux de mortalité sont appliqués :

- un taux faible, qui rend compte du vieillissement « naturel » des arbres ;
- un taux élevé, qui rend compte d'une mortalité plus élevée lorsque les arbres sont peu vigoureux ou que la densité d'arbres est élevée.

Le taux faible peut être constant (JABOWA, Botkin *et al.*, 1972 ; FORET, Emanuel *et al.*, 1978 ; KIAMBRAM, Shugart *et al.*, 1980 ; FORSKA, Leemans, 1991 ; Prentice & Leemans, 1990 ; ZELIG, Mohren *et al.*, 1991), ou dépendant de l'âge (FORENA, Solomon, 1986 ; FORECE, Kienast & Kuhn, 1989), ou dépendant de la strate à laquelle l'arbre appartient (FORMIX, Bossel & Krieger, 1991). Il peut être estimé (FORMIX), ou calculé de sorte que 1 % (ZELIG, KIAMBRAM, FORET, FORECE) ou 2 % (JABOWA) des jeunes arbres atteignent l'âge maximum de l'espèce.

La vigueur d'un arbre est estimée à partir de ses dimensions (hauteur, diamètre... cf. Malanson, 1996, p.106) ou, le plus souvent, à partir de sa croissance : dans JABOWA et KIAMBRAM, un arbre est peu vigoureux si sa croissance annuelle est inférieure à 0,1 mm ; son taux de mortalité passe alors

à 36,8 %, ce qui correspond à un taux de survie sur 10 ans de 1 %. Dans FORENA, un arbre est peu vigoureux si sa croissance est inférieure à 10 % de la croissance libre pendant deux années consécutives ; son taux de mortalité passe alors à 36,8 %. Dans ZELIG (Mohren *et al.*, 1991), le taux de mortalité passe à 90 % dès que la croissance est inférieure à 1 mm ou à 10 % de la croissance libre pendant deux années consécutives. Dans FORSKA, la vigueur est estimée par l'efficacité de croissance relative (Prentice & Leemans, 1990) :

$$E_{\text{rel}} = \frac{1}{La} \frac{d(D^2H)}{dt} \times \frac{1}{gp_{\text{max}}}$$

où  $p_{\text{max}}$  est obtenu à partir de (A.34) pour  $I = I_0$ . La mortalité est reliée par une fonction à  $E_{\text{rel}}$  (Leemans, 1991, p.250). Dans FORMIX enfin, le taux élevé de mortalité est appliqué à tous les arbres dès qu'il y a fermeture du couvert.

Dans tous les modèles excepté FORMIX, la mortalité est modélisée par un processus stochastique : le taux de mortalité de chaque individu est donné en fonction de sa vigueur, et une variable aléatoire de Bernoulli détermine si l'arbre meurt effectivement ou non. Comme FORMIX n'est pas un modèle *arbre* (cf. note p.279), la mortalité est modélisée dans ce cas de façon déterministe :

$$Y_{i,t+1}(W) = Y_{i,t}(W) \times m_i$$

où le taux de mortalité  $m_i$  est faible ou élevé selon la densité de la strate  $i$ .

La mort d'un individu se traduit par sa disparition pure et simple de la liste des individus présents sur la cellule. Ce processus peut représenter la mort sur pied d'un individu (disparition de son feuillage), mais pas le chablis, qui provoque aussi la destruction par écrasement de petits arbres et la formation, *grosso modo*, de deux trouées : l'une à l'ancien emplacement du houppier de l'arbre mort, et l'autre à l'endroit où ce houppier s'écrase. Seuls les modèles KIAMBRAM (Shugart *et al.*, 1980) et la version spatialisée de FORMIX (Bossel & Krieger, 1991) prennent en compte ces dégâts. Dans KIAMBRAM, l'occurrence d'un chablis sur la cellule est tirée au hasard ; si chablis il y a, chaque individu sur la cellule est soumis à un taux de mortalité plus élevé, compris entre 50 et 75 %. Dans FORMIX, les dégâts sont pris en compte par le biais d'interactions entre cellules voisines (cf. section A.4.4).

Les modèles de trouées permettent aussi de simuler d'autres types de mortalité : mortalité due à des perturbations de grande ampleur, coupes et dégâts d'exploitation (voir FORMIX ou KIAMBRAM par exemple), mortalité due à des figuiers étrangleurs (KIAMBRAM), etc.

Bien que la mortalité soit, comme la régénération, un processus difficile à modéliser (voir Lorimer & Frelich, 1984 par exemple), de nombreuses études

de terrain de la mortalité (par exemple Durrieu de Madron, 1993 ; Péliissier & Riéra, 1993 ; Uhl *et al.*, 1988, p.760) et des taux de formation des charlis (Lescure *et al.*, 1990, p.155 ; Lorimer, 1989 ; Riéra & Alexandre, 1988 ; Runkle, 1989, p.546 ; Spies & Franklin, 1989, p.544) permettent de se faire une idée des ordres de grandeur des taux de mortalité.

#### A.4.4 Articulation des trois modules

Voyons à présent comment les modules recrutement / croissance / mortalité s'articulent pour produire la dynamique du peuplement. Comme les modèles de trouées font intervenir la placette comme niveau intermédiaire entre l'arbre et le peuplement, l'intégration des trois modules se fait en deux étapes : de l'arbre à la placette et de la placette au peuplement.

#### Intégration des trois modules dans la dynamique d'une placette

Les trois modules régénération, croissance et mortalité définissent la trajectoire d'*un* individu. Les modèles de trouées travaillent en temps discret. Le tableau A.3 donne les pas de temps utilisés par les principaux modèles. À chaque pas de temps, le module régénération détermine le nombre d'arbres recrutés et leurs caractéristiques ; le module croissance calcule la croissance de chaque individu, et le module mortalité calcule quels arbres meurent. L'état d'une placette est donc défini par une liste de caractéristiques (hauteur, diamètre, surface foliaire...) d'individus. Le recrutement correspond à l'ajout d'un élément à cette liste, la mort au retrait d'un élément. La régénération et la mortalité correspondent à des processus stochastiques, tandis que la croissance est modélisée de façon déterministe. Comme les arbres ont des durées de vie élevées, des événements aléatoires peuvent se propager et rester visibles dans la forêt pendant longtemps (Levine *et al.*, 1993, p.206).

À cette étape de la modélisation plusieurs questions se posent encore pour pouvoir simuler la dynamique d'une placette :

- comment va t-on tenir compte de la diversité spécifique ? Va t-on attribuer à chaque espèce un jeu de paramètres, ou définir des groupes d'espèces ?
- quelle dynamique affecter aux facteurs environnementaux, en parallèle avec la dynamique de la végétation ?

**La diversité spécifique.** Dans les forêts tempérées, le nombre d'espèces entrant en jeu est restreint. Rien n'empêche alors de définir un jeu de paramètres de régénération, croissance et mortalité pour chaque espèce, d'autant

plus que les caractéristiques sylvicoles des espèces tempérées sont généralement bien connues (Prentice & Helmisaari, 1991). Divers auteurs (cf. tableau A.3) caractérisent ainsi chacune des espèces entrant en jeu, pour des systèmes comprenant de 2 (forêt boréale en Suède) à 72 espèces (côte est d'Amérique du Nord, de la Floride au Québec).

Dans JABOWA et FORET par exemple, chaque espèce est caractérisée par un jeu individuel de paramètres, excepté en ce qui concerne les trois paramètres  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\alpha_3$  du réducteur de la compétition pour la lumière (équation A.33), où deux jeux seulement de paramètres existent : l'un pour les espèces tolérantes à l'ombre, l'autre pour les espèces non tolérantes à l'ombre.

En forêt tropicale, les espèces sont à la fois beaucoup plus nombreuses et moins bien connues, et, même si certains n'y renoncent pas (modèle KIAMBAM, cf. Shugart *et al.*, 1980), il devient difficile de procéder ainsi. Au lieu de caractériser chaque espèce par un jeu de paramètres, on peut à l'autre extrême amalgamer toutes les espèces en une seule « espèce grise » (Gourlet-Fleury & Montpied, 1995, p.289), quitte ensuite à faire ressortir une espèce particulière à l'aide d'un jeu de paramètres particulier. Le modèle FORMIX dans sa première version (Bossel & Krieger, 1991) procède ainsi.

Une position intermédiaire consiste à définir des groupes d'espèces, et à caractériser chaque groupe par un jeu de paramètres (Vanclay, 1991a). Le modèle FORMIX dans sa deuxième version (Schäfer *et al.*, 1992) différencie ainsi cinq groupes physiologiques qui diffèrent par leurs paramètres de croissance et par la hauteur maximale qu'ils peuvent atteindre.

La définition de groupes d'espèces n'est pas une simplification propre aux modèles de trouées, mais survient dans tous les types de modélisation. Lorsque les espèces sont identifiées et certaines de leurs caractéristiques biologiques  $C_1 \dots C_n$  connues, la démarche la plus immédiate consiste à définir des groupes d'espèces, tels que les espèces d'un même groupe soient aussi semblables que possible vis-à-vis de  $C_1 \dots C_n$ . Ces groupes sont appelés *groupes fonctionnels* (cf. Favrichon, 1995, chapitre 9, pour une revue bibliographique sur le sujet) dans la mesure où ils sont censés rassembler des espèces qui jouent des rôles similaires dans l'écosystème.

Mais parfois les espèces ne sont même pas identifiées, et des groupes d'espèces sont alors définis à l'aide de critères tels que espèces commerciales / espèces non commerciales (Vanclay, 1989). Ces critères n'ont pas de sens biologique mais ont un intérêt pratique évident.

L'approche par groupes fonctionnels pose cependant divers problèmes. Indépendamment de la modélisation, la définition des groupes fonctionnels n'est pas stable vis-à-vis des caractéristiques biologiques  $C_1 \dots C_n$  sur lesquelles elle est basée. Par exemple à Paracou, différents groupes d'espèces sont obtenus selon que l'on se base sur les caractéristiques de croissance en

diamètre des espèces (Favrichon, 1994, 1995), sur leurs hauteurs (Collinet, 1997), sur leur répartition spatiale (Collinet, 1997), sur le mode de dissémination de leurs graines (Collinet, 1997), etc. Il n'est d'ailleurs pas prouvé qu'à une espèce soit associée une fonction dans l'écosystème (cf. p.268); il semblerait au contraire que les individus d'une même espèce puissent jouer des rôles différents selon l'environnement dans lequel ils croissent (Smith & Huston, 1989, p.62). Une approche plus pertinente pour classer les espèces consisterait (Smith & Huston, 1989) à s'appuyer, non pas sur des caractéristiques biologiques mesurées sur le terrain, mais sur des caractéristiques physiologiques qui définissent la fonction de réponse de l'espèce aux facteurs environnementaux.

Une autre approche, bien qu'elle ait été peu appliquée en modélisation jusqu'à présent, consisterait à utiliser les *attributs fonctionnels de plantes* (Gillison & Carpenter, 1994; Vanclay, 1994, p.244; Vanclay *et al.*, 1997). Dans cette approche, on ne cherche pas à déterminer l'espèce d'un individu, mais son mode, c'est-à-dire la combinaison d'attributs fonctionnels qui le caractérise.

**L'évolution des facteurs stationnels.** Pour simuler la dynamique d'une placette, il est également nécessaire de connaître l'évolution au cours du temps des facteurs stationnels: température, précipitations, teneur en éléments minéraux...

Certains modèles supposent les facteurs constants au cours du temps (Mohren *et al.*, 1991, JABOWA) ou plus simplement n'en tiennent pas compte (FORSKA dans sa première version, FORMIX).

Dans d'autres modèles, les facteurs évoluent au cours du temps, mais de façon indépendante de la végétation: la variation des facteurs stationnels est en fait donnée de façon exogène, et l'on regarde la réponse de la végétation à ces variations.

Les variations peuvent consister en des fluctuations aléatoires autour de valeurs moyennes (FORECE, cf. Kienast & Kuhn, 1989, p.10), ou présenter une tendance comme lorsque l'on simule un réchauffement de l'atmosphère suite à l'augmentation du taux de CO<sub>2</sub> (FORENA, cf. Solomon, 1986). Dans la deuxième version de FORSKA (Prentice *et al.*, 1993), les facteurs stationnels sont estimés sur un pas de temps annuel à partir de données, par intégration d'équations instantanées.

Dans les modèles les plus sophistiqués, la rétroaction de la végétation sur les facteurs stationnels est également modélisée (modèle de Pastor & Post, 1988). L'évolution temporelle des facteurs stationnels n'est alors plus indépendante de la dynamique de la végétation: la végétation entraîne un

changement du sol, qui entraîne un changement de la végétation, et ainsi de suite, d'où des phénomènes de succession complexes, que l'on observe parfois et dont les modèles de trouées les plus simples sont incapables de rendre compte (voir Mohren *et al.*, 1991 pour un exemple de transition d'une forêt de pins vers une forêt mélangée hêtre / chêne). Ces modèles nécessitent le couplage entre des modèles de trouées proprement dits et des modèles des flux de carbone, d'eau et de sels minéraux dans l'écosystème (cf. § A.5.1).

### **Intégration des placettes dans la dynamique du peuplement**

Une fois la dynamique d'une placette définie se pose le problème de reconstituer la dynamique du peuplement. Il faut pour cela définir d'une part le découpage de la forêt en placettes, d'autre part définir les interactions entre placettes.

**Découpage de la forêt en placettes.** Tous les modèles de trouées reposent sur un découpage régulier de la forêt en placettes géométriquement identiques, généralement des carrés (mais dans la mesure où la position des placettes n'entre pas en jeu, la forme des placettes n'a pas à être précisée).

La taille des placettes est l'élément le plus important de ce découpage. Elle varie entre 100 et 1000 m<sup>2</sup> suivant les modèles (cf. tableau A.3). La taille de la placette intervient implicitement dans le module croissance lorsque l'on calcule un indice foliaire (équations A.33, A.35) où que l'on somme sur les individus présents dans la placette (équations A.36, A.37). Shugart & West (1979) ont montré pour le modèle FORET que seul un certain intervalle de valeurs de la surface des placettes donne un fonctionnement correct du modèle, le « bon fonctionnement » étant défini à l'aide de deux critères. Lorsque la placette est trop petite, le réducteur linéaire défini par (A.36) prend un poids démesuré, et la croissance des arbres est anormalement ralentie (Coffin & Urban, 1993, p.170) ; lorsque la placette est trop grande, la surface foliaire totale varie peu autour de sa valeur moyenne (la valeur moyenne de  $\sum La$  est approximativement proportionnelle à la surface de la placette, tandis que ses variations ont une amplitude approximativement constante quelque soit la taille de la placette), de sorte que seules les espèces tolérantes à l'ombre peuvent subsister.

Dans la mesure où un individu doit pouvoir atteindre sa taille maximale, et dans la mesure où la mort d'un arbre dominant doit correspondre à une forte augmentation de la ressource lumineuse, la taille adéquate de la placette doit correspondre à la *zone d'influence d'un individu de taille maximale* (Shugart *et al.*, 1992).

D'autres études de l'influence de la taille de la placette (Prentice & Leemans, 1990, p.348 ; Smith & Urban, 1988) montrent que le choix de la taille de placette doit dépendre aussi du mode de fonctionnement de la forêt (Leemans & Prentice, 1987, p.155 ; Prentice & Leemans, 1990, p.351) : lorsque la forêt fonctionne à l'aide de petites ouvertures permettant le remplacement des espèces climaciques mais empêchant l'établissement des espèces pionnières (qui ont besoin d'un éclaircissement direct pour germer), la taille des placettes doit être plus grande que la taille du houppier d'un arbre dominant. Ainsi dans FORSKA la taille de la placette est prise volontairement très grande pour défavoriser l'espèce pionnière *Pinus sylvestris* (Leemans & Prentice, 1987 ; Prentice & Leemans, 1990), qui dans une dynamique par trouées simples disparaîtrait, et qui ne se maintient sur le long terme dans la réalité que grâce à des perturbations de grande amplitude (incendies). Au contraire lorsque la forêt fonctionne sur un mode où l'on observe dans chaque trouée la succession complète des espèces pionnières jusqu'aux espèces climaciques, la taille des placettes doit être suffisamment petite pour permettre un éclairage direct du sol (figure A.6).

**Interactions entre placettes.** Bien que la nécessité de faire des modèles spatialisés pour rendre compte de l'hétérogénéité spatiales des forêts ait été soulignée depuis longtemps (Horn *et al.*, 1989, p.266 ; Kohyama, 1989, p.633), la plupart des modèles de trouées supposent les placettes indépendantes. La dynamique du peuplement est alors simplement estimée en répétant un certain nombre de fois la dynamique d'une placette.

Quelques modèles cependant définissent des interactions entre placettes spatialement positionnées :

- ZELIG (Smith & Urban, 1988 ; Urban *et al.*, 1991) est basé sur un découpage de la forêt en placettes de 100 m<sup>2</sup>. La dynamique d'une placette (recrutement, croissance, mortalité) est modélisée comme dans JABOWA, à cela près que les réducteurs de la compétition pour la lumière et pour les ressources souterraines sont calculés en sommant la surface foliaire (équation A.33) ou la biomasse (équation A.36) sur tous les arbres présents dans un périmètre de 400 m<sup>2</sup> entourant la placette. Cela revient à travailler avec des placettes de 400 m<sup>2</sup> se chevauchant. Les interactions ainsi définies n'affectent finalement que le module croissance ;
- dans FORMIX (Bossel & Krieger, 1991 ; Schäfer *et al.*, 1992) au contraire, les interactions entre placettes modifient les modules recrutement et mortalité, mais pas la croissance. Sont modélisés la dispersion des graines

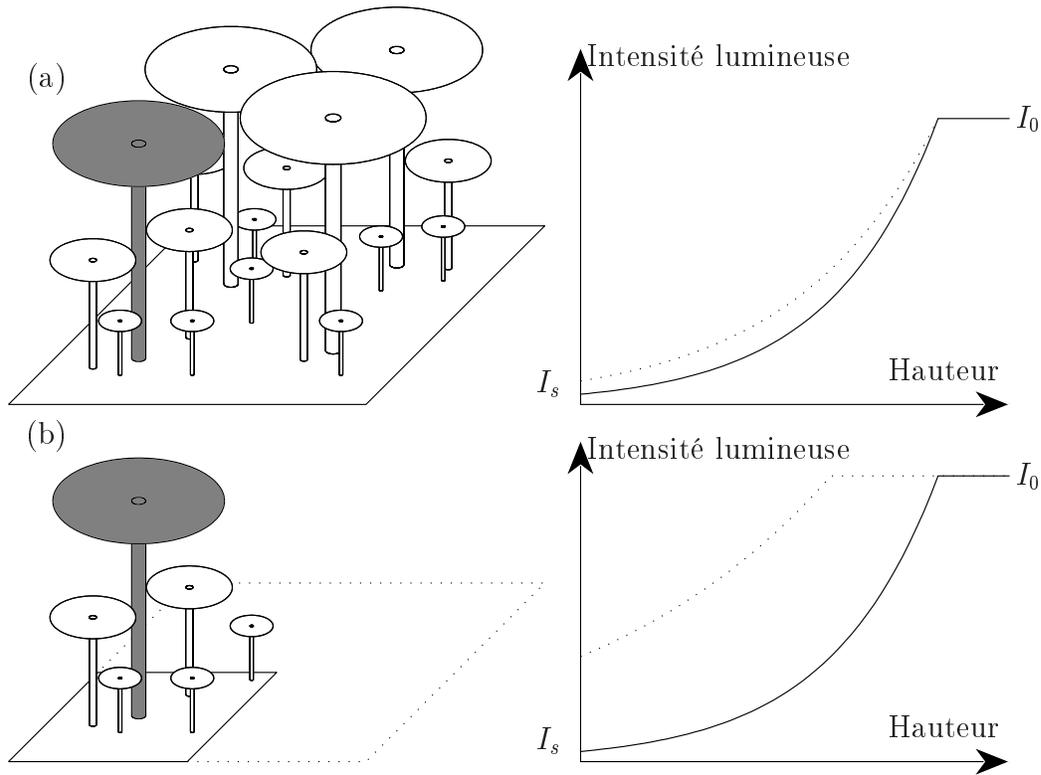


FIG. A.6: Influence de la taille des placettes: (a) lorsque la placette est grande, la disparition d'un dominant (en gris) a peu d'incidence sur la distribution verticale de la lumière; (b) lorsque la cellule est petite, la disparition d'un dominant a beaucoup d'influence sur la distribution verticale de la lumière. Sur les graphiques de droite est schématisée la distribution verticale de la lumière avant (—) et après (····) la disparition du dominant:  $I_0$  est l'intensité lumineuse à découvert et  $I_s$  l'intensité lumineuse au sol.

et les chablis, c'est-à-dire la chute d'un arbre dominant pouvant entraîner des dégâts dans une placette voisine de celle à laquelle il appartient ;

- dans MOSEL (Malanson, 1996 ; Malanson & Armstrong, 1996) la dispersion des graines est également modélisée spatialement : la probabilité qu'a une graine de couvrir une distance  $d$  est proportionnelle à  $d^{-\alpha}$ , où le paramètre  $\alpha$  dépend du mode de dispersion (vent, animal...) (Charles-Dominique, 1995 ; Levey, 1988).

#### A.4.5 Application et validation des modèles de trouées

Les modèles de trouées sont à l'origine des modèles de succession végétale. Leurs applications aussi bien que leur validation se sont faites en fonction de cette caractéristique.

**Validation.** Bien que ce soient des modèles arbre, les modèles de trouées ont été validés à un niveau de description du peuplement plus grossier. En tout état de cause, la qualité d'un modèle de succession ne se juge à l'échelle de l'arbre. Les modèles de trouées montrent une bonne capacité à reproduire la composition spécifique (Kienast & Kräuchi, 1991 ; Kienast & Kuhn, 1989 ; Shugart *et al.*, 1980) ou la répartition en classes de diamètre par espèce (Dale & Gardner, 1987, p.88 ; Leemans & Prentice, 1987 ; Prentice & Leemans, 1990) de forêts réelles. Les tests des modèles de trouées qui ont été menés sont passés en revue dans Shugart *et al.* (1992, p.22-25 et 27-28).

**Applications.** Du fait de la description individuelle qui est faite de chaque arbre, les modèles de trouées offrent une description précise du peuplement. Leur statut de modèle de succession en fait par ailleurs de bons candidats pour évaluer les conséquences des changements globaux sur la composition floristique des forêts. Ils ont été utilisés en forêt tempérée pour simuler les scénarios possibles de développement de la forêt dans des conditions non observables :

- simulation de l'impact de perturbations d'origine humaine ou naturelle sur les forêts (Kienast & Kuhn, 1989), notamment la pollution atmosphérique (Dale & Gardner, 1987) ;
- simulation des conséquences de changements climatiques globaux sur les formations végétales (Prentice *et al.*, 1993), notamment l'augmentation du taux de CO<sub>2</sub> atmosphérique (Pastor & Post, 1988 ; Shugart *et al.*, 1992 ; Solomon, 1986) ;

- simulation d'aménagements forestiers (Mohren *et al.*, 1991), etc.

En forêt tropicale, les modèles de trouées ont été utilisés comme un outil pour le gestionnaire, afin de simuler la dynamique de « récupération » de la forêt pour différents volumes et fréquences de coupes (Bossel & Krieger, 1991 ; Schäfer *et al.*, 1992).

Les modèles de trouées ont également été employés dans des études d'écologie plus théoriques : effet de la mortalité des arbres et de la dispersion des graines sur la diversité spécifique (Malanson, 1996), théorie de la succession forestière (Huston & Smith, 1987), séparation des niches écologiques (Smith & Huston, 1989), etc.

**L'élargissement du concept de la mosaïque.** Les modèles de trouées ont été développés à l'origine par des forestiers pour modéliser la dynamique forestière. Le concept de la mosaïque a cependant été étendu à d'autres écosystèmes que la forêt, et des modèles de trouées correspondant ont été développés (Coffin & Lauenroth, 1989 ; Coffin & Urban, 1993). Coffin & Lauenroth (1990) ; Coffin & Urban (1993) ; Lauenroth *et al.* (1993) ont ainsi développé STEPPE, un modèle de trouées pour des prairies semi-arides : le rôle joué par la compétition pour la lumière est maintenant joué par la compétition pour les ressources souterraines (essentiellement l'eau), et à la trouée créée par la mort d'un individu dans le couvert forestier correspond l'espace souterrain libéré par la mort des racines d'une plante. Mauchamp *et al.* (1994) présentent de même un modèle apparenté aux modèles de trouées de la dynamique de la végétation dans les brousses tigrées ; le modèle est spatialisé pour rendre compte de l'écoulement de l'eau, ressource clé.

#### A.4.6 Conclusion sur les modèles de trouées

Il est étonnant tout d'abord que les modèles de trouées dans leur forme la plus simple (JABOWA, FORSKA...) donnent des résultats aussi bons, alors qu'ils ne tiennent pas compte des interactions spatiales et qu'ils modélisent les processus biologiques de façon finalement assez grossière (Deutschman, 1996, p.2 et 5 ; Shugart *et al.*, 1992, p.18). Une interprétation possible de cette « qualité » des résultats est que les modèles de trouées s'appliquent dans un domaine où l'approximation du champ moyen (cf. § A.6.2 p.299) est bonne, c'est-à-dire que les interactions spatiales peuvent être justement négligées. Quoi qu'il en soit, il serait intéressant d'étudier les modèles de trouées en eux mêmes pour mieux comprendre leurs propriétés. À cause des phénomènes stochastiques pouvant avoir des répercussions à long terme, à cause de la non-linéarité des équations mises en jeu, les modèles de trouées sont difficilement

analysables tels quels autrement qu'en recourant à des simulations répétées (Levin *et al.*, 1997 ; Wissel, 1992, p.31). Il paraît nécessaire cependant de simplifier les modèles pour en extraire les traits qui contribuent le plus à la formation de ses résultats (Horn *et al.*, 1989). Une façon de procéder (Deutschman, 1996) serait de partir d'un modèle complexe et de le simplifier petit à petit en voyant à partir de quel moment les résultats se dégradent.

Il paraît nécessaire ensuite de faire évoluer les modèles de trouées :

- d'une part en les spatialisant : des interactions entre cellules devront être définies ;
- d'autre part en recherchant une échelle de modélisation intermédiaire entre celle utilisée par les modèles de trouées (taille d'un arbre dominant) et celle utilisée par les modèles démographiques spatialisés (Alvarez-Buylla & García-Barrios, 1993). Il faudrait alors passer des modèles de trouées à d'autres types de modèles, que ce soient des modèles basés sur des cellules emboîtées (Auger, 1995, p.270) ou des modèles de mosaïque (au sens de Houllier, 1995).

Une approche par automates cellulaires pourrait être envisagée dans une telle perspective, d'autant plus que de tels modèles conduisent naturellement à simplifier la représentation du système étudié (Besnard & Klein, 1995 ; Bouchon & Franc, 1996 ; Franc *et al.*, 1995 ; Jeltsch & Wissel, 1994 ; Wissel, 1992).

## A.5 Modèles faisant intervenir plusieurs niveaux de description

Les modèles de trouées peuvent être considérés comme des modèles qui font intervenir plusieurs niveaux de description dans la mesure où les interactions y sont décrites de façon non spatiale à l'échelle de la placette et de façon potentiellement spatiale aux échelles inférieures. D'autres catégories de modèles mélangent plusieurs échelles de description et sont ainsi difficilement classables dans le tableau A.1. Nous aborderons successivement le cas des modèles réductionnistes, des modèles désagrégatifs et enfin des modèles de liste d'arbres.

### A.5.1 Modèles réductionnistes

L'approche *réductionniste* (« bottom-up ») consiste à décomposer un système en ses composantes élémentaires et à modéliser chacune des compo-

santes séparément (Bascompte & Solé, 1995). L'opération de décomposition peut être répétée sur chacune des composantes à leur tour, et ainsi de suite par emboîtement successif. Les modèles ainsi obtenus fournissent des détails très pointus et visent (de façon illusoire?) à imiter la réalité. Leur développement a été rendu possible notamment par les progrès informatiques et la possibilité de réaliser des calculs intensifs en un temps et à un coût raisonnables (Levin *et al.*, 1997). L'inconvénient majeur de ces modèles est qu'ils tendent à être aussi complexes que les systèmes qu'ils modélisent, de sorte que le gain en compréhension des processus moteurs à l'échelle globale est quasi-nul.

Dans une direction ascendante, les modèles de dynamique forestière sont intégrés dans des modèles plus globaux. On trouve ainsi des modèles d'écosystèmes qui se servent de modèles arbre pour simuler la dynamique de la composante arborée de l'écosystème. Les modèles arbres sont alors connectés à des modèles de flux (flux de l'eau, flux de nutriments...), à des modèles de dynamique des autres composantes végétales, etc.

Lauenroth *et al.* (1993) proposent ainsi un super-modèle de dynamique des écosystèmes, résultant de l'intégration de quatre modèles : un modèle de trouées (ZELIG) qui décrit la dynamique des arbres ; un modèle de dynamique de la strate herbacée (STEPPE, cf. § A.4.5) ; un modèle de flux des nutriments, et un modèle de flux de l'eau. Les deux modèles de la végétation (ZELIG et STEPPE) sont intégrés dans un modèle VEGOMAT qui assure la compatibilité d'échelle, étant donné qu'un individu arbre se situe à une échelle plus petite qu'un individu herbe ; VEGOMAT communique avec les deux modèles de flux par le biais du super-modèle. Cette approche permet de modéliser la rétroaction de la végétation sur son environnement. De fait les résultats du modèle de trouées couplé aux modèles de flux diffèrent des résultats obtenus en faisant tourner le modèle de trouées seul. De même Kellomäki & Väisänen (1991) proposent un modèle couplant un modèle de trouées à un modèle de la végétation au sol dans une forêt boréale. Levine *et al.* (1993) proposent également un modèle d'écosystème obtenu par couplage du modèle de trouées ZELIG à un modèle de la dynamique du sol (eau, sels minéraux) et un modèle de transfert radiatif.

Dans une direction descendante, les modèles de dynamique forestière intègrent des modèles fonctionnant à une échelle plus fine que l'individu, notamment des modèles écophysologiques d'arbres (Bossel, 1986 ; Bossel & Schäfer, 1989 ; Bossel *et al.*, 1991 ; Deleuze, 1995 ; Mäkelä, 1997). Friend *et al.* (1993) proposent ainsi un modèle HYBRID résultant de la fusion entre le modèle de trouées ZELIG et un modèle écophysologique d'arbre. De même Luan *et al.* (1996) proposent un modèle FORDYN qui intègre quatre niveaux de description (depuis les processus démographiques à l'échelle de la population

jusqu'aux processus biochimiques à l'échelle de la cellule, en passant par la photosynthèse à l'échelle de la feuille et l'allocation de biomasse à l'échelle de l'arbre). On pourrait également envisager d'intégrer dans un modèle de trouées un modèle de prédiction de l'environnement lumineux de la couronne d'un arbre (Brunner, 1998 ; Chen *et al.*, 1994 ; Koop & Sterck, 1994 ; West & Wells, 1992).

Certains auteurs (Bossel, 1991 ; Friend *et al.*, 1993 ; Liu & Ashton, 1995 ; Urban *et al.*, 1991, p.109) estiment d'ailleurs que le développement futur des modèles arbre doit se faire dans le sens d'une plus forte intégration de processus physiologiques, aussi précisément que possible. L'enjeu, selon eux, est de remplacer les fonctions de croissance par des processus physiologiques qui permettent d'expliquer pourquoi les arbres poussent de la façon dont ils poussent, et pas seulement de décrire la croissance (Bossel *et al.*, 1991).

### A.5.2 Modèles désagrégatifs

Un modèle désagrégatif est, comme on l'a vu au paragraphe A.1.1, un modèle qui offre une description de la forêt au niveau microscopique alors que sa dynamique est calculée à partir de variables agrégées au niveau macroscopique. Selon les deux niveaux (microscopique et macroscopique) mis en cause, différents types de modèles sont obtenus.

#### Désagrégation du peuplement à la distribution

Les modèles désagrégatifs du peuplement à la distribution fonctionnent suivant le principe suivant : connaissant la distribution diamétrique  $f_1$  au temps initial  $t_1$ , et disposant d'un modèle de peuplement permettant de prédire les caractéristiques moyennes du peuplement au temps final  $t_2$  en fonction de ses caractéristiques au temps  $t_1$ , il s'agit de reconstruire la distribution diamétrique  $f_2$  au temps  $t_2$ . Le point crucial de cette démarche est l'inversion de l'opérateur d'agrégation  $\alpha$ , car elle se ramène à déduire d'une information partielle (une moyenne) une information plus complète (une fonction de distribution).

On peut distinguer deux approches pour résoudre ce problème :

1. approche paramétrique : on pose *a priori* que la distribution appartient à une famille de distributions continues paramétrée par  $\Theta$ . L'inversion de l'opérateur d'agrégation  $\alpha$  revient alors à estimer les paramètres  $\Theta$  à partir des caractéristiques moyennes du peuplement ;
2. approche non paramétrique : la fonction de distribution est empirique et est connue soit par un histogramme associant à des classes de diamètres

$(D_1, \dots, D_n)$  des probabilités  $(p_1, \dots, p_n)$ , soit inversement par des probabilités  $(p_1, \dots, p_n)$  auxquelles sont associés des quantiles  $(D_1, \dots, D_n)$  (Borders *et al.*, 1987).

Un exemple pour l'approche non paramétrique est fourni par Tang *et al.* (1997). Quant à l'approche paramétrique, plusieurs méthodes peuvent être distinguées (Knoebel & Burkhart, 1991) :

- prédiction des paramètres : cette méthode consiste à estimer directement les paramètres  $\Theta$  à partir de caractéristiques moyennes du peuplement telles que indice de fertilité, densité, âge (pour les peuplements équiennes), etc. (Burkhart & Strub, 1974 ; Watts, 1988) ;
- récupération des paramètres (« parameter recovery method ») : cette méthode consiste (Nepal & Somers, 1992) à modéliser l'évolution de moments de la distribution diamétrique tels que diamètre moyen  $\bar{D}$ , diamètre quadratique moyen  $\overline{D^2}$ , etc. Les paramètres  $\Theta$  sont ensuite estimés à partir des moments de la distribution. Il doit donc y avoir autant de moments qu'il y a de paramètres. Des exemples sont fournis par Cao (1997) ; Lindsay *et al.* (1996) ;
- prédiction des quantiles : cette méthode est identique à la méthode de récupération des paramètres, à cela près que ce sont  $k$  quantiles plutôt que  $k$  moments dont on modélise l'évolution ;
- distributions bivariées : cette méthode repose sur l'utilisation d'une distribution bivariée plutôt qu'univariée. Un exemple en est donné par Knoebel & Burkhart (1991).

## Désagrégation du peuplement à l'arbre

Connaissant une caractéristique globale du peuplement, telle que son accroissement en surface terrière totale  $\Delta B_{\text{tot}}$  par exemple, il s'agira de la désagréger en des caractéristiques individuelles  $\Delta B_i$  de manière à satisfaire la condition d'agrégation parfaite :  $\Delta B_{\text{tot}} = \sum_i \Delta B_i$ . Des exemples de tels modèles sont fournis par Dhôte (1994) ; McTague & Stansfield (1994) ; Pienaar & Harrison (1988) ; Somers & Nepal (1994) ; Zhang *et al.* (1993) et une synthèse figure dans Ritchie & Hann (1997).

### A.5.3 Modèles de liste d'arbres

Dans les modèles de liste d'arbres (on dit aussi *modèle de cohortes*), le peuplement est décrit par une collection d'états individuels  $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$  et

par des facteurs d'expansion  $Y_1, \dots, Y_N$  tels que  $Y_i$  est le nombre d'arbres du peuplement qui possèdent la caractéristique  $\mathbf{x}_i$  (Alder, 1995). Les modèles de liste d'arbres héritent donc des modèles arbre la description en états individuels ; ils héritent par ailleurs des modèles de distribution la description en effectifs par état. On peut les considérer en fin de compte comme des modèles de distribution en classes dont les bornes évoluent dans le temps selon un modèle de croissance individuelle. Le modèle de Vanclay (1989) en constitue un exemple.

La subtilité dans les modèles de liste d'arbres consiste à gérer le nombre d'états individuels, de manière à décrire précisément les états fréquents et moins précisément les états rares : des règles sont donc introduites pour fusionner des états voisins  $\mathbf{x}_i$  et  $\mathbf{x}_{i+1}$  lorsque  $Y_i$  ou  $Y_{i+1}$  est trop faible, ou pour au contraire éclater un état  $\mathbf{x}_i$  en deux lorsque  $Y_i$  est trop élevé.

## A.6 Agrégation entre modèles

Dans cette partie nous nous intéressons aux techniques d'agrégation d'un modèle en un modèle moins fin, établissant ainsi des passerelles entre les différentes catégories de modèles du tableau A.1. La recherche de telles méthodes de changement de niveau de description est relativement récente en foresterie (de telles méthodes existent depuis longtemps en physique par exemple). On peut citer le travail de Daniels & Burkhart (1988) comme précurseur dans le domaine.

Nous verrons d'abord une méthode générale, puis successivement le passage d'un modèle arbre dépendant des distances à un modèle arbre indépendant des distances, d'un modèle arbre indépendant des distances à un modèle de distribution (continue ou discrète) indépendant des distances, d'un modèle arbre sans interactions à un modèle de distribution sans interactions, d'un modèle arbre dépendant des distances à un modèle de distribution dépendant des distances, et d'un modèle arbre à un modèle de peuplement.

### A.6.1 Une méthode générale

Elle consiste à utiliser le modèle microscopique comme générateur de données pour caler le modèle macroscopique. Cela revient à substituer des données simulées à des mesures sur le terrain. Cette méthode est applicable dès que les variables nécessaires au calage du modèle macroscopique font partie des variables d'état du modèle microscopique. Même si elle peut donner des résultats pratiques satisfaisants, cette méthode ne permet pas d'analyser

la perte d'information subie en passant d'un modèle à l'autre puisqu'aucun lien formel entre les deux n'est explicité.

Par exemple Acevedo *et al.* (1995, 1996) présentent la modélisation de la dynamique d'un paysage à l'aide d'un modèle de succession végétale semi-markovien (cf. § A.3.2) dont les paramètres sont estimés à partir du modèle de trouées ZELIG : le paysage est découpé en placettes qui peuvent prendre quatre états selon les caractéristiques de la végétation dominante ; ZELIG sert à estimer les probabilités de transition d'un état à un autre et les temps d'attente dans un état. Le modèle de succession permet ensuite d'estimer les proportions de cellules dans chaque état, à l'échelle d'un morceau de paysage sur lequel les paramètres nécessaires à ZELIG peuvent être considérés comme constants.

Le même type de démarche est suivi par Wilson (1996, 1998) pour dégrader un modèle individuel dépendant des distances en un modèle à base d'équations intégrô-différentielles de type réaction-diffusion.

## A.6.2 Modèle arbre dépendant des distances → modèle arbre indépendant des distances

Daniels & Burkhart (1988) partent d'un modèle arbre dépendant des distances de la forme :

$$\begin{aligned}\Delta H &= \Delta H_{\text{pot}}(H, H/\bar{H}) \exp\left(-\frac{\alpha}{L}\right) \\ \Delta B &= \Delta B_{\text{pot}}(B, B/\bar{B}, C_r) \exp\left(-\frac{\alpha}{L}\right)\end{aligned}\tag{A.38}$$

avec :  $\alpha$  = paramètre constant,  $\bar{H}$  = hauteur moyenne des arbres du peuplement,  $\bar{B}$  = surface terrière moyenne des arbres du peuplement,  $C_r$  = rapport de la hauteur du houppier de l'arbre sur sa hauteur totale (« crown ratio » ; cf. Gourlet-Fleury, 1992),  $L$  = surface du polygone de Voronoï pondéré construit autour de l'arbre, normalisée de sorte que  $\sum L_i = 1$ . Les polygones de Voronoï pondérés s'obtiennent en partageant le plan entre deux arbres de surfaces terrières  $B_i$  et  $B_j$  situés en  $\mathbf{q}_i$  et  $\mathbf{q}_j$  par la droite perpendiculaire à  $(\mathbf{q}_i\mathbf{q}_j)$  passant par le barycentre de  $\{(\mathbf{q}_i, B_i), (\mathbf{q}_j, B_j)\}$  (Gourlet-Fleury, 1992 ; Mercier, 1997, p.25 ; Moore *et al.*, 1973). Le modèle dépend donc de trois indices de compétition indépendants des distances ( $H/\bar{H}$ ,  $B/\bar{B}$  et  $C_r$ ) et d'un indice dépendant des distances ( $L$ ).

Le passage à un modèle indépendant des distances est effectué en remplaçant l'indice  $L$  par sa moyenne sur le peuplement. Comme par définition  $\sum L_i = 1$ , cela revient simplement à remplacer  $L$  par  $1/N$  (où  $N$  est le nombre d'individus) dans les équations (A.38).

Deutschman (1996, chapitre 3) présente également une dégradation du modèle arbre dépendant des distances SORTIE (Pacala & Deutschman, 1995; Pacala *et al.*, 1996) en un modèle indépendant des distances. Dans SORTIE, un arbre est décrit par son diamètre, sa hauteur, le rayon et la profondeur de son houppier. Ces quatre variables sont reliées par trois équations d'état, de sorte qu'il n'y a qu'une seule variable indépendante. L'accroissement en diamètre (on choisit  $D$  comme variable indépendante) s'écrit :

$$\Delta D = \min \left\{ \frac{\alpha_3}{D}, D \frac{\alpha_1 L}{\alpha_2 + L} \right\}$$

où  $\alpha_1$  à  $\alpha_3$  sont des paramètres constants et  $L$  est un indice de compétition pour la lumière.

La lumière disponible en un point  $\mathbf{z} \in \mathbb{R}^3$  est estimée à partir de la photographie hémisphérique prise en ce point. Dans le modèle, une photographie hémisphérique correspond à une matrice  $\mathbf{n}(\mathbf{z}) = (n_{si})_{s=1\dots S, i=1\dots 216}$  où  $n_{si}$  est le nombre de houppiers de l'espèce  $s$  ( $S$  est le nombre total d'espèces présentes) intercepté par le  $i^{\text{e}}$  rayon lancé depuis le point  $\mathbf{z}$  (216 rayons sont lancés, ce qui correspond à une discrétisation de la voûte céleste en 36 valeurs d'azimut et 6 valeurs de zénith). L'indice  $L$  est fonction de  $\mathbf{n}$ , c'est-à-dire qu'il existe une fonction  $\psi$  telle que pour un arbre de hauteur  $H$  situé en  $\mathbf{q}$  :

$$L = \psi[\mathbf{n}(\mathbf{q}, H)] \tag{A.39}$$

Le passage à un modèle indépendant des distances s'effectue en remplaçant la « photographie hémisphérique »  $\mathbf{n}$  par sa moyenne spatiale. Plus précisément, soit  $U_h(\cdot, \mathbf{q})$  un noyau de lissage bidimensionnel de fenêtre  $h$ , tel que  $U_\infty$  est la distribution uniforme dans le plan et  $U_0(\cdot, \mathbf{q})$  est la distribution de Dirac en  $\mathbf{q}$ . La moyenne spatiale de  $\mathbf{n}$  à l'échelle  $h$  est :

$$\bar{\mathbf{n}}_h(\mathbf{q}, H) = \int \int U_h(\mathbf{s}, \mathbf{q}) \mathbf{n}(\mathbf{s}, H) d\mathbf{s}$$

Le modèle est alors défini en remplaçant  $\mathbf{n}$  par  $\bar{\mathbf{n}}_h$  dans l'équation (A.39).

Lorsque  $h = 0$ , on retrouve le modèle initial puisque  $\bar{\mathbf{n}}_0 = \mathbf{n}$ . Lorsque  $h \rightarrow \infty$ , on obtient un modèle arbre indépendant des distances puisque  $\bar{\mathbf{n}}_\infty$  ne dépend que de la hauteur  $H$ . L'avantage de cette approche est qu'elle permet d'envisager toutes les échelles intermédiaires ( $0 < h < \infty$ ). Deutschman (1996) montre ainsi (avec pour noyau une loi normale bivariée d'écart-type  $h$ ) que les résultats du modèle arbre dépendant des distances se dégradent dès que  $h > 10$  m.

Les dégradations de Daniels & Burkhardt (1988) et de Deutschman (1996) sont deux exemples d'une même méthode : l'*approximation du champ moyen*.

Cette approximation consiste à remplacer le voisinage spatial d'un individu par son voisinage moyen lorsque la portée du voisinage tend vers l'infini (Lesne, 1996, p.78 ; Pacala & Levin, 1997). Elle revient également à faire interagir un individu avec tous les autres avec la même intensité. Lorsque la fonction d'interaction est une fonction linéaire des états des arbres du voisinage (cf. modèle d'Ising en physique statistique), l'approximation du champ moyen équivaut encore à remplacer la variable d'interaction par sa moyenne sur le peuplement ou à faire interagir un individu avec un individu moyen (Franc *et al.*, 1999a, p.160). Dans le cas général toutefois, ces deux calculs ne sont pas équivalents aux deux précédents : Daniels & Burkhart (1988) et Deutschman (1996) considèrent ainsi la moyenne spatiale de  $L$  et  $\mathbf{n}$  respectivement, et non pas la moyenne sur les individus de  $\exp(-\alpha/L)$  ou  $L$ . D'autres façons de réaliser l'approximation du champ moyen sont vues au chapitre 3.

### A.6.3 Modèle arbre indépendant des distances $\rightarrow$ modèle de distribution discrète

Considérons une variable d'état d'un arbre, mettons la hauteur, et un modèle arbre indépendant des distances qui permet de calculer l'accroissement en hauteur  $\Delta H$ . Les états du modèle de distribution discrète correspondant sont faciles à définir : il suffit de discrétiser les hauteurs en  $P$  classes  $[H_i, H_{i+1}[$  ( $i = 1 \dots P$ ). La difficulté consiste à transformer l'accroissement continu  $\Delta H$  en une probabilité de passage de la classe  $i$  à la classe  $i + 1$  (approche stochastique), ou en une proportion d'arbres qui passent de la classe  $i$  à la classe  $i + 1$ .

Fulton (1991) suit ainsi une approche stochastique pour dégrader le modèle de trouées FORSKA en un modèle de strates FLAM : soit  $Y_i$  le nombre d'arbres de la  $i^e$  classe de hauteur qui survivent entre les instants  $t$  et  $t + 1$ , et  $\Delta H$  l'accroissement en hauteur calculé à l'aide des fonctions de croissance de FORSKA (en remplaçant la variable individuelle  $H$  par la hauteur moyenne  $(H_i + H_{i+1})/2$  de la classe  $i$ ). Le nombre d'arbres  $Y_{i \rightarrow i+1}^\bullet$  d'arbres qui passent de la classe  $i$  à la classe  $i + 1$  entre les instants  $t$  et  $t + 1$  est alors tiré suivant une loi binomiale :

$$Y_{i \rightarrow i+1}^\bullet \sim \mathcal{B}\left(Y_i, \frac{\Delta H}{H_{i+1} - H_i}\right) \quad (\text{A.40})$$

Lischke *et al.* (1998) suivent une approche déterministe pour dégrader le modèle de trouées FORCLIM en un modèle de strates DISCFORM, qui est le pendant exact de l'approche de Fulton. Le nombre d'arbres  $Y_{i \rightarrow i+1}$  d'arbres qui passent de la classe  $i$  à la classe  $i + 1$  entre les instants  $t$  et  $t + 1$  est en

effet calculé par :

$$Y_{i \rightarrow i+1} = \frac{\Delta H}{H_{i+1} - H_i} Y_i \quad (\text{A.41})$$

c'est-à-dire :  $Y_{i \rightarrow i+1} = E(Y_{i \rightarrow i+1}^\bullet)$ .

Une approche mixte, qui utilise la formule stochastique (A.40) lorsque  $Y_i$  est faible et la formule déterministe (A.41) lorsque  $Y_i$  est élevé, est présentée par Vanclay (1991b).

Bossel & Krieger (1991) utilisent une méthode différente, basée sur un seuil. Le peuplement est ici décrit par l'effectif  $Y_i$  et la biomasse  $W_i$  dans la  $i^e$  classe de hauteur. La dynamique entre les instants  $t$  et  $t + 1$  est définie par :

$$Y_{i \rightarrow i+1} = \begin{cases} 0 & \text{si } W_i/Y_i < \bar{W} \\ \beta Y_i & \text{sinon} \end{cases}$$

où  $\beta$  et  $\bar{W}$  sont respectivement une proportion et un seuil *fixes*. Comme la biomasse  $W_i$  dans la strate  $i$  s'accroît à un taux fixé par le modèle individuel, le seuil  $\bar{W}$  est régulièrement atteint ; quand le seuil est atteint,  $W_i$  est décré de la proportion  $\beta$  de manière à repasser en-dessous.

Daniels & Burkhart (1988) enfin proposent d'utiliser non pas des classes fixes et des effectifs qui varient, mais des effectifs fixes (à la mortalité près) et des classes dont les bornes varient. Dans ce cas  $Y_{i \rightarrow i+1} = 0$  et les bornes  $H_i$  des classes de hauteurs croissent au cours du temps selon la fonction de croissance du modèle individuel. On obtient en fait avec cette approche un modèle de liste d'arbres, tel qu'il a été défini au paragraphe A.5.3.

#### A.6.4 Modèle arbre indépendant des distances → modèle de distribution continue

Une méthode formelle, basée sur l'équation de Liouville, a été présentée au chapitre 3 pour passer d'un modèle arbre indépendant des distances à un modèle de distribution. Dans ce paragraphe on se contentera de présenter un exemple qui est la retranscription par Kohyama (1993) des modèles de trouées en modèles à base d'EDP. L'état d'une placette de la mosaïque forestière est défini par son âge  $\tau$  dans le cycle forestier, c'est-à-dire :  $\tau = 0$  correspond à une trouée. Soit  $F(t, \tau)$  la distribution en âge des cellules au temps  $t$ , c'est-à-dire :  $F(t, \tau)d\tau$  est le nombre de cellules dans la forêt dont l'âge dans le cycle forestier est compris entre  $\tau$  et  $\tau + d\tau$  au temps  $t$ .

Soit  $f_i(t, \tau, x)$  la distribution en âge et en diamètre de l'espèce  $i$  au temps  $t$ , c'est-à-dire :  $f_i(t, \tau, x)d\tau dx$  est le nombre d'arbres *dans la forêt* dont le diamètre est compris entre  $x$  et  $x + dx$  et dont la cellule à laquelle ils appartiennent a un âge compris entre  $\tau$  et  $\tau + d\tau$  au temps  $t$ .

La dynamique est modélisée par le système d'EDP :

$$\begin{aligned}\frac{\partial F}{\partial t} &= -\frac{\partial F}{\partial \tau} - m_{\text{gap}}F \\ \frac{\partial f_i}{\partial t} &= -\frac{\partial f_i}{\partial \tau} - \frac{\partial}{\partial x}(a_i f_i) - m_i f_i\end{aligned}$$

avec les conditions aux limites :

$$\begin{aligned}f_i(t, 0, x) &= f_{\text{surv}}(x) \int_0^\infty m_{\text{gap}}(\tau) f_i(t, \tau, x) d\tau \\ a_i(t, \tau, x_0) f_i(t, \tau, x_0) &= r_i(t, \tau) F(t, \tau) \\ F(t, 0) &= \int_0^\infty m_{\text{gap}}(\tau) F(t, \tau) d\tau\end{aligned}$$

où  $a_i(t, \tau, x)$  et  $m_i(t, \tau, x)$  sont respectivement la croissance et la mortalité au temps  $t$  des arbres de l'espèce  $i$  de diamètre  $x$  présents dans une cellule d'âge  $\tau$  ;  $r_i(t, \tau)$  est le taux de recrutement au temps  $t$  des arbres de l'espèce  $i$  dans les cellules d'âge  $\tau$  et  $x_0$  le diamètre de recrutement ;  $m_{\text{gap}}(\tau)$  est le taux de création de trouée dans une cellule d'âge  $\tau$  ; enfin  $f_{\text{surv}}(x)$  est la distribution en diamètre des arbres ayant survécu à la formation d'une trouée.

Le taux  $m_{\text{gap}}$  est estimé à partir d'observations ;  $f_{\text{surv}}$  est posé de façon arbitraire. La croissance  $a_i$ , la mortalité  $m_i$  et le recrutement  $r_i$  sont reliés empiriquement à la surface terrière cumulée des arbres de diamètre supérieur à  $x$  dans une cellule d'âge  $\tau$  :

$$B(t, \tau, x) = \frac{1}{F(t, \tau)} \sum_i \int_x^\infty \frac{\pi}{4} u^2 f_i(t, \tau, u) du$$

ce qui permet une résolution numérique du système d'EDP.

La surface terrière cumulée  $B$  des arbres de diamètre supérieur à  $x$  est un indice de compétition pour la lumière équivalent au LAI des modèles de trouées (défini par l'équation A.21) : Kohyama (1989) suppose en effet que la relation d'ordre définie par la hauteur des arbres est équivalente à la relation d'ordre définie par leur diamètre, et qu'il existe une relation d'allométrie avec un coefficient proche de 2 entre le diamètre des arbres et leur surface foliaire ;  $B(t, \tau, x)$  représente donc la surface foliaire cumulée des arbres qui dominent un arbre de diamètre  $x$  dans une cellule d'âge  $\tau$ .

Une approche semblable à celle de Kohyama est suivie par Clark (1991).

### A.6.5 Modèle arbre sans interactions → modèle de distribution sans interactions

Étant donné un modèle arbre sans interactions sur le diamètre par exemple :

$$\frac{dD}{dt} = a(D)$$

le passage à un modèle de distribution continue en temps continu s'effectue simplement en reportant la vitesse de croissance  $a$  dans l'équation de Fokker-Planck (A.8) page 253 (avec  $\mathbf{a} = 0$ ). L'équation obtenue est une équation de transport (ou équation de Liouville) dans la mesure où le terme de diffusion est absent. Lorsque la croissance est modélisée de façon stochastique :

$$\frac{dD}{dt} = a(D) + \mathfrak{w} \quad (\text{A.42})$$

le passage à l'équation de Fokker-Planck (A.8) reste valable en reportant la vitesse de croissance  $a$  et en posant :

$$\mathbf{a}^2 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\text{Var} \left[ \int_0^{\Delta t} \mathfrak{w}(s) ds \right]}{\Delta t}$$

Ces passages ont été justifiés au chapitre 3 (§ 3.4.4 p.165). Des exemples de cette démarche sont fournis par Hara & Wyszomirski (1994) ; Suzuki & Umemura (1974).

Le passage à un modèle de distribution en temps discret nécessite d'intégrer la vitesse de croissance  $a$  entre l'instant initial  $t_1$  et l'instant final  $t_2$  :

$$\Delta D = \varphi(D) = \xi(t_2) - D$$

où  $\xi(t)$  est la solution de l'équation différentielle :  $\xi' = a(\xi)$  et  $\xi(t_1) = D$ . Il suffit alors de reporter la fonction de croissance  $\varphi$  dans l'équation (A.14) page 257. Lorsque la croissance est modélisée de façon stochastique par (A.42), il faut interpréter le terme stochastique  $\mathfrak{w}$  comme la différentielle au sens d'Ito (Gardiner, 1985, chapitre 4) d'un processus temporel stochastique. Par exemple si  $\mathfrak{w}/\mathbf{a}$  est un bruit blanc,  $\int \mathfrak{w}(t) dt/\mathbf{a}$  est un processus de Wiener, et donc :

$$\frac{1}{\mathbf{a}} \int_{t_1}^{t_2} \mathfrak{w}(t) dt \sim \mathcal{N}(0, \sqrt{t_2 - t_1})$$

Donc :

$$\begin{aligned} \Delta D &= \int_{t_1}^{t_2} \frac{dD}{dt} dt = \int_{t_1}^{t_2} a[\xi(t)] dt + \int_{t_1}^{t_2} \mathfrak{w}(t) dt \\ &= \int_{t_1}^{t_2} \xi'(t) dt + \int_{t_1}^{t_2} \mathfrak{w}(t) dt \\ &= \xi(t_2) - \xi(t_1) + \int_{t_1}^{t_2} \mathfrak{w}(t) dt = \varphi(D) + \int_{t_1}^{t_2} \mathfrak{w}(t) dt \end{aligned}$$

ce qui nous ramène à l'équation (A.16) (p.257) avec :  $\varepsilon = \int_{t_1}^{t_2} \mathfrak{w}(t) dt \sim \mathcal{N}(0, \mathbf{a}\sqrt{t_2 - t_1})$ .

### A.6.6 Modèle arbre dépendant des distances → modèle de distribution dépendant des distances

La méthode permettant de passer d'un modèle arbre dépendant des distances à un modèle de distribution dépendant des distances a déjà été évoquée au paragraphe A.3.2. Elle consiste à considérer le modèle arbre comme un processus ponctuel dynamique. Supposons par exemple que l'on ait affaire à un modèle arbre dépendant des distances qui prédit la croissance en diamètre sous la forme :

$$\frac{dD}{dt} = a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \quad (\text{A.43})$$

avec  $a$  = vitesse de croissance en diamètre,  $\mathbf{q}$  = coordonnées spatiales dans le plan de l'arbre sujet et  $\vartheta$  = voisinage (dépendant des distances) de l'arbre sujet.

On discrétise temporairement l'espace des phases (qui est un produit : espace des coordonnées spatiales dans le plan  $\times$  intervalle des diamètres) en cellules infinitésimales de taille  $\Delta\mathbf{q} \times \Delta D$ , et on note  $N(\mathbf{q}, D) \Delta D$  le nombre d'arbres situés dans la cellule centrée sur  $(\mathbf{q}, D)$ . Le modèle étant considéré comme un processus ponctuel marqué,  $N(\mathbf{q}, D) \Delta D$  est une variable aléatoire qui donne le nombre d'individus localisés en  $\mathbf{q}$  à  $\Delta\mathbf{q}$  près et dont le diamètre vaut  $D$  à  $\Delta D$  près.

Selon un bilan analogue à celui réalisé pour obtenir l'équation maîtresse d'un processus de Markov (Pacala & Levin, 1997, p.213), la quantité  $N(\mathbf{q}, D) \Delta D$  peut varier de trois façons différentes pendant un pas de temps infinitésimal  $\Delta t$  :

1. elle varie de  $+Y_{D-\Delta D \rightarrow D}$  individus si  $Y_{D-\Delta D \rightarrow D}$  arbres croissent de la cellule  $(\mathbf{q}, D - \Delta D)$  dans la cellule  $(\mathbf{q}, D)$  ;
2. elle varie de  $-Y_{D \rightarrow D+\Delta D}$  individus si  $Y_{D \rightarrow D+\Delta D}$  arbres croissent de la cellule  $(\mathbf{q}, D)$  dans la cellule  $(\mathbf{q}, D + \Delta D)$  ;
3. elle varie de  $-M_D$  individus si  $M_D$  arbres de la cellule  $(\mathbf{q}, D)$  meurent.

En faisant le même raisonnement que Fulton (1991) (cf. § A.6.3, équation A.40),  $Y_{D-\Delta D \rightarrow D}$  suit une loi binomiale :

$$Y_{D-\Delta D \rightarrow D} \sim \mathcal{B}\left(N(\mathbf{q}, D - \Delta D) \Delta D, \frac{a(D - \Delta D, \vartheta_{\mathbf{q}, D - \Delta D}) \Delta t}{\Delta D}\right)$$

Lorsque  $\Delta t \rightarrow 0$  et en se restreignant à l'ordre 1 des probabilités, les deux seuls événements possibles sont 0 et 1 de probabilités respectives  $1 - \beta$  et  $\beta$  avec :

$$\beta = N(\mathbf{q}, D - \Delta D) a(D - \Delta D, \vartheta_{\mathbf{q}, D - \Delta D}) \Delta t$$

c'est-à-dire que  $Y_{D-\Delta D \rightarrow D}$  suit une loi de Bernoulli de paramètre  $\beta$ .

De la même façon, dans la limite  $\Delta t \rightarrow 0$ ,  $Y_{D \rightarrow D+\Delta D}$  suit une loi de Bernoulli de paramètre  $a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) N(\mathbf{q}, D) \Delta t$ , et  $M_D$  suit une loi de Bernoulli de paramètre  $m(D) N(\mathbf{q}, D) \Delta D \Delta t$  où  $m$  est le taux de mortalité. Finalement on a en moyenne sur toutes les réalisations possibles du modèle :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}[\Delta N(\mathbf{q}, D) \Delta D] &= \underbrace{(-1) \mathbb{E}[m(D) N(\mathbf{q}, D) \Delta D \Delta t]}_{\text{mortalité}} \\ &+ \underbrace{(-1) \mathbb{E}[a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) N(\mathbf{q}, D) \Delta t]}_{\text{flux sortant}} \\ &+ \underbrace{(+1) \mathbb{E}[a(D - \Delta D, \vartheta_{\mathbf{q}, D - \Delta D}) N(\mathbf{q}, D - \Delta D) \Delta t]}_{\text{flux entrant}} \end{aligned} \quad (\text{A.44})$$

où  $\Delta N(\mathbf{q}, D)$  est la variation de  $N(\mathbf{q}, D)$  pendant le temps  $\Delta t$ . En divisant chaque membre de l'équation (A.44) par  $\Delta t \Delta D \Delta \mathbf{q}$  et en prenant les limites  $\Delta t \rightarrow 0$  et  $\Delta D \rightarrow 0$ , on obtient :

$$\frac{\partial}{\partial t} \left\{ \frac{\mathbb{E}[N]}{\Delta \mathbf{q}} \right\} = -m \frac{\mathbb{E}[N]}{\Delta \mathbf{q}} - \frac{\partial}{\partial D} \left\{ \mathbb{E} \left[ a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \frac{N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}} \right] \right\}$$

En introduisant le moment d'ordre 1 du processus ponctuel marqué défini par :

$$\lambda(\mathbf{q}, D) = \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \frac{1}{\Delta \mathbf{q}} \mathbb{E}[N(\mathbf{q}, D)]$$

et en supposant que l'on peut intervertir la limite et le signe de dérivation partielle (cf. Lelong-Ferrand & Arnaudière, 1996, p.323), on trouve finalement :

$$\frac{\partial \lambda}{\partial t}(\mathbf{q}, D) = -m \lambda(\mathbf{q}, D) - \frac{\partial}{\partial D} \left\{ \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \frac{N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}} \right] \right\} \quad (\text{A.45})$$

La difficulté pour poursuivre les calculs vient :

1. de la non-linéarité éventuelle de la vitesse de croissance  $a$ ,
2. de la dépendance du voisinage  $\vartheta_{\mathbf{q}, D}$  vis-à-vis des valeurs de  $N$  sur les points aux alentours de  $\mathbf{q}$ ,

de sorte que l'on ne peut pas faire apparaître  $\mathbb{E}[N(\mathbf{q}, D)]$  dans le second terme du membre de droite de (A.45). On suppose désormais que la vitesse  $a$  admet un développement de Taylor par rapport aux variables  $N(\mathbf{q}', D')$  telles que

$(\mathbf{q}', D') \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}$ , du type :

$$\begin{aligned}
 a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) &= a^{(0)}(D) \\
 &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1}^{(1)}(D) \frac{N(\mathbf{q}_1, D_1)}{\Delta \mathbf{q}} \\
 &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} \sum_{(\mathbf{q}_2, D_2) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1, \mathbf{q}_2, D_2}^{(2)}(D) \frac{N(\mathbf{q}_1, D_1) N(\mathbf{q}_2, D_2)}{\Delta \mathbf{q}^2} \\
 &+ \dots
 \end{aligned} \tag{A.46}$$

de sorte que :

$$\begin{aligned}
 \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \frac{N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}} \right] &= a^{(0)}(D) \lambda(\mathbf{q}, D) \\
 &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1}^{(1)}(D) \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ \frac{N(\mathbf{q}_1, D_1) N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}^2} \right] \\
 &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} \sum_{(\mathbf{q}_2, D_2) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1, \mathbf{q}_2, D_2}^{(2)}(D) \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ \frac{N(\mathbf{q}_1, D_1) N(\mathbf{q}_2, D_2) N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}^3} \right] \\
 &+ \dots
 \end{aligned}$$

On introduit à présent les moments centrés d'ordre  $k$  du processus ponctuel, qui s'écrivent (cf. équation A.13) :

$$c^{(k)}(D_1 \dots D_k, \mathbf{q}_1 \dots \mathbf{q}_k) = \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \frac{1}{\Delta \mathbf{q}^k} \left\{ \mathbb{E} \left[ \prod_{i=1}^k N(\mathbf{q}_i, D_i) \right] - \prod_{i=1}^k \mathbb{E}[N(\mathbf{q}_i, D_i)] \right\}$$

de sorte que :

$$\begin{aligned}
 \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \frac{N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}} \right] &= a^{(0)}(D) \lambda(\mathbf{q}, D) \\
 &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1}^{(1)}(D) c^{(2)}(D_1, D, \mathbf{q}_1, \mathbf{q}) \\
 &+ \dots \text{ (moments centrés d'ordre } k \text{) } \dots \\
 &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1}^{(1)}(D) \lambda(\mathbf{q}, D) \lambda(\mathbf{q}_1, D_1) \\
 &+ \dots \text{ (} k \text{ produits des moments d'ordre 1) } \dots
 \end{aligned}$$

On note désormais  $a(D, \lambda|_{\vartheta_{\mathbf{q}, D}})$  l'expression obtenue en remplaçant dans l'expression (A.46) de  $a$  chaque  $N(\mathbf{q}_i, D_i) / \Delta \mathbf{q}$  par l'intensité  $\lambda(\mathbf{q}_i, D_i)$ , de sorte

que :

$$\begin{aligned} \lim_{\Delta \mathbf{q} \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \frac{N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}} \right] &= a(D, \lambda|_{\vartheta_{\mathbf{q}, D}}) \lambda(\mathbf{q}, D) \\ &+ \sum_{(\mathbf{q}_1, D_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}} a_{\mathbf{q}_1, D_1}^{(1)}(D) c^{(2)}(D_1, D, \mathbf{q}_1, \mathbf{q}) \\ &+ \dots \text{ (moments centrés d'ordre } k \text{) } \dots \end{aligned}$$

En fin de compte, l'équation d'évolution (A.45) de l'intensité  $\lambda$  s'écrit :

$$\boxed{\begin{aligned} \frac{\partial \lambda}{\partial t}(\mathbf{q}, D) &= -m\lambda(\mathbf{q}, D) - \frac{\partial}{\partial D} \left\{ a(D, \lambda|_{\vartheta_{\mathbf{q}, D}}) \lambda(\mathbf{q}, D) \right\} \\ &- \frac{\partial}{\partial D} \left\{ \sum_{k=1}^{\infty} \sum_{\substack{(D_1, \mathbf{q}_1) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D} \\ \dots \\ (D_k, \mathbf{q}_k) \in \vartheta_{\mathbf{q}, D}}} a_{D_1 \dots D_k, \mathbf{q}_1 \dots \mathbf{q}_k}^{(k)}(D) c^{(k+1)}(D_1 \dots D_k, D, \mathbf{q}_1 \dots \mathbf{q}_k, \mathbf{q}) \right\} \end{aligned}} \quad (\text{A.47})$$

La méthode permettant de passer du modèle arbre dépendant des distances dont la croissance s'exprime par (A.43) à l'EDP (A.47) s'appelle *méthode des moments* car l'équation finale (A.47) dépend des moments du processus ponctuels.

Plusieurs simplifications sont possibles à ce niveau :

- si le processus est homogène spatialement,  $\lambda$  n'est fonction que de  $D$  et les moments d'ordre supérieur ne dépendent que des distances entre points. On obtient alors un modèle de distribution dépendant *implicitement* des distances ;
- si les moments d'ordre supérieur ou égal à 2 sont négligeables, c'est-à-dire si le peuplement ne présente pas de structure interne, alors l'équation (A.47) se simplifie en une équation de transport :

$$\frac{\partial \lambda}{\partial t}(\mathbf{q}, D) = -m\lambda(\mathbf{q}, D) - \frac{\partial}{\partial D} \left\{ a(D, \lambda|_{\vartheta_{\mathbf{q}, D}}) \lambda(\mathbf{q}, D) \right\} \quad (\text{A.48})$$

Nous avons vu au chapitre 3 que cette même équation est obtenue si on interprète  $\lambda$  non plus comme le moment d'ordre 1 d'un processus ponctuel mais comme le résumé par une distribution d'une population de taille infinie située en  $\mathbf{q}$  (ce qui n'a guère de sens d'un point de vue biologique...)

Si de plus le processus est homogène spatialement, on retombe sur un modèle de distribution *indépendant* des distances.

Des exemples de tels calculs figurent dans Bolker & Pacala (1997, 1999); Bolker *et al.* (1998); Dieckmann *et al.* (1997); Law & Dieckmann (1998); Levin & Pacala (1997); Pacala & Levin (1997). Le calcul que nous venons de développer est cependant original car :

- il traite du cas général alors que les exemples cités sont réalisés pour des formes précises (souvent linéaires) des fonctions et en supposant l’homogénéité spatiale ;
- les exemples cités ne prennent en compte que le recrutement et la mortalité, et non pas la croissance, ce qui revient à considérer un processus ponctuel multivarié (s’il y a plusieurs espèces) plutôt qu’un processus ponctuels marqué.

Une application de la méthode des moments en tenant compte de la croissance est amorcé dans Pacala & Deutschman (1995) pour dégrader le modèle SORTIE en un modèle de distribution continue sur la hauteur. Malheureusement les auteurs font l’approximation :

$$\mathbb{E} \left[ a(D, \vartheta_{\mathbf{q}, D}) \frac{N(\mathbf{q}, D)}{\Delta \mathbf{q}} \right] \approx a(D, \mathbb{E}(\vartheta_{\mathbf{q}, D})) \frac{\mathbb{E}[N(\mathbf{q}, D)]}{\Delta \mathbf{q}}$$

qui leur permet de passer directement de l’équation (A.45) à l’équation (A.48). Cette approximation est justifiée en disant que les moments du processus d’ordre supérieur ou égal à 2 sont négligeables. Le modèle de distribution dépendant des distances ainsi obtenu a déjà été évoqué au paragraphe A.3.2 (p.255). La méthode des moments est également appliquée au cas d’un processus ponctuel bimarqué dans le chapitre 3.

### A.6.7 Modèle arbre $\rightarrow$ modèle de peuplement

Comme nous ne nous sommes pas attardés sur le cas des modèles de peuplement, nous ne fouillerons pas non plus les méthodes de passage des modèles arbre aux modèles de peuplement. Citons simplement en exemple Daniels & Burkhart (1988), dont le modèle arbre dépendant des distances a été présenté au paragraphe A.6.2 (équation A.38). Après approximation du champ moyen et en explicitant la forme des fonctions de croissance potentielle, le modèle s’écrit :

$$\begin{aligned} \Delta H &= \alpha_1 \left( \frac{H}{\bar{H}} - \alpha_2 H \right) \exp(-\alpha_3 N) \\ \Delta B &= \alpha_4 \left( C_r \frac{B}{\bar{B}} - \alpha_5 B \right) \exp(-\alpha_6 N) \end{aligned}$$

où  $\alpha_1$  à  $\alpha_6$  sont des paramètres constants et la signification des variables est précisée page 299 (équation A.38). Parmi ces dernières,  $H$ ,  $B$  et  $C_r$  sont des variables individuelles et  $\bar{H}$ ,  $\bar{B}$  et  $N$  sont des variables globales du peuplement. L'opérateur d'agrégation  $\alpha$  est la moyenne (cf. § A.2.1 p.246) :

$$\begin{aligned}\alpha(\Delta H) &= \Delta \bar{H} = \alpha_1 (1 - \alpha_2 \bar{H}) \exp(-\alpha_3 N) \\ \alpha(\Delta B) &= \Delta \bar{B} = \alpha_4 \left( \frac{\alpha(C_r B)}{\bar{B}} - \alpha_5 \bar{B} \right) \exp(-\alpha_6 N)\end{aligned}$$

Comme la dynamique de la hauteur est établie indépendamment de celle de la surface terrière et en transposant la définition de l'indépendance en probabilité à l'opérateur  $\alpha$ , on a :  $\alpha(C_r B) = \alpha(C_r) \alpha(B)$ , ce qui permet d'aboutir au modèle de peuplement :

$$\begin{aligned}\Delta \bar{H} &= \alpha_1 (1 - \alpha_2 \bar{H}) \exp(-\alpha_3 N) \\ \Delta \bar{B} &= \alpha_4 (\bar{C}_r - \alpha_5 \bar{B}) \exp(-\alpha_6 N)\end{aligned}$$

Le cas de figure présenté ici est néanmoins le plus simple dans la mesure où les fonctions de croissance sont essentiellement linéaires.

## A.7 Conclusion

Les modèles de dynamique forestière peuvent être classés selon deux axes transversaux :

- le niveau de description du peuplement : arbre, distribution ou peuplement ;
- la prise en compte ou non d'interactions, spatialisées ou non, entre arbres.

En forêt hétérogène, les modèles de peuplement sont *a priori* trop grossiers à l'échelle d'une parcelle de quelques hectares. Les modèles arbre ont été décrits de façon détaillée dans la littérature. Les modèles de distribution permettent également de reproduire des dynamiques complexes tout en se plaçant à un niveau de description plus synthétique que le niveau arbre.

La théorie de l'agrégation constitue par ailleurs un cadre mathématique adéquat pour étudier les changements de niveaux de description associés aux passages d'un modèle à un autre. Cette théorie offre un intérêt conceptuel mais en pratique les méthodes de changement de niveau de description n'y ont pas encore été véritablement intégrées. Ces méthodes sont constituées :

- de l'approximation du champ moyen pour passer d'un modèle dépendant des distances à un modèle indépendant des distances ;

- des méthodes issues de la théorie des processus stochastiques permettant de reformuler un modèle arbre, considéré comme un processus markovien, en une EDP de Fokker-Planck sur la densité de probabilité (état continu) ou en un modèle matriciel de transition (état discret) ;
- de l'équation de Liouville qui permet de reformuler un modèle arbre déterministe en une EDP de transport (linéaire ou non) sur la densité de probabilité ;
- de la méthode des moments permettant de passer d'un modèle arbre dépendant des distances, considéré comme un processus ponctuel dynamique, à un système d'EDP sur les moments du processus.

Par ailleurs, des familles de modèles de dynamique forestière se situent par essence à l'interface entre deux niveaux de description. C'est le cas des modèles de trouées, qui utilisent une description au niveau arbre et des interactions non spatialisées à l'échelle de la placette et potentiellement spatialisées entre placettes. Les modèles de trouées sont de plus étroitement liés à l'interprétation naturaliste de la dynamique forestière comme une mosaïque d'éco-unités évoluant selon des cycles déphasés. Les modèles de trouées peuvent ainsi être vus comme une formalisation mathématique d'un tel modèle qualitatif.

C'est parce que les modèles de trouées permettent d'aborder la question du changement de niveau de description tout en gardant un lien avec des notions forestières qu'ils ont constitués le point de départ de ce travail. Les méthodes d'agrégation peuvent apparaître parfois comme un exercice mathématique qui se suffit à lui-même : le rôle du forestier est cependant d'estimer si les pertes d'information subies en passant d'un modèle de dynamique forestière à un modèle plus grossier sont acceptables en fonction de l'application visée.



# Annexe B

## Processus ponctuels

La théorie des processus ponctuels a été utilisée tout au long de ce travail, que ce soit :

- pour caractériser les répartitions spatiales à Paracou et les répartitions simulées par le modèle type modèle de trouées (chapitre 1) ;
- pour étudier les corrélations spatiales entre accroissement en surface terrière d'un groupe d'arbres et la taille de ses voisins (chapitre 2) ;
- pour reformuler un modèle arbre dépendant des distances considéré comme un processus ponctuel dynamique en une équation aux dérivées partielles sur l'intensité du processus (chapitre 3) ;
- pour placer un individu supplémentaire dans une répartition spatiale (chapitre 4).

Divers ouvrages (Cressie, 1991 ; Diggle, 1983 ; Stoyan & Stoyan, 1994 ; Ripley, 1981 ; Upton & Fingleton, 1985) et de nombreux articles (par exemple, en lien avec la foresterie, Batista & Maguire, 1998 ; Moeur, 1993 ; Penttinen *et al.*, 1992 ; Rathbun & Cressie, 1994 ; Sekretenko & Gavrikov, 1998) traitent des processus ponctuels. Le but de cette annexe est de montrer quelques résultats faisant appel à la théorie des processus ponctuels qui ont été utilisés dans le corps du texte. La première section rappelle quelques définitions et les notations. Dans la section B.2 la distribution de la variable de compétition du modèle type modèle de trouées est calculée pour un modèle booléen simple (résultat utilisé au chapitre 1). La section B.3 présente le lien entre la fonction  $K$  de Ripley en théorie des processus ponctuels et le covariogramme en théorie des variables régionalisées (résultat utilisé au chapitre 2). Enfin

dans la section B.4 une méthode permettant de placer un point supplémentaire dans un processus spatial de naissance et mort est exposée (résultat utilisé au chapitre 4).

## B.1 Définitions et notations

Les définitions données ici sont heuristiques. Pour des définitions respectant le formalisme mathématique, on se reportera à Cressie (1991, 3<sup>e</sup> partie).

### B.1.1 Processus ponctuel

Un nuage de points dans le plan, que l'on appellera désormais répartition spatiale, est défini par le nombre  $n$  de ses points et par leurs coordonnées  $\mathbf{q}_1, \mathbf{q}_2, \dots, \mathbf{q}_n \in \mathbb{R}^2$ . Alternativement, et de façon équivalente, une répartition spatiale peut être définie par la donnée, pour toute zone  $\mathcal{A}$  du plan, du nombre  $\varphi(\mathcal{A}) \in \mathbb{N}$  de points qui s'y trouvent. La fonction  $\varphi$  est appelée mesure de comptage localement finie (c'est une application de la tribu borélienne de  $\mathbb{R}^2$  dans  $\mathbb{N} \cup \{+\infty\}$ , telle que  $\varphi(\mathcal{A}) \in \mathbb{N}$  pour tout ouvert borné).

Un processus ponctuel est un processus stochastique qui génère des répartitions spatiales. Plus précisément, c'est une application mesurable d'un espace probabilisé dans une famille de mesures de comptage localement finies munie d'une tribu. On peut se représenter un processus ponctuel, noté  $N$ , comme une mesure de comptage localement finie  $\varphi$  aléatoire. En poursuivant cette représentation, on notera  $N(\mathcal{A})$  la variable aléatoire qui donne le nombre de points situés dans une zone  $\mathcal{A}$  du plan.

Un processus ponctuel définit une loi de probabilité  $\Pi_N$  sur la tribu des mesures de comptage localement finies. Pour un ensemble  $\Phi$  de mesures de comptage localement finies,  $\Pi_N(\Phi)$  est la probabilité que  $N$  appartienne à  $\Phi$ .

On se limite désormais à des processus simples (il ne peut y avoir plus d'un point au même endroit), homogène (le processus est invariant par toute translation du plan) et isotrope (le processus est invariant par toute rotation dans le plan).

### Caractéristiques du premier ordre

L'*intensité*, notée  $\lambda$ , est l'équivalent pour un processus ponctuel de l'espérance pour une variable aléatoire. C'est une densité telle que :

$$E(N(\mathcal{A})) = \int \int_{\mathcal{A}} \lambda(\mathbf{q}) d\mathbf{q}$$

$\lambda(\mathbf{q})$  s'interprète donc comme le nombre moyen de points par unité de surface en  $\mathbf{q}$ . Pour un processus homogène isotrope, l'intensité est constante.

### Caractéristiques du second ordre

On définit une *densité produit de second ordre*  $\rho$  dont l'interprétation est la suivante (Stoyan & Stoyan, 1994, p.248) : soit  $b(\mathbf{q})$  une boule infinitésimale de surface  $d\mathbf{q}$  centrée en  $\mathbf{q}$ . La probabilité qu'il y ait un point de  $N$  dans  $b(\mathbf{q})$  et un autre dans  $b(\mathbf{s})$  est égale à :

$$\rho(\mathbf{q}, \mathbf{s}) d\mathbf{q} d\mathbf{s}$$

Comme  $N$  est stationnaire isotrope,  $\rho$  n'est fonction que de  $r = \|\mathbf{q} - \mathbf{s}\|$ . On définit alors la fonction  $K$  de Ripley par (Stoyan & Stoyan, 1994, p.249) :

$$\begin{aligned} K(r) &= \frac{1}{\lambda^2} \int_0^r \rho(u) 2\pi u du & (B.1) \\ \lambda^2 K'(r) &= 2\pi r \rho(r) \end{aligned}$$

L'interprétation de la fonction  $K$  de Ripley est la suivante (Ripley, 1981, p.150) :

- soit  $\mathcal{D}$  le disque de rayon  $r$  centré sur un point quelconque du processus ;  $\lambda K(r)$  est le nombre moyen de points (autres que le point central) situés dans  $\mathcal{D}$  ;
- soit  $\mathcal{U}$  une zone de surface unité ;  $\lambda^2 K(r)$  est le nombre de paires de points  $(\mathbf{q}, \mathbf{s})$  distincts ( $\mathbf{q} \neq \mathbf{s}$ ) telles que  $\mathbf{q} \in \mathcal{U}$  et  $\|\mathbf{q} - \mathbf{s}\| \leq r$  (dans le dénombrement des paires de points on considère que  $(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \neq (\mathbf{s}, \mathbf{q})$ ).

Pour un processus de Poisson homogène (répartition aléatoire),  $K(r) = \pi r^2$ . Lorsque la répartition est agrégée (à l'échelle  $1/r$ ),  $K(r) > \pi r^2$  et lorsqu'elle est régulière (à l'échelle  $1/r$ ),  $K(r) < \pi r^2$ .

### B.1.2 Processus ponctuel marqué

Une répartition spatiale marquée est un nuage de points tel qu'à chaque point est associé une marque. Elle est définie par un ensemble  $\{(\mathbf{q}_i, x_i) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, i = 1 \dots n\}$ , ou alternativement par une mesure de comptage localement finie  $\varphi$  telle que  $\varphi(\mathcal{A}, \mathcal{F})$  est le nombre de points situés dans  $\mathcal{A}$  et dont la marque appartient à  $\mathcal{F}$ , pour toute zone  $\mathcal{A}$  du plan et tout sous-ensemble  $\mathcal{F}$  de  $\mathbb{R}$ .

Un processus ponctuel marqué peut être vu, comme précédemment, comme une mesure de comptage localement finie  $\varphi$  aléatoire.

### B.1.3 Processus ponctuel bimarqué

C'est un processus ponctuel marqué dont la marque est un vecteur de  $\mathbb{R}^2$  plutôt qu'un réel. On note  $N_{mm}$  un processus ponctuel bimarqué, et  $N$  le processus ponctuel obtenu à partir de  $N_{mm}$  en intégrant sur la distribution des marques.

On peut définir une densité produit de second ordre  $\rho_{mm}$ , dont l'interprétation est la suivante (Penttinen *et al.*, 1992 ; Stoyan & Stoyan, 1994, p.263) : soient  $b(\mathbf{q})$  une boule infinitésimale de surface  $d\mathbf{q}$  centrée en  $\mathbf{q}$ , et  $\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s})$  la variable aléatoire définie par :

$$\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s}) = \begin{cases} x_1 x_2^* & \text{si } b(\mathbf{q}) \text{ contient un point de marques } (x_1, x_1^*) \text{ de } N_{mm} \\ & \text{et si } b(\mathbf{s}) \text{ contient un point de marques } (x_2, x_2^*) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad (\text{B.2})$$

La moyenne de  $\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s})$  est alors égale<sup>1</sup> à  $\rho_{mm}(\mathbf{q}, \mathbf{s}) d\mathbf{q}d\mathbf{s}$ . Lorsque le processus est stationnaire isotrope,  $\rho_{mm}$  ne dépend que de  $r = \|\mathbf{q} - \mathbf{s}\|$ . On définit alors la fonction  $K_{mm}$  de Ripley par (Stoyan & Stoyan, 1994, p.303) :

$$K_{mm}(r) = \frac{1}{\lambda^2} \int_0^r \rho_{mm}(u) 2\pi u du \quad (\text{B.3})$$

où  $\lambda$  est l'intensité du processus  $N$ .

Soit  $\bar{x}$  et  $\bar{x}^*$  les espérances des deux marques, et  $K$  la fonction de Ripley de  $N$ . En l'absence de corrélation spatiale entre les marques,  $K_{mm}(r) = \bar{x}\bar{x}^* K(r)$ . Lorsqu'il y a corrélation positive entre les marques (à l'échelle  $1/r$ )  $K_{mm}(r) > \bar{x}\bar{x}^* K(r)$  et lorsqu'il y a corrélation négative (à l'échelle  $1/r$ )  $K_{mm}(r) < \bar{x}\bar{x}^* K(r)$ .

Ces résultats restent valables pour les processus ponctuels marqués : il suffit d'identifier les deux marques, de parler d'autocorrélation spatiale plutôt que de corrélation spatiale entre les marques, etc.

### B.1.4 Processus ponctuel multivarié

Un processus ponctuel multivarié peut être vu indifféremment

- comme un processus ponctuel marqué dont la marque est discrète et ne peut prendre qu'un nombre fini  $S$  de modalités,
- comme la réalisation conjointe de  $S$  processus ponctuels.

Lorsque  $S = 2$ , on parle de processus bivarié.

---

1. En prenant  $x_1 = x_2 = 1$ , on retrouve  $\rho_{mm} = \rho$ .

### B.1.5 Processus ponctuel bivarié

Un processus ponctuel bivarié résulte de la réalisation conjointe de 2 processus marginaux, d'intensités  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$ . Outre les densités produits de second ordre  $\rho_1$  et  $\rho_2$  définies pour chacun des processus marginaux, on peut définir une *densité produit croisée de second ordre*  $\rho_{12}$ , dont l'interprétation est la suivante (Penttinen *et al.*, 1992 ; Stoyan & Stoyan, 1994, p.264) : soit  $b(\mathbf{q})$  une boule infinitésimale de surface  $d\mathbf{q}$  centrée en  $\mathbf{q}$ . La probabilité qu'il y ait un point de type 1 dans  $b(\mathbf{q})$  et un autre de type 2 dans  $b(\mathbf{s})$  est égale à :

$$\rho_{12}(\mathbf{q}, \mathbf{s}) d\mathbf{q} d\mathbf{s}$$

Comme  $N$  est stationnaire isotrope,  $\rho_{12}$  n'est fonction que de  $r = \|\mathbf{q} - \mathbf{s}\|$ . On définit alors la fonction  $K_{12}$  de Ripley par (Cressie, 1991, p.698) :

$$K_{12}(r) = \frac{1}{\lambda_1 \lambda_2} \int_0^r \rho_{12}(u) 2\pi u du$$

Plusieurs hypothèses peuvent être faites sur la distribution des marques 1 et 2 au sein de la répartition spatiale (Picard, 1996). Les deux plus courantes sont :

- indépendance des processus marginaux (Cressie, 1991, p.699) : cette hypothèse signifie que chacun des processus marginaux est réalisé indépendamment de l'autre. Cela implique :

$$K_{12}(r) = \pi r^2$$

la réciproque étant fautive (Cressie, 1991, p.700) ;

- étiquetage aléatoire (« random labelling ») : cette hypothèse signifie que, partant de la répartition spatiale sans distinction de type, la marque de chaque point lui est affecté au hasard selon une loi de Bernoulli de paramètre  $p$ , où  $p$  est la proportion de points de type 1. On a alors (Diggle & Chetwynd, 1991) :

$$K_{12}(r) = K_1(r) = K_2(r) = K(r)$$

où  $K_i$  est la fonction de Ripley du processus marginal  $i$ , et  $K$  est la fonction de Ripley du processus sans distinction de type.

L'étiquetage aléatoire n'est équivalent à l'indépendance des processus marginaux  $N_1$  et  $N_2$  que si  $N_1$  et  $N_2$  sont des processus de Poisson homogènes (Diggle, 1983, p.93).

### B.1.6 Processus booléen

Un processus booléen (Stoyan & Stoyan, 1994, p.349) résulte de l'association à chacun des points d'un processus ponctuel d'un sous-ensemble tiré au hasard. Plus précisément, soit  $\mathbf{X}$  une loi de tirage de sous-ensembles compacts de  $\mathbb{R}^2$  ;  $\mathbf{X}$  est appelé le *grain*. Soit  $N$  un processus ponctuel. Un processus booléen est alors défini par l'union

$$\bigcup_{\mathbf{q}_n \in N} (\mathbf{x}_n \oplus \mathbf{q}_n)$$

où les  $\mathbf{x}_i$  sont indépendants et identiquement distribués selon  $\mathbf{X}$ , et  $\mathbf{x}_n \oplus \mathbf{q}_n$  désigne le sous-ensemble  $\mathbf{x}_n$  translaté de  $\mathbf{q}_n$ .

### B.1.7 Processus ponctuel temporel

Lorsqu'un processus ponctuel dépend d'un paramètre continu que l'on identifie au temps, on parle de processus ponctuel temporel (Cressie, 1991, p.719). Un cas particulier important est le processus spatial de naissance et de mort, qui est défini une répartition spatiale dont les points disparaissent (mort) ou apparaissent (naissance) au cours du temps (Cressie, 1991, p.678).

## B.2 Distribution de l'indice de compétition pour des modèles booléens simples

L'objectif de cette partie est d'étudier la distribution de la variable de compétition  $L$  (définie par l'équation 1.9 p.22) pour des répartitions spatiales des houppiers des arbres que l'on contrôle. Une répartition spatiale de houppiers est défini par un processus booléen (cf. § B.1.6), qui associe à chaque position d'arbre un disque de rayon aléatoire qui représente son houppier.

Dans un premier temps (§ B.2.1) nous poserons formellement le problème, pour un processus booléen tel que les arbres sont répartis au hasard et que les houppiers sont distribués suivant une loi exponentielle. Puis nous tâcherons d'obtenir une expression analytique de la distribution de  $L$  (§ B.2.2). Celle-ci sera ensuite estimée par des simulations (§ B.2.3). Enfin la distribution de  $L$  sera estimée, toujours par simulation, pour d'autres processus booléens.

## B.2.1 Position du problème

**Définition du modèle booléen.** On considère le modèle booléen suivant :

- les germes  $\mathbf{q}_i$  sont définis par un processus ponctuel de Poisson homogène, d'intensité  $\lambda$ ,
- le grain prototype est un disque de rayon  $R \geq r_c$  tel que  $(R - r_c)$  suit une loi exponentielle de paramètre  $\mu$ .

On note  $(\mathbf{q}_i, R_i)_{i \in \mathbb{N}}$  une réalisation de ce processus booléen. Le grain  $(\mathbf{q}_0, R_0)$  est un grain quelconque du processus. On réordonne les indices des grains de façon à ce que  $\mathbf{q}_i$  soit le  $i^e$  plus proche voisin de  $\mathbf{q}_0$ .

**Propriétés du modèle booléen.** Les  $R_i$  ( $i \in \mathbb{N}$ ) sont des variables aléatoires indépendantes identiquement distribuées (i.i.d.) suivant une loi exponentielle de densité :

$$f(r) = \begin{cases} \mu \exp[-\mu(r - r_c)] & \text{si } r \geq r_c \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

On note :

$$D_i = \|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_0\|$$

la distance de  $\mathbf{q}_0$  à son  $i^e$  plus proche voisin. Sa densité  $g_i$  et sa fonction de répartition  $G_i$  sont (Stoyan & Stoyan, 1994, p.215) :

$$\begin{aligned} g_i(t) &= \frac{2(\lambda\pi)^i t^{2i-1}}{(i-1)!} \exp[-\lambda\pi t^2] \\ G_i(t) &= 1 - \left( \sum_{j=0}^{i-1} \frac{(\lambda\pi t^2)^j}{j!} \right) \exp[-\lambda\pi t^2] \\ &= \exp[-\lambda\pi t^2] \left( \sum_{j=i}^{+\infty} \frac{(\lambda\pi t^2)^j}{j!} \right) \end{aligned} \quad (\text{B.4})$$

Pour tout  $(i, j) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{N}$ ,  $D_i$  et  $R_j$  sont des variables aléatoires indépendantes. En revanche les  $D_i$  ne sont pas des variables aléatoires indépendantes. Soit  $g_{i|D_1 \dots D_{i-1}}$  la densité conditionnelle de  $D_i$  sachant  $D_1, D_2, \dots, D_{i-1}$  ; on a, pour tout  $i > 1$  :

$$\begin{aligned} g_{i|D_1 \dots D_{i-1}}(t) &= g_{i|D_{i-1}}(t) \\ &= \begin{cases} 2\lambda\pi t \exp[-\lambda\pi(t^2 - D_{i-1}^2)] & \text{si } t \geq D_{i-1} \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

et cette formule se généralise à  $i = 1$  en posant  $D_0 = 0$ .

*Démonstration* : la probabilité que  $D_i$  soit supérieur à  $t$  sachant  $D_1, D_2, \dots, D_{i-1}$  est égale à la probabilité que la couronne comprise entre les cercles de rayon  $D_{i-1}$  et  $t$  soit vide de tout point du processus. Pour un processus de Poisson homogène d'intensité  $\lambda$ , cela vaut (Stoyan & Stoyan, 1994, p.213) :

$$\Pr[D_i \geq t | D_{i-1}, \dots, D_1] = \exp\left[-\lambda\pi \left(t^2 - D_{i-1}^2\right)\right]$$

et la dérivée de cette expression donne l'équation (B.5), qui ne dépend pas des  $D_1, D_2, \dots, D_{i-2}$ . ■

**Définition de la variable de compétition  $L$ .** Étant donnée une réalisation  $(\mathbf{q}_i, R_i)_{i \in \mathbb{N}}$  du processus booléen, la variable de compétition  $L$  (définie par l'équation 1.9 p.22) pour le grain 0 s'écrit :

$$\begin{aligned} L &= \frac{1}{\pi R_0^2} \sum_{i=1}^{+\infty} \omega(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_0\|, R_0, R_i) \mathbf{I}(R_i > R_0) \\ &= \sum_{i=1}^{+\infty} \varphi(D_i, R_0, R_i) \end{aligned} \quad (\text{B.6})$$

où on a posé :

$$\varphi(d, a, b) = \frac{1}{\pi a^2} \omega(d, a, b) \mathbf{I}(b > a)$$

On rappelle que  $\mathbf{I}(p)$  est la fonction indicatrice de la proposition  $p$  (qui vaut 1 si  $p$  est vraie et 0 dans le cas contraire), et que  $\omega(d, a, b)$  est la surface d'intersection de deux disques de rayon  $a$  et  $b$  distants de  $d$ , dont l'expression est (Stoyan & Stoyan, 1994, annexe K) :

$$\omega(d, a, b) = \begin{cases} 0 & \text{si } d \geq a + b \\ \pi [\min(a, b)]^2 & \text{si } d \leq |a - b| \\ \omega^*(d, a, b) & \text{sinon} \end{cases} \quad (\text{B.7})$$

avec :

$$\begin{aligned} \omega^*(d, a, b) &= a^2 \left\{ \arccos\left(\frac{d^2 + a^2 - b^2}{2da}\right) \right. \\ &\quad \left. - \frac{d^2 + a^2 - b^2}{2da} \sqrt{1 - \left(\frac{d^2 + a^2 - b^2}{2da}\right)^2} \right\} \\ &\quad + b^2 \left\{ \arccos\left(\frac{d^2 + b^2 - a^2}{2db}\right) \right. \\ &\quad \left. - \frac{d^2 + b^2 - a^2}{2db} \sqrt{1 - \left(\frac{d^2 + b^2 - a^2}{2db}\right)^2} \right\} \end{aligned} \quad (\text{B.8})$$

On peut également calculer :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \omega^*}{\partial d}(d, a, b) &= -a \left( \frac{d^2 + b^2 - a^2}{d^2} \right) \sqrt{1 - \left( \frac{d^2 + a^2 - b^2}{2da} \right)^2} \\ &\quad - b \left( \frac{d^2 + a^2 - b^2}{d^2} \right) \sqrt{1 - \left( \frac{d^2 + b^2 - a^2}{2db} \right)^2} \end{aligned} \quad (\text{B.9})$$

On cherche à déterminer la distribution de la variable aléatoire  $L$ .

## B.2.2 Calcul de la distribution de $L$

Les calculs seront faits en trois étapes. On montrera tout d'abord que le  $i^{\text{e}}$  terme de la série (B.6) converge vers zéro en probabilité quand  $i \rightarrow \infty$ . Puis on donnera une expression de la distribution de  $L$  lorsque la série (B.6) est tronquée aux  $N$  premiers termes. Cette expression n'est cependant guère utilisable, et on ne poussera les calculs jusqu'au bout que pour  $N = 1$ .

### Probabilité que $\varphi(D_i, R_0, R_i)$ soit non nul

Le  $i^{\text{e}}$  terme de la série (B.6) représente la compétition exercée sur le grain  $(\mathbf{q}_0, R_0)$  par son  $i^{\text{e}}$  plus proche voisin. On a la majoration suivante :

$$\Pr[\varphi(D_i, R_0, R_i) \neq 0] \leq G_i(2r_c) + \exp(2\mu r_c) \left\{ \frac{2\lambda\pi}{i-1} \frac{(1-\mu r_c)}{\mu^2} + \frac{5}{i!} \left( \frac{25\lambda\pi}{\mu^2} \right)^i \right\}$$

où  $G_i(2r_c)$  est donné par l'équation (B.4) qui prouve que :

$$\boxed{\lim_{i \rightarrow +\infty} \{\Pr[\varphi(D_i, R_0, R_i) \neq 0]\} = 0}$$

*Démonstration* : comme  $(R_0 - r_c)$  et  $(R_i - r_c)$  sont des variables aléatoires i.i.d suivant une loi exponentielle de paramètre  $\mu$ ,  $\mu(R_0 + R_i - 2r_c)$  suit une loi gamma de paramètre 2. La densité de  $Z_i = R_0 + R_i$  est donc (Saporta, 1990, p.40) :

$$h(z) = \mu^2 (z - 2r_c) \exp[-\mu(z - 2r_c)], \quad z \geq 2r_c$$

et sa fonction de répartition :

$$H(z) = 1 - (1 + \mu(z - 2r_c)) \exp[-\mu(z - 2r_c)], \quad z \geq 2r_c$$

Par ailleurs :

$$\begin{aligned} \Pr[\varphi(D_i, R_0, R_i) \neq 0] &= \Pr[\omega(D_i, R_0, R_i) \neq 0, \mathbf{I}(R_i > R_0) \neq 0] \\ &= \Pr[D_i < R_0 + R_i, R_i > R_0] \\ &\leq \Pr[D_i < Z_i] \end{aligned}$$

Comme  $D_i$  et  $Z_i$  sont des variables aléatoires indépendantes,

$$\begin{aligned} \Pr[D_i < Z_i] &= \int_0^{+\infty} \Pr[t < Z_i] g_i(t) dt \\ &= \int_0^{2r_c} g_i(t) dt + \int_{2r_c}^{+\infty} (1 - H(t)) g_i(t) dt = G_i(2r_c) + I(i) \end{aligned}$$

avec :

$$I(i) = \frac{2(\lambda\pi)^i}{(i-1)!} \int_{2r_c}^{+\infty} (1 + \mu(t - 2r_c)) t^{2i-1} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu(t - 2r_c))\right] dt$$

Majorons à présent l'intégrale  $I(i)$ . On a :

$$\begin{aligned} I(i) &= \frac{2(\lambda\pi)^i}{(i-1)!} \exp(2\mu r_c) \left\{ (1 - 2\mu r_c) \int_{2r_c}^{+\infty} t^{2i-1} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] dt \right. \\ &\quad \left. + \int_{2r_c}^{+\infty} \mu t^{2i} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] dt \right\} \\ I(i) &\leq \frac{2(\lambda\pi)^i}{(i-1)!} \exp(2\mu r_c) \left\{ (1 - 2\mu r_c) \int_0^{+\infty} t^{2i-1} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] dt \right. \\ &\quad \left. + \int_0^{+\infty} \mu t^{2i} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] dt \right\} \end{aligned}$$

On montre facilement que :

$$\begin{aligned} \exp(-x) &< \frac{1}{x^2}, \quad \forall x > 0 \\ \exp(-x) &< \frac{1}{x^3}, \quad \forall x \geq 4, 5364 \dots \end{aligned}$$

donc :

$$t^{2i-1} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] < \frac{t^{2i-3}}{\mu^2} \exp\left[-\lambda\pi t^2\right], \quad \forall t > 0 \quad (\text{B.10})$$

$$\mu t^{2i} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] < \frac{t^{2i-3}}{\mu^2} \exp\left[-\lambda\pi t^2\right], \quad \forall t \geq \frac{5}{\mu} \quad (\text{B.11})$$

D'où :

$$\begin{aligned} I(i) &< \frac{2(\lambda\pi)^i}{(i-1)!} \exp(2\mu r_c) \left\{ \frac{(1 - 2\mu r_c)}{\mu^2} \int_0^{+\infty} t^{2i-3} \exp\left[-\lambda\pi t^2\right] dt \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{\mu^2} \int_{5/\mu}^{+\infty} t^{2i-3} \exp\left[-\lambda\pi t^2\right] dt + \mu \int_0^{5/\mu} t^{2i} \exp\left[-(\lambda\pi t^2 + \mu t)\right] dt \right\} \end{aligned}$$

et comme les fonctions intégrées sont positives et que  $\exp(-x) \leq 1, \forall x \geq 0$ ,

$$I(i) < \frac{2(\lambda\pi)^i}{(i-1)!} \exp(2\mu r_c) \left\{ \frac{2}{\mu^2} (1 - \mu r_c) \int_0^{+\infty} t^{2i-3} \exp\left[-\lambda\pi t^2\right] dt + \mu \int_0^{5/\mu} t^{2i} dt \right\}$$

Dans la première intégrale, on effectue le changement de variable  $u = \lambda\pi t^2$ , de sorte que :

$$I(i) < \frac{2(\lambda\pi)^i}{(i-1)!} \exp(2\mu r_c) \left\{ \frac{2}{\mu^2} (1 - \mu r_c) \int_0^{+\infty} \frac{u^{i-2}}{2(\lambda\pi)^{i-1}} \exp[-u] du + \frac{\mu}{2i+1} \left(\frac{5}{\mu}\right)^{2i+1} \right\}$$

d'où finalement :

$$I(i) < \exp(2\mu r_c) \left\{ \frac{2\lambda\pi\Gamma(i-1)(1-\mu r_c)}{(i-1)! \mu^2} + \frac{5}{i!} \left(\frac{25\lambda\pi}{\mu^2}\right)^i \right\}$$

■

### Approximation jusqu'au plus proche voisin d'ordre $N$

Soit  $p$  la densité de  $L$  :

$$p(l) dl = \Pr[l < L \leq l + dl] = \Pr\left[l < \sum_{i=1}^{+\infty} \varphi(D_i, R_0, R_i) \leq l + dl\right]$$

Comme la contribution du  $i^e$  plus proche voisin à  $L$  devient vite négligeable quand  $i$  augmente, on va désormais approcher  $\sum_{i=1}^{+\infty} \varphi(D_i, R_0, R_i)$  par  $\sum_{i=1}^N \varphi(D_i, R_0, R_i)$  en supposant  $N$  suffisamment grand. Comme  $0 \leq \varphi(D_i, R_0, R_i) \leq 1$  et dans la mesure où seuls les  $N$  plus proches voisins sont pris en compte, cela implique  $L \leq N$ . Donc pour  $l < N$ ,  $p(l) \approx p_N(l)$  avec :

$$p_N(l) dl = \Pr\left[l < \sum_{i=1}^N \varphi(D_i, R_0, R_i) \leq l + dl\right]$$

En utilisant la formule de Bayes et le fait que les  $R_i$  sont i.i.d, il vient :

$$p_N(l) dl = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \#_{i=1}^N \int_{r_c}^{+\infty} dr_i \Pr\left[l < \sum_{j=1}^N \varphi(D_j, r_0, r_j) \leq l + dl \mid R_0 = r_0, \dots, R_N = r_N\right] f(r_0) f(r_i)$$

où la notation  $\# f$  signifie :

$$\#_{i=1}^N \int_{a_i}^{b_i} dr_i = \int_{a_1}^{b_1} dr_1 \cdots \int_{a_N}^{b_N} dr_N$$

Comme de plus les  $R_i$  sont indépendants des  $D_j$ , l'expression de  $p_N$  se simplifie en :

$$p_N(l) dl = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \#_{i=1}^N \int_{r_c}^{+\infty} dr_i \Pr\left[l < \sum_{j=1}^N \varphi(D_j, r_0, r_j) \leq l + dl\right] f(r_0) f(r_i)$$

Comme  $\varphi(D_j, r_0, r_j) = 0$  lorsque  $r_0 > r_j$ , on va à présent distinguer la position de  $(r_1, \dots, r_N)$  par rapport à  $(r_0, \dots, r_0)$ . Soit  $\mathcal{A}$  l'ensemble des applications de  $\{1, \dots, N\}$  dans  $\{[r_c, r_0[, [r_0, +\infty[ \}$ .  $\text{Card}\mathcal{A} = 2^N$ .

$$p_N(l) dl = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \sum_{A \in \mathcal{A}} \left\{ \frac{N}{\#} \int_{A(i)} dr_i \right. \\ \left. \Pr \left[ l < \sum_{j \in A^{-1}([r_0, +\infty[)} \frac{\omega(D_j, r_0, r_j)}{\pi r_0^2} \leq l + dl \right] f(r_0) f(r_i) \right\}$$

En employant à nouveau la formule de Bayes, il vient :

$$p_N(l) dl = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \sum_{A \in \mathcal{A}} \left\{ \frac{N}{\#} \int_{A(i)} dr_i \frac{N}{\#} \int_{t_{j-1}}^{+\infty} dt_j \right. \\ \left. \Pr \left[ l < \sum_{k \in A^{-1}([r_0, +\infty[)} \frac{\omega(t_k, r_0, r_k)}{\pi r_0^2} \leq l + dl \right] f(r_0) f(r_i) g_{j|D_{j-1}}(t_j) \right\}$$

et comme pour un nombre  $x$ ,

$$\Pr[l < x \leq l + dl] = \delta(l = x) dl$$

où  $\delta$  est la distribution de Dirac, on obtient finalement :

$$p_N(l) = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \sum_{A \in \mathcal{A}} \left\{ \frac{N}{\#} \int_{A(i)} dr_i \frac{N}{\#} \int_{t_{j-1}}^{+\infty} dt_j \right. \\ \left. \delta \left( l = \sum_{k \in A^{-1}([r_0, +\infty[)} \frac{\omega(t_k, r_0, r_k)}{\pi r_0^2} \right) f(r_0) f(r_i) g_{j|D_{j-1}}(t_j) \right\}$$

Comme l'expression de  $\omega(t_k, r_0, r_k)$  est différente selon que  $t_k$  appartient à  $[0, r_k - r_0[$ , à  $[r_k - r_0, r_k + r_0[$  ou à  $[r_k + r_0, +\infty[$ , on va à nouveau distinguer la position de  $t_j$  par rapport à  $r_j - r_0$  et  $r_j + r_0$ . Pour  $A \in \mathcal{A}$  donné, soit  $\mathcal{B}_A$  l'ensemble des applications de  $A^{-1}([r_0, +\infty[)$  dans  $\{1, 2, 3\}$ .  $\text{Card}\mathcal{B}_A = 3^{\text{Card}A^{-1}([r_0, +\infty[)}$ . Pour tout  $B \in \mathcal{B}_A$ , on définit également  $\mathcal{I}B$  l'application qui à tout  $i \in \{1, \dots, N\}$  associe :

$$\mathcal{I}B(i) = \begin{cases} [t_{i-1}, +\infty[ & \text{si } i \notin A^{-1}([r_0, +\infty[) \\ [t_{i-1}, +\infty[ \cap [0, r_i - r_0[ & \text{si } i \in A^{-1}([r_0, +\infty[) \text{ et } B(i) = 1 \\ [t_{i-1}, +\infty[ \cap [r_i - r_0, r_i + r_0[ & \text{si } i \in A^{-1}([r_0, +\infty[) \text{ et } B(i) = 2 \\ [t_{i-1}, +\infty[ \cap [r_i + r_0, +\infty[ & \text{si } i \in A^{-1}([r_0, +\infty[) \text{ et } B(i) = 3 \end{cases}$$

Ainsi :

$$p_N(l) = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \sum_{A \in \mathcal{A}} \left\{ \frac{N}{\#} \int_{A(i)} dr_i \sum_{B \in \mathcal{B}_A} \left\{ \frac{N}{\#} \int_{\mathcal{I}B(j)} dt_j \right. \right.$$

$$\delta \left( l = \text{Card}B^{-1}(1) + \sum_{k \in B^{-1}(2)} \frac{\omega^*(t_k, r_0, r_k)}{\pi r_0^2} \right) f(r_0) f(r_i) g_{j|D_{j-1}}(t_j) \Bigg\}$$

où l'expression de  $\omega^*$  est donnée par l'équation (B.8). On peut encore écrire :

$$p_N(l) = \sum_{A \in \mathcal{A}} \sum_{B \in \mathcal{B}_A} \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \prod_{i=1}^N \int_{A(i)} dr_i \prod_{j=1}^N \int_{\mathcal{I}B(j)} dt_j \delta \left( l = \text{Card}B^{-1}(1) + \sum_{k \in B^{-1}(2)} \frac{\omega^*(t_k, r_0, r_k)}{\pi r_0^2} \right) f(r_0) f(r_i) g_{j|D_{j-1}}(t_j) \tag{B.12}$$

La densité  $p_N$  se décompose ainsi en une somme de  $I$  intégrales  $(2N + 1)$ -multiples, avec :

$$I = \sum_{A \in \mathcal{A}} \text{Card}\mathcal{B}_A = \sum_{A \in \mathcal{A}} 3^{\text{Card}A^{-1}([r_0, +\infty[)}$$

Comme il y a  $C_N^i$  façons de choisir  $i$  éléments parmi  $N$ ,

$$I = \sum_{i=0}^N C_N^i 3^i = 4^N$$

Le résultat intéressant que montre l'équation (B.12) est que  $p_N$  est la superposition d'une distribution continue et d'une distribution discrète. La distribution continue est obtenue à partir des termes pour lesquels  $B^{-1}(2) \neq \emptyset$ . Comme en effet<sup>2</sup> pour une bijection  $\phi$  :

$$\delta(y = \phi(x)) = \frac{\delta(x = \phi^{-1}(y))}{|\phi' \circ \phi^{-1}(y)|} \tag{B.13}$$

lorsque  $B^{-1}(2) \neq \emptyset$ , l'intégration de  $\delta(l = \text{Card}B^{-1}(1) + \sum_{k \in B^{-1}(2)} \omega^*(t_k, r_0, r_k))$  par rapport à  $t_k$  à  $r_0$  et  $r_k$  fixés conduit à une dépendance continue par rapport à  $l$ . La distribution discrète est au contraire obtenue à partir des termes

---

2. Le résultat énoncé peut se comprendre ainsi : quelles que soient  $f$  et  $g$  des fonctions test et  $\phi$  une bijection croissante,

$$\int \int f(y) g(x) \delta(y = \phi(x)) dx dy = \int f(\phi(x)) g(x) dx = (*)$$

On fait le changement de variable  $y = \phi(x)$ , d'où :

$$(*) = \int f(y) g(\phi^{-1}(y)) \frac{dy}{\phi' \circ \phi^{-1}(y)} = \int \int f(y) g(x) \frac{\delta(x = \phi^{-1}(y))}{\phi' \circ \phi^{-1}(y)} dx dy$$

pour lesquels  $B^{-1}(2) = \emptyset$ . Dans ce cas,  $\delta(l = \text{Card}B^{-1}(1))$  peut être sorti des intégrales. Comme  $\text{Card}B^{-1}(1)$  prend des valeurs entières et inférieures ou égales à  $N$ , la composante discrète de la distribution de  $L$  correspond à des probabilités non nulles  $\Pr[L = n]$ ,  $n = 1, \dots, N$ .

Les calculs explicites devenant vite épouvantables, on les fera simplement dans le cas  $N = 1$ .

### Calcul de la distribution pour $N = 1$

Pour  $N = 1$ , la formule (B.12) devient :

$$\begin{aligned} p_1(l) &= \delta(l = 0) \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_c}^{r_0} dr_1 \int_0^{+\infty} dt_1 f(r_0) f(r_1) g_1(t_1) \\ &\quad + \delta(l = 1) \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 \int_0^{r_1 - r_0} dt_1 f(r_0) f(r_1) g_1(t_1) \\ &\quad + \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 \int_{r_1 - r_0}^{r_1 + r_0} dt_1 \delta\left(l = \frac{\omega^*(t_1, r_0, r_1)}{\pi r_0^2}\right) f(r_0) f(r_1) g_1(t_1) \\ &\quad + \delta(l = 0) \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 \int_{r_1 + r_0}^{+\infty} dt_1 f(r_0) f(r_1) g_1(t_1) \end{aligned}$$

Notons  $I_1$  à  $I_4$  les quatre termes de cette somme.

$$I_1(l) = \delta(l = 0) \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_c}^{r_0} dr_1 f(r_0) f(r_1) = \frac{1}{2} \delta(l = 0)$$

puisque par changement de variable,  $\int_{r_c}^{+\infty} f(r_0) F(r_0) dr_0 = \int_0^1 u du$ . Par ailleurs la fonction de répartition de  $D_1$  est  $G_1(t) = 1 - \exp[-\lambda\pi t^2]$ , donc :

$$\begin{aligned} I_2(l) &= \delta(l = 1) \left\{ \frac{1}{2} - \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 f(r_0) f(r_1) \exp[-\lambda\pi (r_1 - r_0)^2] \right\} \\ I_4(l) &= \delta(l = 0) \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 f(r_0) f(r_1) \exp[-\lambda\pi (r_1 + r_0)^2] \end{aligned}$$

d'où en remplaçant  $f$  par son expression :

$$\begin{aligned} I_2(l) &= \delta(l = 1) \exp(2\mu r_c) \\ &\quad \times \left\{ \frac{1}{2} - \int_{r_c}^{+\infty} \int_{r_0}^{+\infty} \mu^2 \exp\left[-\left(\mu(r_1 + r_0) + \lambda\pi(r_1 - r_0)^2\right)\right] dr_1 dr_0 \right\} \\ I_4(l) &= \delta(l = 0) \exp(2\mu r_c) \int_{r_c}^{+\infty} \int_{r_0}^{+\infty} \mu^2 \exp\left[-\left(\mu(r_1 + r_0) + \lambda\pi(r_1 + r_0)^2\right)\right] dr_1 dr_0 \end{aligned}$$

On effectue le changement de variables suivant :

$$\begin{cases} u = r_1 + r_0 \\ v = r_1 - r_0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} r_0 = \frac{1}{2}(u - v) \\ r_1 = \frac{1}{2}(u + v) \end{cases}$$

dont le Jacobien vaut  $|J| = 2$ . Comme  $(r_0 \geq r_c, r_1 \geq r_0) \Leftrightarrow (u \geq v + 2r_c, v \geq 0)$ , le changement de variable donne :

$$\begin{aligned} I_2(l) &= \delta(l = 1) \exp(2\mu r_c) \left\{ \frac{1}{2} - \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} dv \int_{v+2r_c}^{+\infty} du \mu^2 \exp[-(\mu u + \lambda\pi v^2)] \right\} \\ I_4(l) &= \delta(l = 0) \frac{\exp(2\mu r_c)}{2} \int_0^{+\infty} dv \int_{v+2r_c}^{+\infty} du \mu^2 \exp[-(\mu u + \lambda\pi u^2)] \end{aligned}$$

Dans  $I_2$ , l'intégration selon  $u$  est immédiate et conduit à :

$$I_2(l) = \delta(l = 1) \frac{1}{2} \left\{ 1 - \mu \int_0^{+\infty} \exp[-(\mu v + \lambda\pi v^2)] dv \right\}$$

On peut écrire  $(\mu v + \lambda\pi v^2)$  sous la forme :

$$\lambda\pi \left( v + \frac{\mu}{2\lambda\pi} \right)^2 - \frac{\mu^2}{4\lambda\pi}$$

et faire le changement de variable  $t = \sqrt{2\lambda\pi} (v + \mu/2\lambda\pi)$ , de sorte que :

$$\begin{aligned} I_2(l) &= \delta(l = 1) \frac{1}{2} \left\{ 1 - \frac{\mu}{\sqrt{\lambda}} \exp\left(\frac{\mu^2}{4\lambda\pi}\right) \int_{\mu/\sqrt{2\lambda\pi}}^{+\infty} \frac{\exp(-t^2/2)}{\sqrt{2\pi}} dt \right\} \\ I_4(l) &= \delta(l = 0) \frac{\mu^2}{2\sqrt{\lambda}} \exp\left(\frac{\mu^2}{4\lambda\pi} + 2\mu r_c\right) \\ &\quad \times \int_0^{+\infty} dv \int_{\sqrt{2\lambda\pi}(v+2r_c+\mu/2\lambda\pi)}^{+\infty} \frac{\exp(-t^2/2)}{\sqrt{2\pi}} dt \end{aligned}$$

On reconnaît sous l'intégrale la densité d'une loi normale centré réduite, dont on note  $\mathcal{N}$  la fonction de répartition. Ainsi :

$$\begin{aligned} I_2(l) &= \delta(l = 1) \frac{1}{2} \left\{ 1 - \frac{\mu}{\sqrt{\lambda}} \left( 1 - \mathcal{N}\left(\frac{\mu}{\sqrt{2\lambda\pi}}\right) \right) \exp\left(\frac{\mu^2}{4\lambda\pi}\right) \right\} \\ I_4(l) &= \delta(l = 0) \frac{\mu^2}{2\sqrt{\lambda}} \exp\left(\frac{\mu^2}{4\lambda\pi} + 2\mu r_c\right) \\ &\quad \times \int_0^{+\infty} \left( 1 - \mathcal{N}\left(\sqrt{2\lambda\pi}(v + 2r_c) + \frac{\mu}{\sqrt{2\lambda\pi}}\right) \right) dv \end{aligned}$$

Un dernier changement de variable peut-être effectué dans l'intégrale  $I_4$ , qui doit finalement être estimée numériquement :

$$I_4(l) = \delta(l = 0) \frac{\mu^2}{2\lambda\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{\mu^2}{4\lambda\pi} + 2\mu r_c\right) \int_{\sqrt{2\lambda\pi}(2r_c+\mu/2\lambda\pi)}^{+\infty} (1 - \mathcal{N}(u)) du$$

Le calcul analytique de  $I_3$  ne peut être poussé aussi loin. On note  $\phi_{a,b}$  la fonction qui à  $r$  associe  $\frac{1}{\pi a^2} \omega^*(r, a, b)$ ,  $a$  et  $b$  étant fixés. En utilisant la formule (B.13), il vient :

$$I_3(l) = \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 \int_{r_1-r_0}^{r_1+r_0} dt_1 f(r_0) f(r_1) \frac{\delta(t_1 = \phi_{r_0, r_1}^{-1}(l))}{|\phi_{r_0, r_1}^l \circ \phi_{r_0, r_1}^{-1}(l)|} \\ \times 2\lambda\pi t_1 \exp[-\lambda\pi t_1^2]$$

Comme  $0 < l < 1$ ,  $\phi_{r_0, r_1}^{-1}(l)$  appartient à  $]r_1 - r_0, r_1 + r_0[$  et donc :

$$I_3(l) = -2\lambda(\pi\mu)^2 \exp(2\mu r_c) \int_{r_c}^{+\infty} dr_0 \int_{r_0}^{+\infty} dr_1 r_0^2 \phi_{r_0, r_1}^{-1}(l) \\ \times \frac{\exp\left[-\mu(r_0 + r_1) - \lambda\pi\left(\phi_{r_0, r_1}^{-1}(l)\right)^2\right]}{\frac{\partial\omega^*}{\partial d}\left(\phi_{r_0, r_1}^{-1}(l), r_0, r_1\right)}$$

où l'expression de  $\frac{\partial\omega^*}{\partial d}$  est donnée par l'équation (B.9). La fin du calcul est effectuée numériquement. Comme :

$$\frac{\partial\omega^*}{\partial d}(r_0 + r_1, r_0, r_1) = \frac{\partial\omega^*}{\partial d}(r_1 - r_0, r_0, r_1) = 0$$

l'intégrale  $I_3$  tend vers  $+\infty$  lorsque  $l \rightarrow 0^+$  ou que  $l \rightarrow 1^-$ .

### Application numérique

Le modèle booléen représente la répartition des arbres à Paracou,  $R$  étant le rayon des houppiers. Sur la parcelle 1 de Paracou (6,25 ha), il y a 3840 arbres en 1984, soit  $\lambda = 0,06144 \text{ m}^{-2}$ . Les diamètres au-dessus de 10 cm suivent une loi exponentielle de paramètre  $0,085 \text{ cm}^{-1}$  et le rapport rayon du houppier sur diamètre vaut  $0,09 \text{ m.cm}^{-1}$ , donc  $\mu = 0,944 \text{ m}^{-1}$  et  $r_c = 0,9 \text{ m}$ . Le résultat du calcul numérique de  $p_1$  est montré sur la figure B.1.

### B.2.3 Estimation de la distribution de $L$ par simulation

Le calcul analytique de la densité de  $L$  étant difficile, on a eu recours à des simulations pour l'estimer. Sur un carré de 400 m de côté, 9830 arbres ( $\lambda = 0,06144 \text{ m}^{-2}$ ) ont été placés au hasard. Pour chacun, un rayon de houppier est tiré selon une loi exponentielle de paramètre  $\mu$  à laquelle on ajoute  $r_c$ . Puis la variable  $L$  est calculée pour chaque arbre. Les effets de bord sont traités en considérant le carré comme un tore (conditions aux limites périodiques).

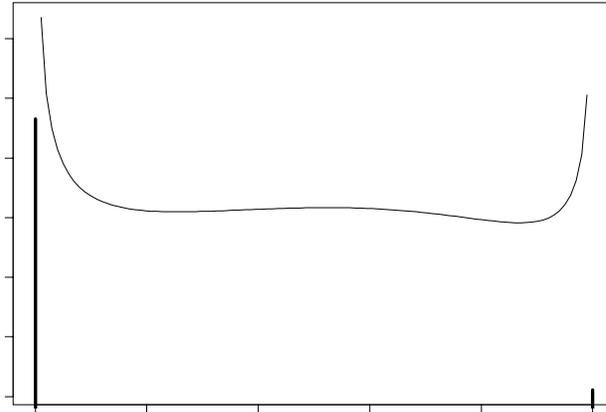


FIG. B.1: *Densité approximative de  $L$  obtenue en prenant en compte le 1<sup>er</sup> plus proche voisin. La densité est la superposition d'une distribution continue entre 0 et 1 (courbe), et d'une distribution discrète en 0 et 1 (barres).*

La distribution empirique de  $L$  pour différentes valeurs de  $\mu$  est représentée sur la figure B.2. On voit qu'à intensité constante, plus  $\mu$  est faible (*i.e.*  $E(R)$  élevé), plus la composante discrète de la distribution de  $L$  se fond dans la composante continue. Pour  $\mu < \frac{1}{2}$ , la composante discrète n'est plus apparente. Au contraire plus  $\mu$  est élevé (*i.e.*  $E(R)$  faible), plus la composante discrète est apparente et la composante continue réduite à une faible contribution à la probabilité totale.

## B.2.4 Autres modèles

D'autres modèles que le modèle booléen défini au paragraphe B.2.1 ont également été étudiés par simulation de Monte Carlo. Le modèle booléen est défini en deux points :

- une répartition spatiale des germes, en l'occurrence une répartition aléatoire ;
- un grain prototype, en l'occurrence un disque de rayon  $R \geq r_c$  tel que  $(R - r_c)$  suit une loi exponentielle.

Pour chacun de ces points, deux variantes du choix initial ont été étudiées :

- répartition spatiale des germes :
  1. répartition agrégée : les germes sont issus d'un processus ponctuel de Neyman-Scott de paramètres  $(\lambda, n_a, R_a)$  (défini au § 2.4.2 p.107),

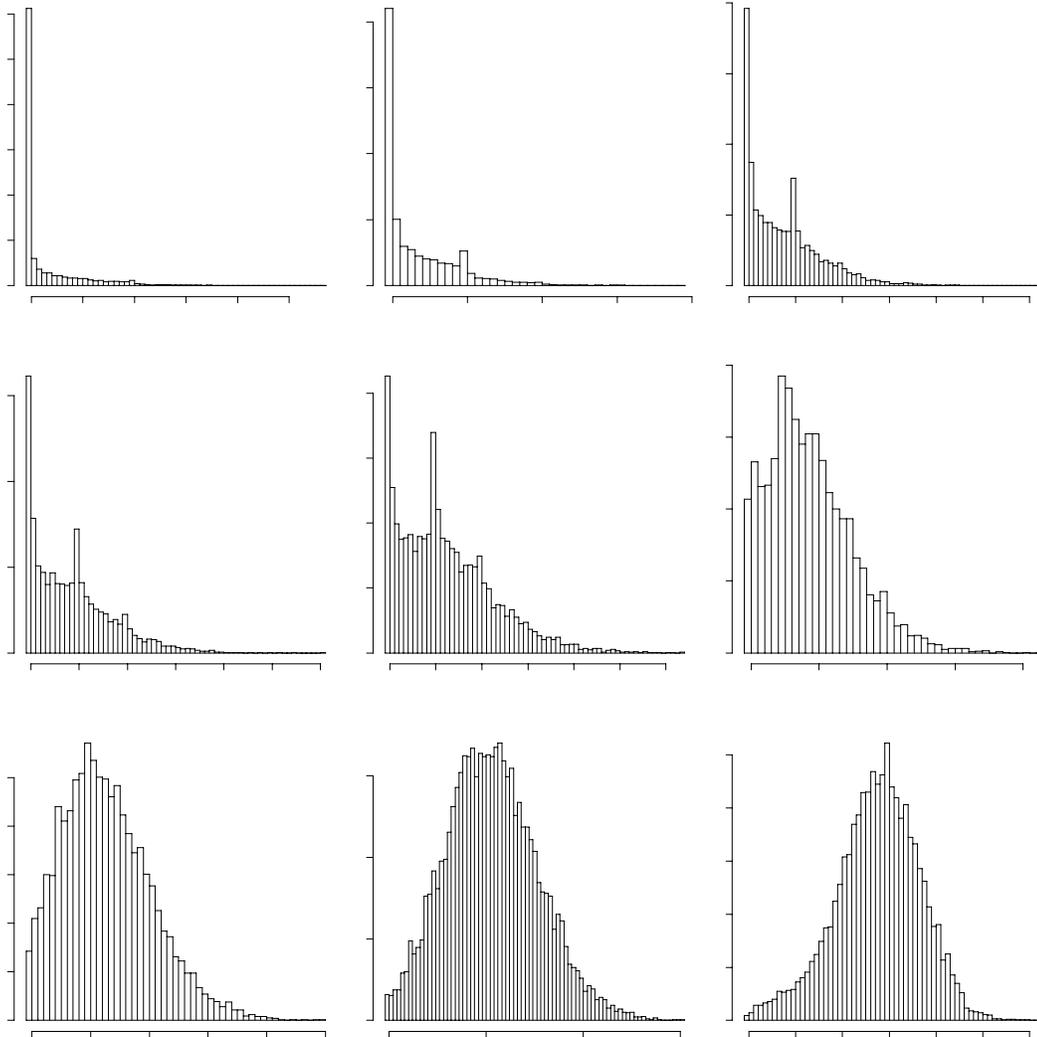


FIG. B.2: *Distribution empirique de  $L$  obtenue par simulation, pour différentes valeurs de  $\mu$ . Les valeurs de  $\mu$  sont indiquées en dessous de chaque histogramme.*

2. répartition régulière : les germes sont issus d'un processus SSI de paramètres  $(\lambda, h)$  (cf. § 2.4.2 p.107) ;
- grain prototype :
1. disque dont le rayon  $R$  suit une loi normale  $\mathcal{N}(m, \sigma)$ ,
  2. disque dont le rayon  $R$  suit une loi uniforme sur  $[r_{\min}, r_{\max}]$ .

En croisant chacune des trois possibilités, on obtient ainsi neuf modèles différents. La distribution empirique de  $L$  est obtenue en plaçant comme précédemment 9830 arbre sur un carré de 400 m de côté. Les valeurs des autres paramètres et les résultats sont présentés sur la figure B.3.

Les modes sur les valeurs entières apparaissent surtout quand le diamètre suit une loi exponentielle, et ce quelle que soit la répartition spatiale des arbres.

### B.3 Lien entre la fonction de Ripley et le covariogramme

Considérons un nuage de points  $\{(\mathbf{q}_i, x_i, x_i^*), i = 1 \dots n\}$ ,  $\mathbf{q}_i \in \mathbb{R}^2$ , tel qu'à chaque point est associé deux marques  $x \in \mathbb{R}$  et  $x^* \in \mathbb{R}$ . On souhaite analyser la corrélation spatiale entre les deux marques. Il y a deux interprétations possibles :

- le nuage de points est *une* réalisation d'un processus ponctuel bimarqué  $N_{mm}$  (que l'on suppose homogène isotrope),
- le nuage de points résulte de  $n$  observations ponctuelles de deux variables aléatoires  $X$  et  $X^*$  définies en tout point du plan.

La première interprétation est celle de la théorie des processus ponctuels et conduit à étudier la corrélation spatiale entre les marques par la fonction  $K_{mm}$  de Ripley, définie au paragraphe B.1.3. La deuxième interprétation est celle de la *théorie des variables régionalisées* et conduit à étudier la corrélation spatiale entre les marques par le covariogramme, défini par :

$$C(\mathbf{q}, \mathbf{s}) = \text{Cov}(X(\mathbf{q}), X^*(\mathbf{s})) \quad (\text{B.14})$$

L'objectif de cette partie est d'établir le lien entre la fonction  $K_{mm}$  de Ripley et le covariogramme  $C$ . Il se pose un problème immédiat : en théorie des variables régionalisées, quels que soient les points  $\mathbf{q}$  et  $\mathbf{s}$  du plan, les

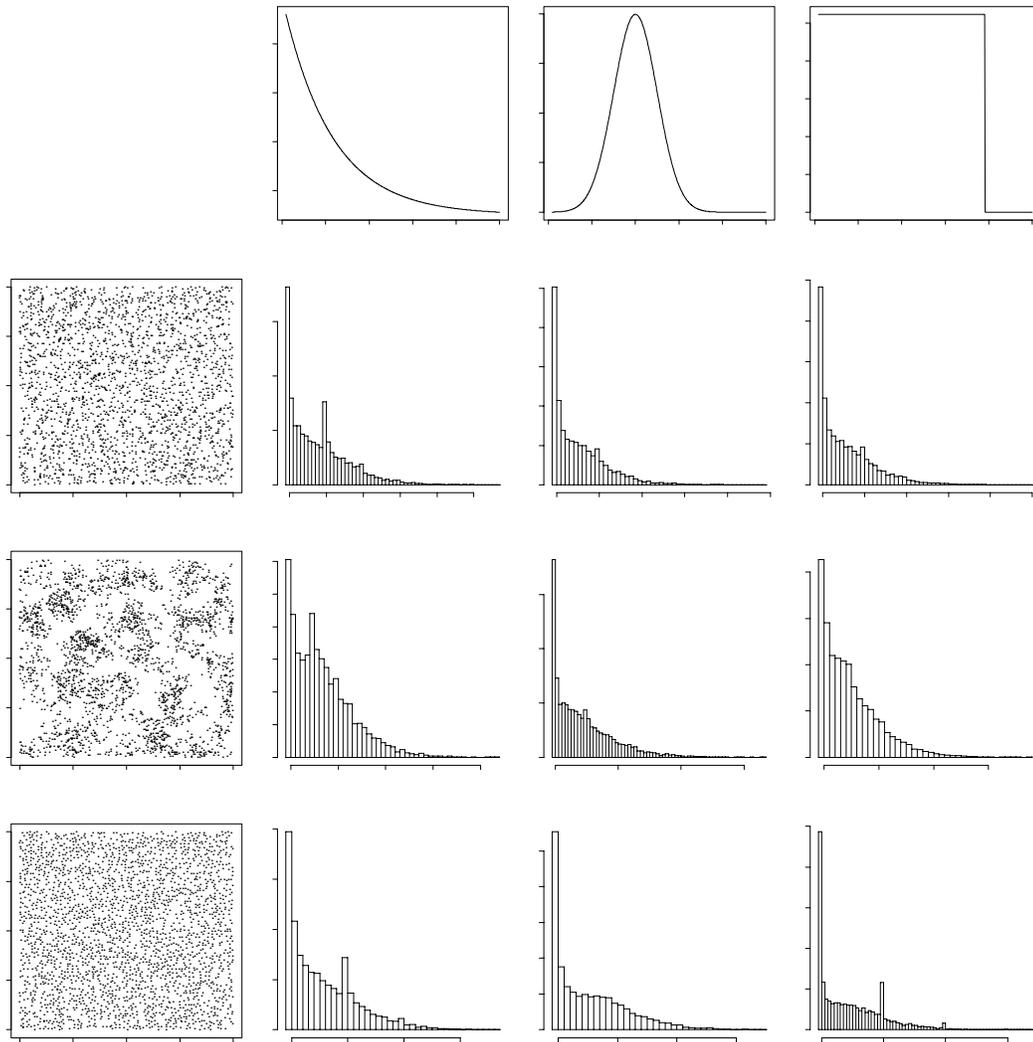


FIG. B.3: *Densité empirique de  $L$  obtenue par simulation, pour différents modèles booléens. Les valeurs des paramètres sont les suivants : pour la loi exponentielle,  $r_c = 0,9 \text{ m}$  et  $\mu = 0,944 \text{ m}^{-1}$  ; pour la loi normale,  $m = 2 \text{ m}$  et  $\sigma = 0,5 \text{ m}$  ; pour la loi uniforme,  $r_{\min} = 0,9 \text{ m}$  et  $r_{\max} = 3,91 \text{ m}$ . Paramètres des processus ponctuels : dans les trois cas,  $\lambda = 0,06144 \text{ m}^{-2}$  ; pour le processus d'inhibition séquentielle simple,  $h = 2 \text{ m}$  ; pour le processus de Neyman-Scott,  $n_a = 655$  et  $R_a = 10 \text{ m}$ .*

marques  $X$  et  $X^*$  sont toujours définies en  $\mathbf{q}$  et  $\mathbf{s}$ , alors qu'en théorie ponctuel, rien n'assure qu'un point se trouve en  $\mathbf{q}$  et un autre en  $\mathbf{s}$ .

On se place désormais du point de vue de la théorie des processus ponctuels, et on est donc amené à définir le covariogramme *conditionnellement* à la présence d'un point en  $\mathbf{q}$  et d'un autre en  $\mathbf{s}$ . Plus précisément, soit  $\Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}$  l'ensemble des mesures de comptage localement finies  $\varphi$  telles que

$$\varphi(b(\mathbf{q}), \mathbb{R}^2) = 1 \quad \text{et} \quad \varphi(b(\mathbf{s}), \mathbb{R}^2) = 1$$

où  $b(\mathbf{q})$  désigne comme précédemment une boule infinitésimale de surface  $d\mathbf{q}$  centrée en  $\mathbf{q}$ . Le covariogramme  $C$  est défini par l'équation (B.14) conditionnellement à  $N_{mm} \in \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}$ .

La relation entre  $K_{mm}$  et  $C$  est alors :

$$K_{mm}(r) = \int_0^r (C(u) + \bar{x}\bar{x}^*) K'(u) du \quad (\text{B.15})$$

et réciproquement :

$$C(r) = \frac{K'_{mm}(r)}{K'(r)} - \bar{x}\bar{x}^* \quad (\text{B.16})$$

où  $\bar{x}$  et  $\bar{x}^*$  sont les espérances des marques, et  $K$  est la fonction de Ripley du processus ponctuel  $N$  obtenu à partir de  $N_{mm}$  en intégrant sur la distribution des marques.

*Démonstration* : la démarche suivie ici est heuristique. Une démonstration plus formelle se trouve dans Cressie (1991, p.712-714).

Sachant qu'il y a un point de  $N_{mm}$  en  $\mathbf{q}$  et un autre en  $\mathbf{s}$ , on définit les variables aléatoires  $X(\mathbf{q})$  et  $X^*(\mathbf{s})$  telles que  $X(\mathbf{q})$  est la première marque du point de  $N_{mm}$  situé en  $\mathbf{q}$ , et  $X^*(\mathbf{s})$  est la seconde marque du point de  $N_{mm}$  situé en  $\mathbf{s}$ .

$$C(\mathbf{q}, \mathbf{s}) = \text{E}(X(\mathbf{q}) X^*(\mathbf{s})) - \bar{x}\bar{x}^*$$

On reprend les notations du paragraphe B.1.3. La densité produit de second ordre de  $N_{mm}$  s'écrit :

$$\begin{aligned} \rho_{mm}(\mathbf{q}, \mathbf{s}) d\mathbf{q}d\mathbf{s} &= \text{E}(\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s})) \\ &= \text{E}(\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \mid N_{mm} \in \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}) \times \text{Pr}[N_{mm} \in \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}] \\ &\quad + \text{E}(\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \mid N_{mm} \notin \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}) \times \text{Pr}[N_{mm} \notin \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}] \end{aligned}$$

Or d'après l'équation (B.2),

$$\begin{aligned} \text{E}(\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \mid N_{mm} \notin \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}) &= 0 \\ \text{E}(\Lambda(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \mid N_{mm} \in \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}) &= \text{E}(X(\mathbf{q}) X^*(\mathbf{s})) \end{aligned}$$

De plus :

$$\Pr[N_{mm} \in \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}] = \Pr[N \in \Phi_{\mathbf{q},\mathbf{s}}] = \rho(\mathbf{q}, \mathbf{s}) d\mathbf{q}d\mathbf{s}$$

où  $\rho$  est la densité produit de second ordre de  $N$  définie au paragraphe B.1.1. Donc :

$$\begin{aligned} \rho_{mm}(\mathbf{q}, \mathbf{s}) &= E(X(\mathbf{q}) X^*(\mathbf{s})) \times \rho(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \\ &= \{C(\mathbf{q}, \mathbf{s}) + \bar{x}\bar{x}^*\} \rho(\mathbf{q}, \mathbf{s}) \end{aligned}$$

Finalement, en utilisant les équations (B.3) et (B.1) pour un processus homogène isotrope, on obtient les équations (B.15) et (B.16). ■

En fin de compte, la différence entre le covariogramme et la fonction  $K_{mm}$  de Ripley vient de ce que le covariogramme s'appuie sur des distributions conditionnelles (sachant la présence d'un point en  $\mathbf{q}$  et d'un autre en  $\mathbf{s}$ ) tandis que la fonction  $K_{mm}$  de Ripley s'appuie sur les distributions tout court.

**Exemple : pavage de Voronoï.** On considère le processus ponctuel marqué défini de la façon suivante :

1. les points sont placés suivant un processus de Poisson homogène d'intensité  $\lambda$ ,
2. le pavage de Voronoï correspondant à cette répartition spatiale est calculé, et la marque associée à chaque point est la surface de son polygone de Voronoï.

La fonction  $K_{mm}$  de Ripley et le covariogramme  $C$  ont été estimés à partir d'une réalisation de ce processus ponctuel marqué, en utilisant pour  $K_{mm}$  l'estimateur défini au paragraphe 2.2.2 (p.86) et pour  $C$  l'estimateur suivant (Cressie, 1991, p.716) : soit  $\{(\mathbf{q}_i, x_i, x_i^*), i = 1 \dots n\}$  la répartition spatiale bimarquée sur la zone  $\mathcal{A}$  du plan,

$$\hat{C}(r) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n x_i x_j^* \frac{\mathbf{I}(h - \delta < \|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\| < h + \delta)}{\nu((\mathcal{A} \oplus \mathbf{q}_i) \cap (\mathcal{A} \oplus \mathbf{q}_j))}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\mathbf{I}(h - \delta < \|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\| < h + \delta)}{\nu((\mathcal{A} \oplus \mathbf{q}_i) \cap (\mathcal{A} \oplus \mathbf{q}_j))}} - \hat{x}\hat{x}^*$$

où  $\delta$  est une petite distance positive,  $\nu$  est la mesure de Lebesgue dans le plan,  $\mathcal{A} \oplus \mathbf{q} = \{\mathbf{q} + \mathbf{a} / \mathbf{a} \in \mathcal{A}\}$  et :

$$\hat{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i \quad \hat{x}^* = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i^*$$

Dans le cas présent on a affaire à un processus marqué, donc  $x_i = x_i^*$ .

Les résultats figurent sur la figure B.4. Il apparaît une autocorrélation spatiale négative à grande et moyenne échelle.

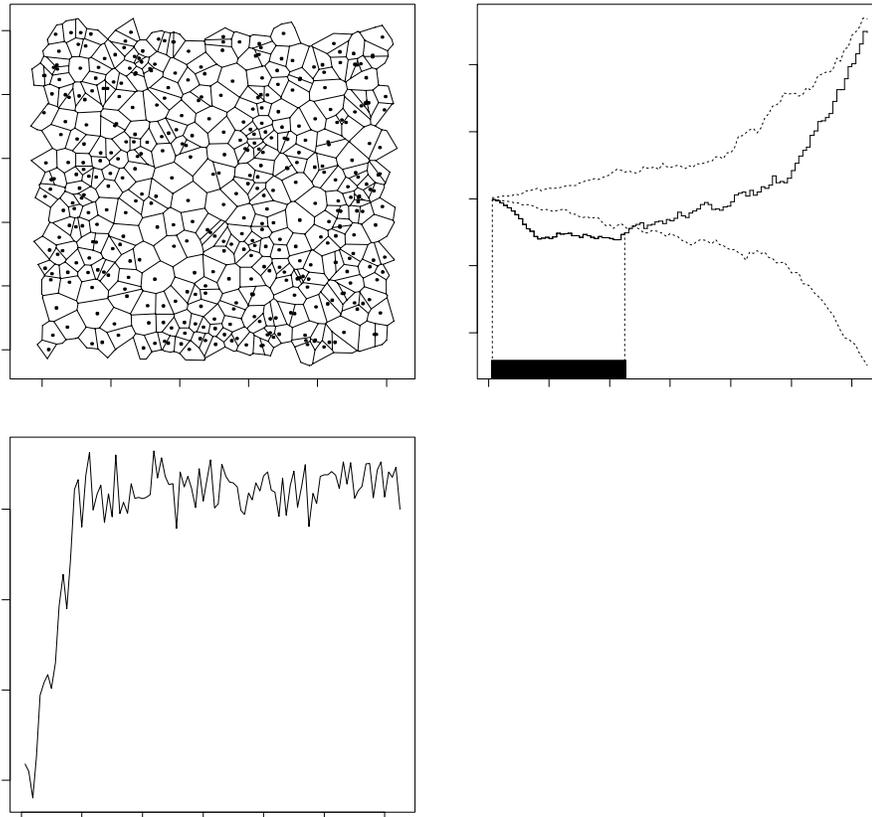


FIG. B.4: Une réalisation du processus (a), la fonction  $K_{mm}$  de Ripley (b) et le covariogramme (c) estimés sur cette répartition avec pour marque la surface des polygones de Voronoï. La zone d'étude est un carré  $250 \times 250$  m et  $\lambda = 6,4 \cdot 10^{-3} \text{ m}^2$ . Les enveloppes de la fonction  $K_{mm}$  sont obtenues en permutant les marques (étiquetage aléatoire) cent fois.

## B.4 Placement d'un individu supplémentaire

La question dans cette partie est de placer un point supplémentaire sur une répartition spatiale, en respectant les caractéristiques du processus ponctuel générateur de la répartition spatiale. Une façon d'évaluer si la méthode de placement d'un point supplémentaire est correcte est la suivante : partant d'une répartition spatiale initiale, les opérations suivantes sont répétées  $m$  fois (avec  $m \gg n$ , où  $n$  est le nombre de points de la répartition initiale) :

- un point choisi au hasard est supprimé ;
- un point supplémentaire est ajouté.

On obtient une répartition spatiale finale de même intensité que la répartition initiale, et dont les caractéristiques doivent être identiques à celles de la répartition initiale.

Un tel processus ponctuel dynamique où l'on ajoute et retranche des points à chaque pas de temps (discret) est un processus spatial de naissance et de mort (Cressie, 1991, p.678).

### B.4.1 Méthodes usuelles

Les méthodes usuelles pour simuler un processus de naissance et de mort sont valables pour des processus qui convergent, lorsque le temps tend vers l'infini, vers un processus ponctuel markovien. Il s'agit essentiellement de la méthode de Ripley (Cressie, 1991, p.679 ; Stoyan & Stoyan, 1994, p.323), qui nécessite de connaître le processus ponctuel limite par sa densité de Janossy, notée  $J_n$ , définie par (Cressie, 1991, p.674) :  $J_n(\{\mathbf{q}_1, \dots, \mathbf{q}_n\})$  est la densité de probabilité d'observer la répartition spatiale  $\{\mathbf{q}_1, \dots, \mathbf{q}_n\}$ , sans tenir compte de l'ordre des points (c'est-à-dire que pour toute permutation  $\pi$  sur  $\{1 \dots n\}$ , les répartitions  $\{\mathbf{q}_1, \dots, \mathbf{q}_n\}$  et  $\{\mathbf{q}_{\pi(1)}, \dots, \mathbf{q}_{\pi(n)}\}$  sont considérées identiques).

La densité de Janossy d'un processus ponctuel de Markov est en général dure à écrire. On sait l'exprimer pour les processus de Markov avec potentiel d'interaction de paires, pour lesquels :

$$J_n(\{\mathbf{q}_1, \dots, \mathbf{q}_n\}) = \frac{1}{Z} \exp \left( - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \psi(\|\mathbf{q}_i - \mathbf{q}_j\|) \right) \quad (\text{B.17})$$

où  $\psi$  est le potentiel d'interaction des paires et  $Z$  une constante de normalisation.

Étant donné une réalisation d'un processus ponctuel markovien avec potentiel d'interaction de paires  $\psi$ , plusieurs méthodes existent pour estimer

$\psi$  : méthodes paramétriques (Cressie, 1991, p.680-686), ainsi qu'une méthode non paramétrique (Cressie, 1991, p.687) qui nécessite de résoudre une équation fonctionnelle impliquant la convolution de la fonction inconnue !

En fin de compte les méthodes usuelles :

- ne sont applicables en pratique qu'à une catégorie de processus ponctuels, à savoir les processus ponctuels de Markov avec potentiel d'interaction de paires ;
- sont lourdes en calculs numériques puisqu'à partir d'une répartition spatiale il faut estimer le potentiel  $\psi$ , pour en déduire la densité de Janossy par (B.17), pour pouvoir appliquer enfin l'algorithme de Ripley.

## B.4.2 Méthode proposée

La méthode proposée ici est purement empirique. Elle repose sur la caractérisation d'un processus ponctuel par la loi de comptage du nombre de points dans un quadrat.

**Description de la méthode.** Soit  $Q$  un quadrat de surface  $\nu(Q)$  et  $N(Q)$  le nombre de points contenus dans  $Q$ . La loi empirique  $\hat{p}$  de  $N(Q)$  est estimée à partir de la répartition spatiale initiale en plaçant  $Y$  quadrats au hasard sur la zone d'étude :

$$\Pr[N(Q) = n] \approx \hat{p}(n) = \frac{1}{Y} \sum_{i=1}^Y \mathbf{I}(N(Q_i) = n)$$

Pour placer un point supplémentaire, on tire au hasard  $Y'$  quadrats  $Q'_1, \dots, Q'_{Y'}$ , et on estime pour chacun la vraisemblance que le point supplémentaire y soit placé par :  $\hat{p}(N(Q'_i) + 1)$ . Le quadrat de vraisemblance maximale est sélectionné, et le point supplémentaire y est placé de façon aléatoire.

**Justification de la méthode.** La loi de  $N(Q)$  caractérise le processus ponctuel à l'échelle  $1/\nu(Q)$ . Par exemple pour un processus homogène,  $E[N(Q)] = \lambda\nu(Q)$ , c'est-à-dire que le moment d'ordre 1 de  $N(Q)$  caractérise le moment d'ordre 1 du processus, et la variance de  $N(Q)$  caractérise le moment d'ordre 2 du processus :  $\text{Var}[N(Q)] = E[N(Q)]$  si la répartition est aléatoire,  $\text{Var}[N(Q)] < E[N(Q)]$  si la répartition est agrégée et  $\text{Var}[N(Q)] > E[N(Q)]$  si la répartition est agrégée à l'échelle  $1/\nu(Q)$ . Le choix de la taille du quadrat est sensible et doit correspondre à l'échelle caractéristique à laquelle la répartition spatiale dévie d'une répartition aléatoire.

Sélectionner le quadrat de vraisemblance maximale parmi  $Y'$  candidats tirés selon une loi uniforme sur la zone d'étude est l'analogie pour la méthode de Ripley (Cressie, 1991, p.679) de retenir un emplacement candidat avec une probabilité proportionnelle à l'intensité de Papangelou en ce point.

La même méthode pourrait être étendue à d'autres variables aléatoires caractéristiques du processus ponctuel, comme par exemple la distance d'un point du processus à son plus proche voisin.

**Exemples.** La figure B.5 montre une application de la méthode pour un processus agrégatif de Neyman-Scott (défini au § 2.4.2 p.107). La répartition spatiale compte  $N = 100$  points et la répartition finale est atteinte après  $5N$  remplacements successifs. La probabilité de survie d'un point de la répartition initiale est donc :

$$\left(1 - \frac{1}{N}\right)^{5N} \simeq e^{-5} = 0,7 \%$$

La position d'un point supplémentaire est sélectionnée à partir de  $Y' = 100$  quadrats circulaires de rayon 25 m. La répartition finale a une fonction  $K$  de Ripley qui s'inscrit bien dans l'enveloppe de 20 répétitions du processus de Neyman-Scott générateur de la répartition initiale.

La figure B.6 montre le même calcul pour un processus régulier SSI (cf. § 2.4.2 p.107). La répartition spatiale compte  $N = 100$  points également et la répartition finale est atteinte après  $5N$  remplacements successifs. La position d'un point supplémentaire est sélectionnée à partir de  $Y' = 100$  quadrats circulaires de rayon 10 m. La répartition finale a une fonction  $K$  de Ripley qui s'inscrit assez mal dans l'enveloppe de 20 répétitions du processus SSI générateur de la répartition initiale : entre 5 et 15 m, la répartition finale présente une régularité beaucoup moins marquée que celle du processus générateur. Cet exemple montre les limites de la méthode proposée quand on a affaire à une répartition spatiale régulière.

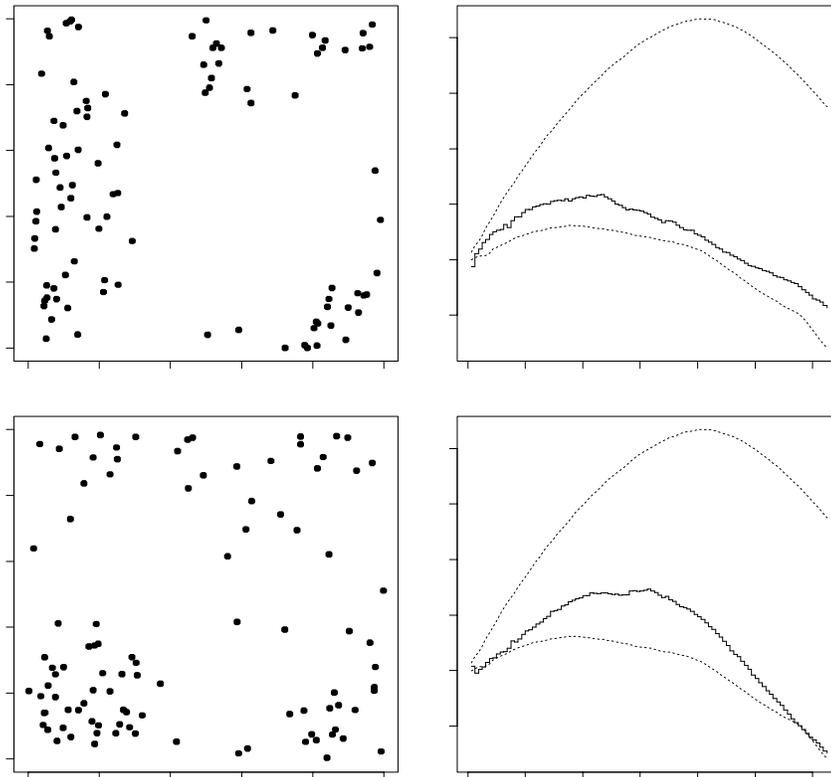


FIG. B.5: *Processus de naissance et de mort à partir d'une réalisation d'un processus de Neyman-Scott: en haut, état initial (réalisation d'un processus de Neyman-Scott de paramètres:  $\lambda = 1,6 \cdot 10^{-3} \text{ m}^{-2}$ ,  $n_a = 5$ ,  $R_a = 50 \text{ m}$  sur un carré  $250 \times 250 \text{ m}$ ); en bas, état final obtenu après remplacement de 500 points. À gauche: les répartitions spatiales. À droite: leur fonction  $K$  de Ripley avec l'enveloppe de 20 répétitions d'un processus de Neyman-Scott de mêmes paramètres.*

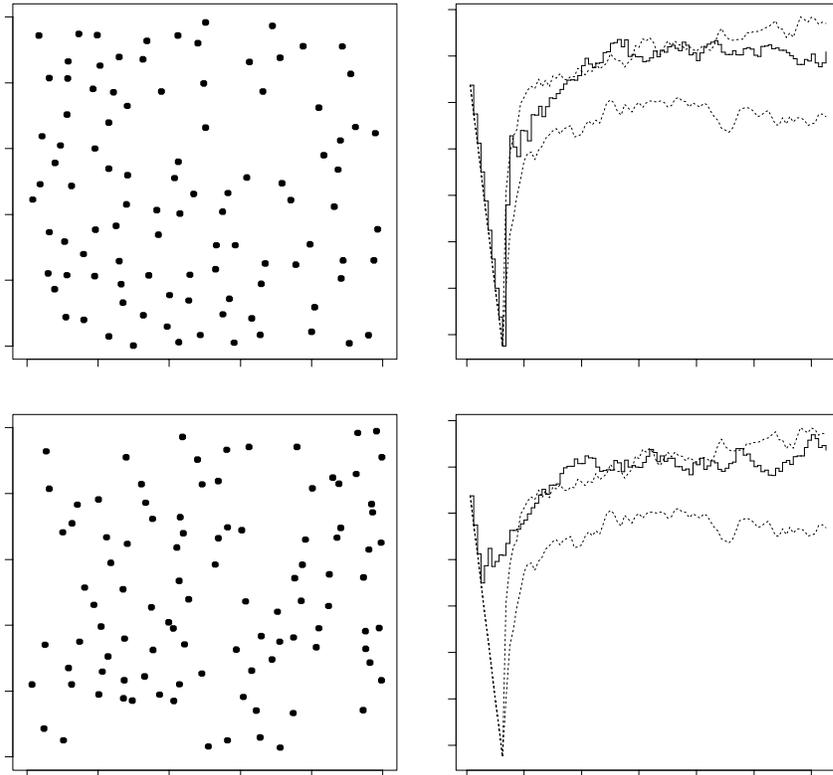


FIG. B.6: *Processus de naissance et de mort à partir d'une réalisation d'un processus SSI: en haut, état initial (réalisation d'un processus SSI de paramètres :  $\lambda = 1,6 \cdot 10^{-3} \text{ m}^{-2}$ ,  $h = 0,5/\sqrt{\lambda} = 12,5 \text{ m}$  sur un carré  $250 \times 250 \text{ m}$ ); en bas, état final obtenu après remplacement de 500 points. À gauche : les répartitions spatiales. À droite : leur fonction  $K$  de Ripley avec l'enveloppe de 20 répétitions d'un processus SSI de mêmes paramètres.*

# Annexe C

## Programmes informatiques

### C.1 Programme des modèles arbre

Le programme, en langage C, permet de simuler trois modèles arbre :

- le modèle arbre dépendant des distances construit au chapitre 1,
- le modèle arbre indépendant des distances construit au chapitre 3,
- le modèle arbre sans interactions construit au chapitre 3.

Le choix entre ces trois modèles s'effectue en modifiant le symbole `MODE_CALCLAI` dans le listing, avant compilation. Le listing ci-dessous étant tapé dans un fichier `simgap.c` La compilation s'effectue sous UNIX par la ligne de commande :

```
cc -Ae -o simgap simgap.c -lm
```

```
1 #include <stdio.h>
2 #include <math.h>
3 #include <stdlib.h>
4 #include <string.h>
5 #include <time.h>
6 #define MODE_CALCLAI 1 /* Indique le mode de calcul du LAI :
7     1 : interactions spatialisées (intersection des couronnes)
8     2 : interactions non spatialisées (profil vertical moyen)
9     3 : pas d'interaction : LAI = LAIo.exp(-D/Dc) */
10 #define MODE_APPEL 1 /* Indique le mode d'appel du programme :
11     1. depuis Unix : l'état initial est lu dans un fichier
12     2. depuis Splus */
13 #define FICH_TZERO "tzero.gap" /* Nom du fichier initial */
14 #define FICH_ETATN "etat%d.gap" /* Nom des fichiers intermédiaires */
15 #define FICH_PARAM "simgap.log" /* Nom du fichier où sont écrits les paramètres */
```



```
65 /*****
66  * GESTION *
67  *****/
68
69 /* Modes de compilation */
70 void Version(FILE *fp)
71 {
72  fprintf(fp, "\n-----\n");
73  fprintf(fp, "MODES DE COMPILATION : \n");
74  #if MODE_CALCLAI == 1
75  fprintf(fp, "Interactions dependantes des distances\n");
76  #elif MODE_CALCLAI == 2
77  fprintf(fp, "Interactions non dependantes des distances\n");
78  #elif MODE_CALCLAI == 3
79  fprintf(fp, "Sans interactions\n");
80  #endif
81  fprintf(fp, "Taille de la parcelle : %f\n", XMAX);
82  fprintf(fp, "-----\n");
83  }
84
85 /* Messages d'erreur */
86 void Erreur(int type, char *mesg)
87 {
88  switch(type) {
89  case 1 :
90    Version(stdout);
91    printf("APPEL INCORRECT DU PROGRAMME\n");
92    printf("Le programme doit etre lance par la ligne de commande : \n\n");
93    printf("\tsimgap <int1> <int2> [<nom> <reel> ...]\n\n");
94    printf("avec <int1> : entier egal au nombre d'annees simulees\n");
95    printf("    <int2> : pas de temps entre 2 impressions successives\n");
96    printf("    <nom>  : nom d'un parametre\n");
97    printf("    <reel> : valeur du parametre\n\n");
98    printf("Les parametres qui peuvent etre modifies sont : \n");
99    printf("LAI0\tDc\ta0\ta1\tb0\tb1\taa0\taa1\tbb0\n");
100   printf("bb1\tGamma\tRsurD\tdelta\tlambda\tD0\n");
101   break;
102  case 2 :
103   printf("Impossible d'ouvrir le fichier %s\n", mesg);
104   break;
105  case 3 :
106   printf("Depassement des valeurs d'interpolation\n");
107   break;
108  case 4 :
109   printf("Diametre inferieur au diametre de recrutement\n");
110   break;
111  case 5 :
112   printf("Erreur de lecture dans le fichier %s\n", mesg);
113   break;
```

```

114 case 6 :
115     printf("Le parametre %s n'existe pas\n",mesg); }
116 exit(1);
117 }
118
119 /* Fonction d'interpolation */
120 double Interpol(double x,double *a,double *b,int n)
121 {
122     int i;
123     i = 0;
124     while(x > a[i]) if(++i >= n) Erreur(3,NULL);
125     if(!i) return(b[0]);
126     return(b[i-1]+(b[i]-b[i-1])*(x-a[i-1])/(a[i]-a[i-1]));
127 }
128
129 /* Genere une hauteur pour un recrute */
130 double GenH(double *prob,double *quant,int nb)
131 {
132     int i;
133     double x;
134     x = HASARD;
135     if(x <= prob[0]) return(quant[0]);
136     i = 1;
137     while(x > prob[i]) if(++i >= nb) return(quant[nb-1]);
138     return(quant[i-1]+(quant[i]-quant[i-1])*(x-prob[i-1])/(prob[i]-prob[i-1]));
139 }
140
141 /* Ouvre un fichier */
142 FILE *OuvreFichier(char *nom,char *mode)
143 {
144     FILE *fp;
145     if((fp = fopen(nom,mode)) == NULL) Erreur(2,nom);
146     return(fp);
147 }
148
149 /* Impression de l'etat instantane de la parcelle */
150 void Cliche(int an,int N,struct arbre *pop)
151 {
152     FILE *fp;
153     char fichier[TAILLE_BUF];
154     int i;
155     sprintf(fichier,FICH_ETATN,an);
156     fp = OuvreFichier(fichier,"wb");
157     for(i=0; i<N; i++) fprintf(fp,"%f %f %f %f\n",pop[i].x,pop[i].y,pop[i].D,pop[i].H);
158     fclose(fp);
159 }
160
161 /*****
162  * INITIALISATION *

```

```

163  *****/
164
165  /* Valeurs par default des parametres modifiables */
166  void Valdefaut(struct param *par)
167  {
168  par->LAI0 = 1.65;      /* [-]    */
169  par->Dc = 25.9;      /* [cm]  */
170  par->a0 = 7.45;
171  par->a1 = 3.46;
172  par->b0 = 1.15;
173  par->b1 = 2.39e-2;
174  par->aa0 = par->a0;
175  par->aa1 = par->a1;
176  par->bb0 = par->b0;
177  par->bb1 = par->b1;
178  par->Gamma = 1.36;   /* [m/an] */
179  par->RsurD = 0.09;   /* [m/cm] */
180  par->delta = 2.55e-2; /* [1/an] */
181  par->lambda = 0.09;  /* [1/cm] */
182  par->D0 = 10;        /* [cm]    */
183  }
184
185  /*Initialisation des parametres restant */
186  void Initial(int N,struct arbre *pop,struct param *par)
187  {
188  FILE *fp;
189  int i;
190  double alpha,beta,dD[TMAX+1],Dmoy[TMAX+1],Hmoy[TMAX+1];
191  #if NVLLE_GRAINE == 1
192  time_t t;
193  srand((unsigned) time(&t));
194  #endif
195  Dmoy[0] = 0.1;
196  Hmoy[0] = 0.1;
197
198  /* Calcul de la trajectoire moyenne des arbres */
199  for(i=0; i<TMAX; i++) {
200      beta = par->b0 + par->b1*Dmoy[i];
201      alpha = par->a0 + par->a1*(par->LAI0*exp(-Dmoy[i]/par->Dc));
202      dD[i] = exp(gamma(1+1/beta) - log(alpha)/beta);
203      Hmoy[i+1] = Hmoy[i]+(par->Gamma*exp(log(par->a0/alpha)/par->b0)
204          -(par->delta + 2.0*dD[i]/Dmoy[i])*Hmoy[i]);
205      Dmoy[i+1] = Dmoy[i] + dD[i]; }
206  beta = par->b0 + par->b1*Dmoy[TMAX];
207  alpha = par->a0 + par->a1*(par->LAI0*exp(-Dmoy[TMAX]/par->Dc));
208  dD[TMAX] = exp(gamma(1+1/beta) - log(alpha)/beta);
209  for(i=0; i<=TMAX; i++) dD[i] = par->lambda*exp(-par->lambda*(Dmoy[i]-par->D0))*dD[i];
210
211  /* Calcul de la probabilite de mourir */

```

```

212 for(i=0; i<TMAX; i++) {
213     par->Dmort[i] = (Dmoy[i]+Dmoy[i+1])/2.0;
214     par->txmort[i] = -((dD[i+1]-dD[i])/(Dmoy[i+1]-Dmoy[i]))/
215         (par->lambda*exp(-par->lambda*(par->Dmort[i]-par->D0))); }
216 if(par->Hnb) par->H0 = Interpol(par->D0,Dmoy,Hmoy,TMAX+1);
217
218 /* Calcul des hauteurs si manquantes */
219 for(i=0; i<N; i++) if(pop[i].H == 0) pop[i].H = Interpol(pop[i].D,Dmoy,Hmoy,TMAX+1);
220
221 /* Ecriture des valeurs des parametres */
222 fp = OuvreFichier(FICH_PARAM,"wb");
223 Version(fp);
224 fprintf(fp,"# Valeurs des parametres\n");
225 fprintf(fp,"LAI0 : %f\n",par->LAI0);
226 fprintf(fp,"Dc : %f\n",par->Dc);
227 fprintf(fp,"a0 : %f\n",par->a0);
228 fprintf(fp,"a1 : %f\n",par->a1);
229 fprintf(fp,"b0 : %f\n",par->b0);
230 fprintf(fp,"b1 : %f\n",par->b1);
231 fprintf(fp,"aa0 : %f\n",par->aa0);
232 fprintf(fp,"aa1 : %f\n",par->aa1);
233 fprintf(fp,"bb0 : %f\n",par->bb0);
234 fprintf(fp,"bb1 : %f\n",par->bb1);
235 fprintf(fp,"Gamma : %f\n",par->Gamma);
236 fprintf(fp,"RsurD : %f\n",par->RsurD);
237 fprintf(fp,"delta : %f\n",par->delta);
238 fprintf(fp,"lambda : %f\n",par->lambda);
239 fprintf(fp,"D0 : %f\n",par->D0);
240 if(par->Hnb) fprintf(fp,"H0 : tirage aleatoire %d points\n",par->Hnb);
241 else fprintf(fp,"H0 : %f\n",par->H0);
242 fprintf(fp,"\n# Courbe H versus D moyenne (%d valeurs)\n",TMAX+1);
243 for(i=0; i<=TMAX; i++) fprintf(fp,"%f %f\n",Dmoy[i],Hmoy[i]);
244 fprintf(fp,"\n# Fonction mortalite (%d valeurs)\n",TMAX);
245 for(i=0; i<TMAX; i++) fprintf(fp,"%f %f\n",par->Dmort[i],par->txmort[i]);
246 }
247
248 /*****
249  * MODULE CROISSANCE *
250  *****/
251
252 /* 1. CALCUL DES INDICES FOLIAIRES *
253  *****/
254
255 #if MODE_CALCLAI == 1
256 /* -----
257  A. Interactions spatiales
258  ----- */
259 /* Calcul de la surface d'intersection de deux disques */
260 double Nu(double t2,double R,double r)

```

```

261 {
262 double t,R2,r2,Ra,ra;
263 t = sqrt(t2);
264 if(t <= (R-r)) return(PI*r*r);
265 else if(t <= (r-R)) return(PI*R*R);
266 else {
267     R2 = R*R;
268     r2 = r*r;
269     Ra = (t2 + R2 - r2)/(2.0*t*R);
270     ra = (t2 + r2 - R2)/(2.0*t*r);
271     return(R2*(acos(Ra)-Ra*sqrt(1-Ra*Ra))
272           +r2*(acos(ra)-ra*sqrt(1-ra*ra))); }
273 }
274
275 /* Calcul de la distance (toroidale) au carre entre deux arbres */
276 double Dista2a(double x1,double y1,double x2,double y2)
277 {
278 double dx,dy,ddx,ddy;
279 dx = fabs(x1-x2); ddx = XMAX-dx; if(ddx < dx) dx = ddx;
280 dy = fabs(y1-y2); ddy = XMAX-dy; if(ddy < dy) dy = ddy;
281 dx *= dx;
282 dy *= dy;
283 return(dx+dy);
284 }
285
286 /* Fonction principale */
287 void CalcLAI(struct param *par,int N,struct arbre *pop)
288 {
289 double dx,dy,x,y,R,H,h,Rr,D;
290 int i,j;
291 for(i=0; i<N; i++) pop[i].LAI = 0.0;
292 for(i=0; i<N; i++) {
293     x = pop[i].x;
294     y = pop[i].y;
295     R = par->RsurD * pop[i].D;
296     H = pop[i].H;
297     for(j=(i+1); j<N; j++) {
298         dx = Dista2a(x,y,pop[j].x,pop[j].y);
299         Rr = par->RsurD * pop[j].D;
300         dy = R + Rr;
301         dy *= dy;
302         if(dx < dy) {
303             dx = Nu(dx,R,Rr);
304             h = pop[j].H;
305             if(H > h) pop[j].LAI += dx;
306             else if(H < h) pop[i].LAI += dx; }}}
307 for(i=0; i<N; i++) {
308     D = par->RsurD * pop[i].D;
309     D *= D;

```

```

310     pop[i].LAI /= PI*D; }
311 }
312
313 #elif MODE_CALCCLAI == 2
314 /* -----
315     B. Interactions non spatialisées
316     ----- */
317 void CalcLAI(struct param *par,int N,struct arbre *pop)
318 {
319     double R2,r2,H,h,A;
320     int i,j;
321     for(i=0; i<N; i++) pop[i].LAI = 0.0;
322     for(i=0; i<N; i++) {
323         H = pop[i].H;
324         R2 = par->RsurD * pop[i].D;
325         R2 *= R2;
326         for(j=(i+1); j<N; j++) {
327             h = pop[j].H;
328             if(H > h) pop[j].LAI += R2;
329             else {
330                 r2 = par->RsurD * pop[j].D;
331                 r2 *= r2;
332                 pop[i].LAI += r2; }}}
333     A = (XMAX*XMAX)/PI;
334     for(i=0; i<N; i++) pop[i].LAI /= A;
335 }
336
337 #elif MODE_CALCCLAI == 3
338 /* -----
339     C. Pas d'interactions
340     ----- */
341 void CalcLAI(struct param *par,int N,struct arbre *pop)
342 {
343     int i;
344     for(i=0; i<N; i++) pop[i].LAI = par->LAI0*exp(-pop[i].D/par->Dc);
345 }
346 #endif
347
348 /* 2. CALCUL DES ACCROISSEMENTS INDIVIDUELS *
349     *****/
350 void Croissance(struct param *par,int N,struct arbre *pop)
351 {
352     int i;
353     double D,dD,dH,alpha,a,b,red;
354     for(i=0; i<N; i++) {
355         D = pop[i].D;
356         alpha = par->a0 + par->a1*pop[i].LAI;
357         a = par->aa0 + par->aa1*pop[i].LAI;
358         b = par->bb0 + par->bb1*D;

```

```

359     dD = exp(gamma(1+1/b) - log(a)/b);
360     red = exp(log(par->a0/alpha) / par->b0);
361     dH = par->Gamma*red - (par->delta + 2*dD/D)*pop[i].H;
362     if(dH < 0) dH = 0.0;
363     pop[i].D += dD;
364     pop[i].H += dH; }
365 }
366
367 /*****
368  * MODULE ROULEMENT (MORTALITE + RECRUTEMENT ) *
369  *****/
370
371 int Roulement(struct param *par,int N,struct arbre *pop)
372 {
373     int i,n;
374     n = 0;
375     for(i=0; i<N; i++) if(HASARD < Interpol(pop[i].D,par->Dmort,par->txmort,TMAX)) {
376         n++;
377         pop[i].x = HASARD * XMAX;
378         pop[i].y = HASARD * XMAX;
379         if(par->Hnb) pop[i].H = GenH(par->Hprob,par->Hquant,par->Hnb);
380         else pop[i].H = par->H0;
381         pop[i].D = par->D0; }
382     return(n);
383 }
384
385 /*****
386  * PROGRAMMES PRINCIPAUX *
387  *****/
388
389 void sousmain(int N,struct arbre *pop,int nbans,int step,struct param *par)
390 {
391     int an;
392     Version(stdout);
393     Initial(N,pop,par);
394     for(an=1; an<=nbans; an++) {
395         printf("Annee %d/%d :",an,nbans);
396         CalcLAI(par,N,pop);
397         Croissance(par,N,pop);
398         printf(" %d renouveles",Roulement(par,N,pop));
399         if(!(an % step)) {
400             Cliche(an,N,pop);
401             printf(" imp"); }
402         printf("\n"); }
403     Cliche(nbans,N,pop);
404 }
405
406 #if MODE_APPEL == 1
407 int main(int argc,char *argv[])

```

```

408 {
409 FILE *fp;
410 char buf[TAILLE_BUF];
411 int i,nbans,step,N;
412 double x,y,D,H;
413 struct arbre *pop;
414 struct param par;
415 if (!(argc%2) || (argc<3) || !(nbans=atoi(argv[1])) || !(step=atoi(argv[2])))
416     Erreur(1,NULL);
417
418 /* Lecture de la parcelle */
419 fp = OuvreFichier(FICH_TZERO,"rb");
420 fgets(buf,TAILLE_BUF,fp);
421 if (sscanf(buf,"%d",&N) != 1) Erreur(5,FICH_TZERO);
422 printf("Nombre d'arbres : %d\n",N);
423 pop = (struct arbre *) malloc(N*sizeof(struct arbre));
424 for(i=0; i<N; i++) {
425     fgets(buf,100,fp);
426     if (sscanf(buf,"%lf %lf %lf %lf",&x,&y,&D,&H) != 4) Erreur(5,FICH_TZERO);
427     pop[i].x = x;
428     pop[i].y = y;
429     pop[i].D = D;
430     pop[i].H = H; }
431 fclose(fp);
432
433 /* Lecture de la fonction de repartition des hauteurs des recrutes */
434 if ((fp = fopen(FICH_RECRU,"rb")) == NULL) {
435     printf("Recrutement deterministe (DO,HO)\n");
436     par.Hnb = 0;
437     par.Hprob = NULL;
438     par.Hquant = NULL; }
439 else {
440     fgets(buf,TAILLE_BUF,fp);
441     if (sscanf(buf,"%d",&par.Hnb) != 1) Erreur(5,FICH_RECRU);
442     par.Hprob = (double *) malloc(par.Hnb*sizeof(double));
443     par.Hquant = (double *) malloc(par.Hnb*sizeof(double));
444     for(i=0; i<par.Hnb; i++) {
445         fgets(buf,TAILLE_BUF,fp);
446         if (sscanf(buf,"%lf %lf",par.Hprob+i,par.Hquant+i) != 2)
447             Erreur(5,FICH_RECRU); }
448     printf("Recrutement aleatoire pour la hauteur\n"); }
449
450 /* Definition des autres parametres */
451 Valdefaut(&par);
452 if (argc > 3) for(i=3; i<(argc-1); i+=2) {
453     if (strcmp(argv[i],"LAI0") == 0) {
454         par.LAI0 = atof(argv[i+1]);
455         printf("LAI0 : nouvelle valeur : %f\n",par.LAI0); }
456     else if (strcmp(argv[i],"Dc") == 0) {

```

```
457     par.Dc = atof(argv[i+1]);
458     printf("Dc : nouvelle valeur : %f\n",par.Dc); }
459     else if(strcmp(argv[i],"a0") == 0) {
460         par.a0 = atof(argv[i+1]);
461         printf("a0 : nouvelle valeur : %f\n",par.a0); }
462     else if(strcmp(argv[i],"a1") == 0) {
463         par.a1 = atof(argv[i+1]);
464         printf("a1 : nouvelle valeur : %f\n",par.a1); }
465     else if(strcmp(argv[i],"b0") == 0) {
466         par.b0 = atof(argv[i+1]);
467         printf("b0 : nouvelle valeur : %f\n",par.b0); }
468     else if(strcmp(argv[i],"b1") == 0) {
469         par.b1 = atof(argv[i+1]);
470         printf("b1 : nouvelle valeur : %f\n",par.b1); }
471     else if(strcmp(argv[i],"aa0") == 0) {
472         par.aa0 = atof(argv[i+1]);
473         printf("aa0 : nouvelle valeur : %f\n",par.aa0); }
474     else if(strcmp(argv[i],"aa1") == 0) {
475         par.aa1 = atof(argv[i+1]);
476         printf("aa1 : nouvelle valeur : %f\n",par.aa1); }
477     else if(strcmp(argv[i],"bb0") == 0) {
478         par.bb0 = atof(argv[i+1]);
479         printf("bb0 : nouvelle valeur : %f\n",par.bb0); }
480     else if(strcmp(argv[i],"bb1") == 0) {
481         par.bb1 = atof(argv[i+1]);
482         printf("bb1 : nouvelle valeur : %f\n",par.bb1); }
483     else if(strcmp(argv[i],"Gamma") == 0) {
484         par.Gamma = atof(argv[i+1]);
485         printf("Gamma : nouvelle valeur : %f\n",par.Gamma); }
486     else if(strcmp(argv[i],"RsurD") == 0) {
487         par.RsurD = atof(argv[i+1]);
488         printf("RsurD : nouvelle valeur : %f\n",par.RsurD); }
489     else if(strcmp(argv[i],"delta") == 0) {
490         par.delta = atof(argv[i+1]);
491         printf("delta : nouvelle valeur : %f\n",par.delta); }
492     else if(strcmp(argv[i],"lambda") == 0) {
493         par.lambda = atof(argv[i+1]);
494         printf("lambda : nouvelle valeur : %f\n",par.lambda); }
495     else if(strcmp(argv[i],"D0") == 0) {
496         par.D0 = atof(argv[i+1]);
497         printf("D0 : nouvelle valeur : %f\n",par.D0); }
498     else Erreur(6,argv[i]); }
499
500 sousmain(N,pop,nbans,step,&par);
501 if(par.Hnb) {
502     free(par.Hprob);
503     free(par.Hquant); }
504 free(pop);
505 return(0);
```

```

506 }
507
508 #elif MODE_APPEL == 2
509 void simgap(int *N,double *x,double *y,double *D,double *H,double *LAI,
510           int *nbans,int *step,double *LAI0,double *Dc,double *a0,double *a1,
511           double *b0,double *b1,double *aa0,double *aa1,double *bb0,double *bb1,
512           double *Gamma,double *RsurD,double *delta,double *lambda,
513           double *D0,double *Hprob,double *Hquant,int *Hnb)
514 {
515     int i;
516     struct arbre *pop;
517     struct param par;
518     pop = (struct arbre *) malloc((*N)*sizeof(struct arbre));
519     for(i=0; i<(*N); i++) {
520         pop[i].x = x[i];
521         pop[i].y = y[i];
522         pop[i].D = D[i];
523         pop[i].H = H[i]; }
524     par.Hnb = *Hnb;
525     if(par.Hnb) {
526         par.Hprob = (double *) malloc(par.Hnb*sizeof(double));
527         par.Hquant = (double *) malloc(par.Hnb*sizeof(double));
528         for(i=0; i<par.Hnb; i++) {
529             par.Hprob[i] = Hprob[i];
530             par.Hquant[i] = Hquant[i]; }}
531     else {
532         par.Hprob = NULL;
533         par.Hquant = NULL; }
534     Valdefaut(&par);
535     if(*LAI0) par.LAI0 = *LAI0;
536     if(*Dc) par.Dc = *Dc;
537     if(*a0) par.a0 = *a0;
538     if(*a1) par.a1 = *a1;
539     if(*b0) par.b0 = *b0;
540     if(*b1) par.b1 = *b1;
541     if(*aa0) par.aa0 = *aa0;
542     if(*aa1) par.aa1 = *aa1;
543     if(*bb0) par.bb0 = *bb0;
544     if(*bb1) par.bb1 = *bb1;
545     if(*Gamma) par.Gamma = *Gamma;
546     if(*RsurD) par.RsurD = *RsurD;
547     if(*delta) par.delta = *delta;
548     if(*lambda) par.lambda = *lambda;
549     if(*D0) par.D0 = *D0;
550     sousmain(*N,pop,*nbans,*step,&par);
551     for(i=0; i<(*N); i++) {
552         x[i] = pop[i].x;
553         y[i] = pop[i].y;
554         D[i] = pop[i].D;

```

```
555     H[i] = pop[i].H;
556     LAI[i] = pop[i].LAI; }
557 if(par.Hnb) {
558     free(par.Hprob);
559     free(par.Hquant); }
560 free(pop);
561 }
562 #endif
```

## C.2 Programme du modèle à la fois individuel et matriciel

Le programme a été écrit entièrement sous S-PLUS. Le listing ci-dessous donne l'ensemble minimal de fonctions pour que le programme fonctionne. Un certain nombre de fonctions supplémentaires qui ont été écrites pour gérer, visualiser et analyser les résultats des simulations, ne sont pas données ici.

### C.2.1 Installation

Le listing ci-dessous étant tapé dans un fichier ASCII dénomé `listing.txt`, le charger sous S-PLUS :

```
> source("listing.txt")
```

Il faut ensuite définir trois répertoires :

```
> .repert.etat0 <- "toto"   où toto est le répertoire où se trouvent
                           les fichiers définissant des parcelles
> .repert.hist <- "tata"   où tata est le répertoire où seront écrits
                           les résultats des simulations
> .repert.param <- "titi"  où titi est le répertoire où se trou-
                           vent certains fichiers définissant des pa-
                           ramètres.
```

Il faut enfin taper, au début de chaque session S-PLUS, les commandes :

```
> init.param()
> dialog.start()
> motif()
```

Le programme utilise par ailleurs deux types de fichier :

- fichiers définissant une parcelle, situés dans le répertoire `toto`. Ils doivent avoir un nom du type `aX_Y.lst` où `X` varie entre 1 et 12 et `Y` prend

l'une des valeurs 84, 88 ou 92. Ce doit être des fichiers ASCII comportant 5 colonnes, le séparateur entre les colonnes étant un espace. Chaque ligne correspond à un arbre. La 1<sup>ère</sup> colonne est un numéro à 5 chiffres identifiant l'arbre, tel que le 1<sup>er</sup> chiffre est le numéro du carré auquel il appartient. La 2<sup>e</sup> colonne indique son essence, la 3<sup>e</sup> son abscisse, la 4<sup>e</sup> son ordonnée et la 5<sup>e</sup> son diamètre ;

- fichier établissant la correspondance entre une essence et le groupe d'espèces auquel elle appartient. Ce fichier doit s'appeler `codes.txt` et doit se situer dans le répertoire `titi`. Ce doit être un fichier ASCII comportant 2 colonnes séparées par un espace. La 1<sup>ère</sup> colonne indique le numéro de l'essence, la 2<sup>e</sup> le groupe auquel elle appartient. La 1<sup>ère</sup> ligne du fichier n'est pas lue.

Les fichiers définissant une parcelle (situés dans le répertoire `toto`) ne sont pas indispensables : ils permettent simplement d'initialiser une simulation à une parcelle réelle. Une simulation peut autrement être initialisée à une parcelle vide (par défaut), ou à l'état d'une simulation précédente.

Le fichier `codes.txt` n'est indispensable que dans la mesure où la simulation est initialisée à une parcelle réelle.

## C.2.2 Lancement

Le programme se lance par la commande :

```
> modele()
```

Des arguments optionnels peuvent être passés à la commande `modele()`. Il s'agit de :

- `coupes = X` : indique le régime des coupes, où `X` vaut 0 (pas de coupes), 1 (une coupe à chaque rotation) ou 2 (une coupe à une date donnée) ;
- `rotation = X`, où `X` est un entier : durée de la rotation (si `coupes = 1`) ou date de la coupe (si `coupes = 2`). À préciser seulement si `coupes ≠ 0` ;
- `DME = c(X1, X2, X3, X4, X5, X6)` où `Xi` est un réel : diamètre minimum d'exploitabilité pour chacun des cinq groupes d'espèces plus l'angélique. À préciser seulement si `coupes ≠ 0` ;
- `loi.rayon = X` : indique la loi de distribution des recrutés autour des semenciers, où `X` vaut 1 (loi uniforme sur le disque), 2 (loi normale radialement) ou 3 (loi normale pondérée radialement) ;

- `new = TRUE` ou `FALSE`: si `TRUE`, la parcelle est initialisée; si `FALSE`, poursuite d'une simulation existante;
- `grafik = TRUE` ou `FALSE`: si `TRUE`, l'évolution de la parcelle est suivie graphiquement tout le long de la simulation;
- `histoire = "tutu"`, où `tutu` est le nom du répertoire où doit être sauvegardée la simulation si `new = TRUE`, ou le nom de la simulation à poursuivre si `new = FALSE`;
- `n`: entier donnant le nombre de lignes de carrés dans la parcelle. À préciser seulement si `new = TRUE`;
- `m`: entier donnant le nombre de colonnes de carrés dans la parcelle. À préciser seulement si `new = TRUE`;
- `etat0 = cbind(carre.m = c(C1, C2, ...), parc = c(P1, P2, ...), annee = c(A1, A2, ...), carre = c(C1*, C2*, ...))`: matrice définissant l'état initial de la parcelle; ainsi le carré  $C_i$  est initialisé au carré  $C_i^*$  défini dans le fichier `aPi_Ai.lst`; les carrés qui ne figurent pas dans la matrice sont initialisés à un carré vide, et `etat0 = NULL` initialise la parcelle entière à une parcelle vide. À préciser seulement si `new = TRUE`;
- `suivi = c(C1, C2, ...)`, où  $1 \leq C_i \leq n \times m$ : liste des carrés dont l'évolution est suivie graphiquement. À préciser seulement si `grafik = TRUE`;
- `duree`: entier donnant la durée de la simulation (en nombre de pas de temps de 2 ans);
- `fermer = c(histoire = X, fenetre = Y)` où `X` et `Y` sont des booléens (`TRUE` ou `FALSE`): indique si à la fin de l'exécution du programme l'histoire et les fenêtres graphiques doivent être fermées ou non.

Si un argument manque pour le bon déroulement du programme, un menu graphique apparaît pour le saisir.

### C.2.3 Un mot sur la programmation

Afin de rendre les commentaires du listing plus clairs, voici au préalable un mot sur les principaux types de variables manipulées par le programme.

**Parcelle.** Une parcelle est décrite par un objet S-PLUS dont la structure est celle d'une liste à 4 éléments `$N`, `$P`, `$Bt` et `$Yt`.

L'élément `$N` est lui-même une liste à `tot` éléments `$carre1`, `$carre2`, ..., où `tot` est le nombre de carrés qui composent la parcelle. L'élément `$N$carreX` où `X` vaut 1, 2, ..., `tot` est une matrice  $11 \times 6$  qui donne les effectifs par groupe d'espèces (en colonne) et par classe de diamètre (en ligne : il s'agit des 11 classes de diamètre définies par Favrichon, 1995), pour le carré `X`.

L'élément `$P` est une matrice qui contient les caractéristiques des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$ . Chaque ligne correspond à un individu. Les colonnes donnent dans l'ordre, pour un arbre : le carré auquel il appartient, son groupe d'espèces, son abscisse, son ordonnée, son diamètre.

L'élément `$Bt` est une matrice `tot`  $\times$  8 qui donne, pour chacun des carrés (en ligne) : la surface terrière par groupe d'espèces (colonnes 1 à 6), la surface terrière totale (7<sup>e</sup> colonne) et la surface terrière des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  (8<sup>e</sup> colonne).

L'élément `$Yt` est de même une matrice `tot`  $\times$  8 qui donne, pour chacun des carrés (en ligne) : l'effectif par groupe d'espèces (colonnes 1 à 6), l'effectif total (7<sup>e</sup> colonne) et l'effectif des arbres de diamètre supérieur à  $D_s$  (8<sup>e</sup> colonne).

**Histoire.** Lors d'une simulation, l'objet S-PLUS qui décrit la parcelle et dont la structure vient d'être décrite, est sauvegardé à chaque pas de temps dans un répertoire que l'on appelle une histoire. Le nom de ce répertoire est inscrit dans la variable `history`.

Une histoire contient les objets S-PLUS suivants :

- `taille = c(n,m)` : vecteur donnant le nombre de lignes (`n`) et de colonnes (`m`) de carrés qui composent la parcelle (ainsi `tot = n  $\times$  m`);
- `index` : entier égal au pas de temps atteint;
- `parcX`, avec `X = 1...index` : objet décrivant la parcelle au pas de temps `X`.

Lors de l'ouverture d'une histoire (par la commande `history.open`), un certain nombre de variables sont définies temporairement (jusqu'à la fermeture de l'histoire par la commande `history.close`). Les principales sont `Bt` et `Yt`, qui sont des tableaux `tot`  $\times$  8  $\times$  `index` résultant de l'empilement des éléments `$Bt` et `$Yt` des objets `parc1` à `parc(index)`.

## C.2.4 Listing

Un certain nombre de variables globales (définies dans le `frame = 0`) sont utilisées dans le programme. Des préfixes permettent de les distinguer :

- préfixe `.p.` : paramètre du modèle; tous les paramètres sont définis dans la fonction `init.param`;
- préfixe `.v.` : variable globale du modèle, qui varie dans le temps ou d'une simulation à une autre;
- préfixe `.o.` : option d'appel du modèle; ces arguments optionnels ont été listé ci-dessus (§ C.2.2).

```

1  calc.Bt <- fonction(x) {
2  #
3  # Calcule la surface terriere par groupe d'especes et par carre
4  # pour une parcelle.
5  # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (les seuls champs
6  #          requis sont $N et $P)
7  # SORTIE : matrice (carres x [gr. d'especes | total | D>Ds])
8  #          donnant la surface terriere divisee par Bo
9  #
10     B <- matrix(unlist(lapply(x$N, fonction(N)
11     apply((.p.DD * N)[1:(.p.colDs - 1), ], 2, sum))), ncol = .p.ngr, byrow
12     = T)
13     if(length(x$P)) {
14         M <- matrix(0, .v.tot, .p.ngr)
15         Mt <- tapply(x$P[, "D"], list(x$P[, "carre"], x$P[, "groupe"]),
16             fonction(n)
17             sum(.p.DD * hist(n, breaks = c(.p.Dborne, 10000), plot = F)$
18             counts))
19         Mt[is.na(Mt)] <- 0
20         a <- lapply(dimnames(Mt), as.integer)
21         M[a[[1]], a[[2]]] <- Mt
22         B <- B + M
23         Bg <- sum(.p.DD * hist(x$P[, "D"], breaks = c(.p.Dborne, 10000),
24             plot = F)$counts)
25     }
26     else Bg <- 0
27     B <- cbind(B, apply(B, 1, sum), Bg)
28     dimnames(B) <- list(.v.nomca, .p.nomvar)
29     B/.p.Bo
30 }
31 calc.Yt <- fonction(x)
32 {
33 #
34 # Calcule les effectifs par carre et par groupe d'especes, pour une

```

```

35 # parcelle.
36 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (les seuls champs requis
37 #          sont $N et $P)
38 # SORTIE : matrice (carres x [gr. d'especies | total | D>Ds])
39 #          donnant les effectifs divises par Yo
40 #
41   Y <- matrix(unlist(lapply(x$N, function(N)
42     apply(N[1:(.p.colDs - 1), ], 2, sum))), ncol = .p.ngr, byrow = T)
43   if(length(x$P)) {
44     M <- matrix(0, .v.tot, .p.ngr)
45     Mt <- tapply(rep(1, nrow(x$P)), list(x$P[, "carre"], x$P[,
46       "groupe"]), sum)
47     Mt[is.na(Mt)] <- 0
48     a <- lapply(dimnames(Mt), as.integer)
49     M[a[[1]], a[[2]]] <- Mt
50     Y <- Y + M
51     Yg <- nrow(x$P)
52   }
53   else Yg <- 0
54   Y <- cbind(Y, apply(Y, 1, sum), Yg)
55   dimnames(Y) <- list(.v.nomca, .p.nomvar)
56   Y/.p.Yo
57 }
58 calc.recru <- function(x)
59 {
60 #
61 # Calcule l'effectif de recrutes dans le modele individuel par
62 # carre et par groupe d'especies.
63 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (seul le champ $N
64 #          est necessaire)
65 # SORTIE : matrice (carres x gr. d'especies) donnant les effectifs
66 #          de recrutes au diametre Ds
67 #
68   lambda <- unlist(lapply(x$N, function(y)
69     y[.p.colDs, ]))
70   fil <- lambda != 0
71   lambda[fil] <- rpois(sum(fil), lambda[fil])
72   matrix(lambda, ncol = .p.ngr, byrow = T, dimnames = list(.v.nomca,
73     .p.nomgr))
74 }
75 calc.u <- function(x)
76 {
77 #
78 # Calcule la proportion en effectif d'angelique dans le groupe 3
79 # en se restreignant aux individus de diametre superieur a Dfruct.
80 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (seuls les champs $P
81 #          et $N sont necessaires)
82 # SORTIE : la proportion
83 #

```

```

84     Y <- matrix(0, 2, .v.tot, dimnames = list(c("Y3", "Ya"), .v.nomca))
85     if(length(x$P)) {
86         P <- x$P[x$P[, "D"] >= .p.Dfruct, , drop = F]
87         Yi <- tapply(P[, "groupe"], P[, "carre"], function(g)
88             c(sum(g == 3), sum(g == 6)))
89         Y[, as.integer(names(Yi))] <- unlist(Yi)
90     }
91     if(.p.Dfruct < .p.Ds) {
92         fil <- (.p.D >= .p.Dfruct) & (.p.D < .p.Ds)
93         Y <- Y + matrix(unlist(lapply(x$N, function(y, fil)
94             apply(y[fil, c("groupe3", "angelique"), drop = F], 2, sum), fil
95                 )), nrow = 2, dimnames = list(c("Y3", "Ya"), .v.nomca))
96     }
97     Y <- Y["Ya", ]/(Y["Ya", ] + Y["Y3", ])
98     Y[is.na(Y)] <- .p.u.defaut
99     Y
100 }
101 carre.lit <- fonction(parc, annee = 84, carre = 1)
102 {
103 #
104 # Constitue un tableau de donnees a partir des fichiers
105 # aX_Y.lst dans le repertoire .repert.etat0.
106 # ENTREES : parc : numero de parcelle (X = parc)
107 #           annee : annee (Y = annee)
108 #           carre : numero de carre
109 # SORTIE : liste ($N, $P) ou $N est la matrice des effectifs
110 #           par classe de diametre et groupe d'especes, et $P
111 #           est un tableau [groupe | x | y | D] decrivant les
112 #           arbres de diametre superieur a Ds.
113 #
114     if(missing(parc)) return(list(N = matrix(0, .p.nD, .p.ngr, dimnames =
115         list(.p.nomD, .p.nomgr)), P = numeric(0)))
116     x <- matrix(unlist(scan(paste(.repert.etat0, "/a", parc, "_", annee,
117         ".lst", sep = ""), what = list(1, 1, 1, 1, 1), flush = T)),
118         ncol = 5, dimnames = list(NULL, c("ID", "ess", "x", "y", "D")))
119     x <- x[round(x[, "ID"]/10000) == carre, c("ess", "x", "y", "D")]
120     x <- carre.trans(x)
121     if(!(carre %% 2))
122         x$P[, "x"] <- x$P[, "x"] - .p.cx
123     if(carre < 3)
124         x$P[, "y"] <- x$P[, "y"] - .p.cy
125     x
126 }
127 carre.trans <- fonction(x)
128 {
129 #
130 # Transforme un tableau [ess | x | y | D] decrivant des arbres en
131 # une liste ($N, $P) separant les gros des petits arbres..
132 # ENTREE : x : tableau [ess | x | y | D]

```

```

133 # SORTIE : liste ($N, $P) ou $N est la matrice des effectifs
134 #           par classe de diametre et groupe d'especes, et $P
135 #           est un tableau [groupe | x | y | D] decrivant les
136 #           arbres de diametre superieur a Ds.
137 #
138     x[, "ess"] <- application(.p.codess$ess, .p.codess$groupe, x[, "ess"])
139     dimnames(x) <- list(NULL, c("groupe", "x", "y", "D"))
140     fil <- is.na(x[, "groupe"])
141     n <- sum(fil)
142     if(n) {
143         prevenir(paste(n,
144             "arbres de groupe indetermine dispatches au hasard"))
145         nr <- nrow(x) - n
146         z <- rep(0, 6)
147         y <- tapply(rep(1, nr), x[!fil, "groupe"], sum)/nr
148         z[as.integer(names(y))] <- y
149         z <- sample(1:6, size = n, replace = T, prob = z)
150         x[fil, "groupe"] <- z
151     }
152     fil <- x[, "D"] >= .p.Ds
153     P <- x[fil, ]
154     N <- x[!fil, c("groupe", "D")]
155     N <- tapply(N[, "D"], N[, "groupe"], function(x)
156         hist(x, breaks = c(.p.Dborne, 10000), plot = F)$counts)
157     Nc <- matrix(0, .p.nD, .p.ngr, dimnames = list(.p.nomD, .p.nomgr))
158     Nc[, as.integer(names(N))] <- unlist(N)
159     list(N = Nc, P = P)
160 }
161 clear <- function(tous = F)
162 {
163 #
164 # Ferme les fenetres graphiques ouvertes.
165 # ENTREE : tous : si TRUE, toutes les fenetres ouvertes sont fermees,
166 #             sinon une fenetre est laissee ouverte
167 #
168     x <- dev.list()
169     if(!tous)
170         x <- x[-1]
171     for(u in x)
172         dev.off(u)
173 }
174 coupe <- function(x)
175 {
176 #
177 # Realise une coupe sur une parcelle en supprimant tous les arbres
178 # de diametre superieur a un seuil.
179 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (les champs requis
180 #             sont $P, $N)
181 # SORTIE : objet decrivant une parcelle

```

```

182 #
183   if(length(x$P)) x$P <- x$P[x$P[, "D"] < .v.DME[x$P[, "groupe"]], ,
184       drop = F]
185   D <- matrix(rep(.p.D, .p.ngr), .p.nD, .p.ngr)
186   DME <- matrix(rep(.v.DME, .p.nD), .p.nD, .p.ngr, byrow = T)
187   coupes <- D >= DME
188   x$N <- lapply(x$N, function(N, mort)
189     {
190       N[mort] <- 0
191       N
192     }
193     , coupes)
194   x
195 }
196 epilogue <- function()
197 {
198 #
199 # Termine une simulation en fermant l'histoire et les fenetres graphiques.
200 #
201   if(!exists(".o.fermer")) {
202     dial <- dialog.create(title = "Epilogue", values = list(
203       "Fermer l'histoire ?" = c("non", "oui"),
204       "Enlever les fenetres ?" = c("non", "oui")), widgets =
205       rep("radiobox", 2), button = "OK")
206     ans <- dialog.display(dial)$values
207     dialog.destroy(dial)
208     .o.fermer <- c(histoire = (ans[[1]] == "oui"), fenetre = (ans[[
209       2]] == "oui"))
210   }
211   if(.o.fermer["histoire"])
212     history.close()
213   if(.o.fermer["fenetre"])
214     clear()
215   invisible()
216 }
217 graf.history <- function(dev = dev.list())
218 {
219 #
220 # Dessine l'evolution d'un carre. Quatre graphiques sont faits :
221 # - effectif et surf. terr. total en fonction du temps
222 # - proportion en effectif et en surf. terr. des arbres de diametre
223 #   superieur a Ds, en fonction du temps
224 # - effectif par groupe d'especes en fonction du temps
225 # - surface terriere par groupe d'especes en fonction du temps.
226 # ENTREE : dev : numero des fenetres graphiques ou sont realises
227 #           les dessins. Il doit y avoir autant de fenetres
228 #           indiquees qu'il y a de carres suivis.
229 #
230   if(is.null(.v.carres) || !(an <- dim(.v.Yt)[3])) return()

```

```

231 assign("an", an, frame = 1)
232 assign("dev", dev, frame = 1)
233 lapply(as.list(1:length(.v.carres)), function(k)
234 {
235     dev.set(dev[k])
236     par(mfrow = c(2, 2), pty = "m")
237     plot.xx(0:(an - 1), .v.Yt[.v.carres[k], "total", ], .v.Bt[
238     .v.carres[k], "total", ], col2 = 6, ylab2 =
239     "Surface terriere totale", xlab = "Periode de 2 ans",
240     ylab = "Effectif total", type = "l", main = paste(
241     "Carre", .v.carres[k]))
242     plot.xx(0:(an - 1), .v.Yt[.v.carres[k], "D>Ds", ]/.v.Yt[
243     .v.carres[k], "total", ], .v.Bt[.v.carres[k], "D>Ds",
244     ]/.v.Bt[.v.carres[k], "total", ], col2 = 6, ylab2 =
245     "Prop. en S.T. du mod. ind.", xlab = "Periode de 2 ans",
246     ylab = "Prop. en eff. du mod. ind.", type = "l")
247     matplot(0:(an - 1), t(.v.Yt[.v.carres[k], 1:.p.ngr, ]), xlab
248     = "Periode de 2 ans", ylab = "Effectif par groupe",
249     type = "l", lty = 1, col = 1:.p.ngr)
250     matplot(0:(an - 1), t(.v.Bt[.v.carres[k], 1:.p.ngr, ]), xlab
251     = "Periode de 2 ans", ylab =
252     "Surf. terriere par groupe", type = "l", lty = 1, col
253     = 1:.p.ngr)
254 }
255 )
256 invisible()
257 }
258 graf.parc <- function(x, dev = dev.list(), an = "??")
259 {
260 #
261 # Represente graphiquement une parcelle. Deux graphiques sont faits :
262 # - cartographie des arbres de diametre superieur a Ds
263 # - distribution diametrique par carre et par groupe d'especes.
264 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (seuls les champs $N et
265 #         $P sontt necessaires)
266 #         dev : numero des fenetres ou sont realises les dessins
267 #         (deux fenetres sont necessaires)
268 #         an : pas de temps en cours
269 #
270     dev.set(dev[1])
271     par(mfrow = c(1, 1), pty = "s")
272     plot.iso(c(0, .v.Lx), c(0, .v.Ly), xlab = "", ylab = "", main = paste(
273     "Periode", an))
274     segments(rep(0, .v.nlig + 1) * .p.cx, (0:.v.nlig) * .p.cy, rep(.v.ncol,
275     .v.nlig + 1) * .p.cx, (0:.v.nlig) * .p.cy, lty = 2)
276     segments((0:.v.ncol) * .p.cx, rep(0, .v.ncol + 1) * .p.cy, (0:.v.ncol) *
277     .p.cx, rep(.v.nlig, .v.ncol + 1) * .p.cy, lty = 2)
278     if(length(x$P)) {
279         assign("P", lapply(split(x$P[, c("x", "y", "D")], x$P[,

```

```

280         "groupe"]), function(y)
281     matrix(y, ncol = 3, dimnames = list(NULL, c("x", "y", "D"))),
282     frame = 1)
283     lapply(as.list(names(P)), function(k)
284     symbols(P[[k]][, "x"], P[[k]][, "y"], circles = P[[k]][, "D"]/
285     15, col = as.integer(k), inches = F, add = T))
286     }
287     dev.set(dev[2])
288     par(mfrow = c(.v.nlig, .v.ncol), pty = "m", mar = c(2, 2, 0, 0), mgp =
289     c(1.1, 0.1, 0))
290     carre.graf <- function(N, fil)
291     matplot(.p.D[fil], N[fil, ], lty = 1, col = 1:.p.ngr, xlab = "", ylab
292     = "", type = "l", tck = 0.02)
293     fil <- .p.D < .p.Ds
294     lapply(x$N, carre.graf, fil = fil)
295     invisible()
296     }
297     history.add <- function(x, resume = T)
298     {
299     #
300     # Inscrit un objet decrivant une parcelle dans une histoire.
301     # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (tous les champs sont
302     #         requis)
303     #         resume : si FALSE, les variables .v.Yt et .v.Bt ne sont
304     #         pas actualisees
305     #
306     i <- dbread(.v.history, "index") + 1
307     dbwrite(.v.history, "index", i)
308     dbwrite(.v.history, paste("parc", i, sep = ""), x)
309     if(resume) {
310         assign(".v.Bt", array(c(.v.Bt, x$Bt), dim = c(.v.tot, .p.nvar,
311         i), dimnames = list(.v.nomca, .p.nomvar, NULL)), frame
312         = 0)
313         assign(".v.Yt", array(c(.v.Yt, x$Yt), dim = c(.v.tot, .p.nvar,
314         i), dimnames = list(.v.nomca, .p.nomvar, NULL)), frame
315         = 0)
316     }
317     invisible()
318     }
319     history.close <- function(full = T)
320     {
321     #
322     # Ferme une histoire.
323     # ENTREE : full : si FALSE, les variables liees a l'histoire ne sont
324     #         supprimees
325     #
326     if(full) {
327         remove(".v.nlig", frame = 0)
328         remove(".v.ncol", frame = 0)

```

```

329     remove(".v.tot", frame = 0)
330     remove(".v.nomca", frame = 0)
331     remove(".v.Lx", frame = 0)
332     remove(".v.Ly", frame = 0)
333     remove(".v.coord", frame = 0)
334     remove(".v.Yt", frame = 0)
335     remove(".v.Bt", frame = 0)
336   }
337   remove(".v.history", frame = 0)
338 }
339 history.create <- function()
340 {
341   #
342   # Cree une histoire.
343   # SORTIE : nom de l'histoire creee
344   #
345   val <- list(Nom = "Tempo", "Nombre de lignes" = 1, "Nombre de colonnes"
346             = 1)
347   wid <- c("textfield", "slider", "slider")
348   opt <- c("", "min 1 max 10", "min 1 max 10")
349   fil <- !c(exists(".o.histoire"), exists(".o.n"), exists(".o.m"))
350   if(any(fil)) {
351     cat("\nHistoires deja existantes :\n\n")
352     cat(paste(paste(unix(paste("ls", .repert.hist)), "\n"),
353           collapse = ""))
354     dial <- dialog.create(values = val[fil], widgets = wid[fil],
355                          buttons = c("Ok"), options = opt[fil], title =
356                          "Cree une histoire")
357     ans <- dialog.display(dial)$values
358     dialog.destroy(dial)
359   }
360   if(!exists(".o.n"))
361     .o.n <- ans$"Nombre de lignes"
362   if(!exists(".o.m"))
363     .o.m <- ans$"Nombre de colonnes"
364   if(!exists(".o.histoire"))
365     .o.histoire <- ans$Nom
366   if(file.exists(.repert.hist, .o.histoire))
367     if(.o.histoire == "Tempo")
368       history.destroy(paste(.repert.hist, "/Tempo", sep = ""),
369                       check = F)
370     else stop("Cette histoire existe deja")
371   H <- paste(.repert.hist, "/", .o.histoire, sep = "", collapse = T)
372   unix(paste("mkdir", H))
373   dbwrite(H, "index", 0)
374   dbwrite(H, "taille", c(.o.n, .o.m))
375   .o.histoire
376 }
377 history.destroy <- function(H, check = T)

```

```
378 {
379 #
380 # Detruit une histoire.
381 # ENTREE : H : (optionnel) repertoire de l'histoire a detruire
382 #       check : si TRUE, on demande de confirmer la destruction
383 #       de l'histoire avant de le faire
384 #
385   if(missing(H)) {
386     H <- unix(paste("ls", .repert.hist))
387     h <- menu(choices = H, graphics = T, title = "Suppression")
388     if(h == 0)
389       return()
390     H <- paste(paste(.repert.hist, "/", sep = ""), H[h], sep = "")
391   }
392   if(exists(".v.history") && (.v.history == H)) {
393     prevenir("Cette histoire est ouverte en ce moment et ne peut etr\ne detruite"
394             )
395     return()
396   }
397   if(check) {
398     dial <- dialog.create(title = "Confirmation", values = list(
399       "Vraiment supprimer ?" = c("oui", "non")), widgets = c(
400       "radiobox"), button = "Ok")
401     ans <- dialog.display(dial)$values[[1]] == "non"
402     dialog.destroy(dial)
403     if(ans)
404       return()
405   }
406   unix(paste("rm -r", H))
407   cat("\nHistoires encore presentes :\n\n")
408   cat(paste(paste(unix(paste("ls", .repert.hist)), "\n"), collapse = ""))
409 }
410 history.get <- fonction(retard)
411 {
412 #
413 # Renvoie l'objet decrivant une parcelle correspondant au pas de
414 # temps en cours moins un temps de retard.
415 # ENTREE : retard : nombre de pas de temps de retard
416 # SORTIE : objet decrivant une parcelle
417 #
418   i <- dbread(.v.history, "index")
419   if(i == 0)
420     return()
421   dbread(.v.history, paste("parc", max(1, i - retard), sep = ""))
422 }
423 history.open <- fonction(H, resume = T)
424 {
425 #
426 # Ouvre une histoire.
```

```

427 # ENTREE : H : (facultatif) nom de l'histoire a ouvrir
428 #         resume : si FALSE, les variables .v.Yt et .v.Bt ne sont
429 #         pas definies
430 # SORTIE : nom de l'histoire ouverte
431 # VARIABLES GLOBALES DEFINIES :
432 #   history : nom de l'histoire ouverte
433 #   nlig : nombre de carres en ligne dans la parcelle
434 #   ncol : nombre de carres en colonne dans la parcelle
435 #   tot : nombre total de carres (= nlig x ncol)
436 #   nomca : nom des carres
437 #   Lx : largeur de la parcelle (= cx x ncol)
438 #   Ly : hauteur de la parcelle (= cy x nlig)
439 #   coord : coordonnees des coins inferieurs gauche des carres
440 #   Yt : historique des effectifs par carre et groupe d'especes
441 #   Bt : historique des surf. terr. par carre et groupe d'especes
442 #
443   if(exists(".v.history")) stop(
444     "Il ne peut pas y avoir 2 histoires d'ouvertes en meme temps"
445   )
446   if(!missing(H))
447     .o.histoire <- H
448   if(!exists(".o.histoire")) {
449     H <- unix(paste("ls", .repert.hist))
450     h <- menu(H, graphics = T, title = "Ouverture")
451     if(h == 0)
452       stop()
453     .o.histoire <- H[h]
454   }
455   assign(".v.history", paste(.repert.hist, "/", .o.histoire, sep = "",
456     collapse = T), frame = 0)
457   n <- dbread(.v.history, "taille")
458   assign(".v.nlig", n[1], frame = 0)
459   assign(".v.ncol", n[2], frame = 0)
460   assign(".v.tot", n[1] * n[2], frame = 0)
461   assign(".v.nomca", paste("carre", 1:.v.tot, sep = ""), frame = 0)
462   assign(".v.Lx", .p.cx * n[2], frame = 0)
463   assign(".v.Ly", .p.cy * n[1], frame = 0)
464   assign(".v.coord", structure(cbind((((1:.v.tot) - 1) %% n[2]) * .p.cx, (
465     (n[1] - 1) - ((1:.v.tot) - 1) %/% n[2]) * .p.cy), dimnames =
466     list(.v.nomca, c("x0", "y0"))), frame = 0)
467   if(!resume || (i <- dbread(.v.history, "index")) == 0) {
468     assign(".v.Yt", NULL, frame = 0)
469     assign(".v.Bt", NULL, frame = 0)
470   }
471   else {
472     assign(".v.Yt", array(unlist(lapply(as.list(1:i), function(k)
473       dbread(.v.history, paste("parc", k, sep = ""))$Yt)), dim = c(
474       .v.tot, .p.nvar, i), dimnames = list(.v.nomca,
475       .p.nomvar, NULL)), frame = 0)

```

```

476         assign(".v.Bt", array(unlist(lapply(as.list(1:i), function(k)
477         dbread(.v.history, paste("parc", k, sep = ""))$Bt)), dim = c(
478         .v.tot, .p.nvar, i), dimnames = list(.v.nomca,
479         .p.nomvar, NULL)), frame = 0)
480     }
481     .o.histoire
482 }
483 init.choixcarre <- fonction(n, m)
484 {
485 #
486 # Permet de selectionner un carre avec la souris.
487 # ENTREE : n : nombre de carres en ligne dans la parcelle
488 #         m : nombre de carres en colonne dans la parcelle
489 # SORTIE : fonction qui renvoie le numero du carre sur lequel
490 #         on a clique avec la souris
491 #
492     get.carre <- fonction(n, m)
493     {
494 # Renvoie le numero du carre ou on a clique
495         x <- locator(1)
496         if((x$x < 0) || (x$x >= m) || (x$y < 0) || (x$y >= n))
497             return(0)
498         (n - floor(x$y) - 1) * m + floor(x$x) + 1
499     }
500 # Dessine les contours de la parcelle et des carres
501     par(mfrow = c(1, 1), pty = "s")
502     plot(c(0, max(c(m, n))), c(0, max(c(m, n))), type = "n", xlab =
503         "Carres", ylab = "", axes = 0)
504     segments(rep(0, n + 1), 0:n, rep(m, n + 1), 0:n)
505     segments(0:m, rep(0, m + 1), 0:m, rep(n, m + 1))
506     x <- expand.grid(0:(m - 1), (n - 1):0) + 0.5
507     text(x[, 1], x[, 2], 1:.v.tot)
508     return(get.carre)
509 }
510 init.param <- fonction()
511 {
512 #
513 # Initialise les parametres du modele.
514 #
515 # IDENTIFICATION DE L'ESPECE PARTICULIERE
516 # espece : code essence de cette espece [-]
517 # Dfruct : diametre de fructification de cette espece [cm]
518 #
519     assign(".p.espece", 103, frame = 0)
520     assign(".p.Dfruct", 40, frame = 0) #
521 #
522 # GROUPES D'ESPECES
523 # codess : correspondance code essence / groupe d'especes [-]
524 # ngr : nombre de groupes d'especes [-]

```

```

525 # nomgr : nom des groupes d'especes [-]
526 # desgr : descriptif des groupes d'especes [-]
527 #
528     if(file.exists(.repert.param, "codes.txt")) {
529         codess <- scan(paste(.repert.param, "/codes.txt", sep = ""),
530             what = list(1, 1), flush = T, skip = 1)
531         names(codess) <- c("ess", "groupe")
532         codess$groupe[codess$ess == .p.espece] <- 6
533         assign(".p.codess", codess, frame = 0)
534     }
535     else prevenir("Fichier CODES.TXT non trouve")
536     assign(".p.ngr", 6, frame = 0)
537     assign(".p.nomgr", c(paste("groupe", 1:5, sep = ""), "angelique"),
538         frame = 0)
539     assign(".p.desgr", c("Groupe 1 : understorey shade-tolerant species",
540         "Groupe 2 : canopy shade-tolerant species",
541         "Groupe 3 : emergent midtolerant species",
542         "Groupe 4 : canopy shade-intolerant species",
543         "Groupe 5 : pioneer species", "Groupe 6 : angelique"), frame =
544         0) #
545 #
546 # CLASSES DE DIAMETRE
547 # Dborne : bornes des classes de diametre [cm]
548 # D : diametre moyen de chaque classe [cm]
549 # DD : surface terriere moyenne de chaque classe [cm^2]
550 # nD : nombre de classes de diametre [-]
551 # Ds : diametre seuil marquant le passage du modele matriciel au
552 #     modele individuel [cm]
553 # colDs : numero de la classe de diametre donnant les effectifs de
554 #     recrutes dans le modele individuel (= 1 + nombre de classes
555 #     de diametres effectives dans le modele matriciel) [-]
556 # nomD : nom des classes de diametre [-]
557 #
558     assign(".p.Dborne", seq(10, 60, by = 5), frame = 0)
559     assign(".p.D", .p.Dborne + 2.5, frame = 0)
560     assign(".p.DD", (pi/4) * (.p.D^2), frame = 0)
561     assign(".p.nD", length(.p.D), frame = 0)
562     assign(".p.Ds", 40, frame = 0)
563     assign(".p.colDs", sum(.p.D < .p.Ds) + 1, frame = 0)
564     assign(".p.nomD", paste("D", 1:.p.nD, sep = ""), frame = 0) #
565 #
566 # ETAT DE REFERENCE
567 # Yo : effectif total d'un carre dans l'etat de reference [-]
568 # Bo : surface terriere totale d'un carre dans l'etat de reference [cm^2]
569 #
570     assign(".p.Yo", 968.25, frame = 0)
571     assign(".p.Bo", 489522.1, frame = 0) #
572 #
573 # DIMENSIONS DES CARRES

```

```
574 # cx : largeur d'un carre (l'abscisse varie de 0 a cx) [m]
575 # cy : longueur dun carre (l'ordonnee varie de 0 a cy) [m]
576 #
577     assign(".p.cx", 125, frame = 0)
578     assign(".p.cy", 125, frame = 0) #
579 #
580 # VARIABLES DYNAMIQUES SUIVIES PAR CARRE
581 # nvar : nombres de variables suivies (i.e. nombre de colonnes des tableaux
582 #     $Bt et $Yt [-]
583 # nomvar : nom des variables suivies dynamiquement [-]
584 #
585     assign(".p.nvar", .p.ngr + 2, frame = 0)
586     assign(".p.nomvar", c(.p.nomgr, "total", "D>Ds"), frame = 0) #
587 #
588 # RECRUTEMENT DANS LE MODELE INDIVIDUEL
589 # Dsl : diametre minimal des arbres recrutes dans le modele individuel [cm]
590 # Dsu : diametre maximal des arbres recrutes dans le modele individuel [cm]
591 # Retard : temps (mesure en periode de 2 ans !) pour qu'un arbre passe
592 #     du stade graine a .Ds = 40 cm de diametre [2ans]
593 # rayon : rayon de dispersion autour des semanciers [m]
594 # sd.rayon : ecart type du rayon de dispersion autour des semanciers [m]
595 # rayon.lois : lois de tirage de la distance de dispersion [-]
596 # D.tirage : loi de tirage du diametre du recrute [-]
597 #
598     assign(".p.Dsl", 40, frame = 0)
599     assign(".p.Dsu", 45, frame = 0)
600     assign(".p.Retard", structure(c(156, 129, 58, 58, Inf, 58), names =
601         .p.nomgr), frame = 0)
602     assign(".p.rayon", structure(c(Inf, 15, 22, Inf, Inf, 15), names =
603         .p.nomgr), frame = 0)
604     assign(".p.sd.rayon", .p.rayon/4, frame = 0)
605     assign(".p.rayon.lois", list(uniforme = fonction(n, k)
606         .p.rayon[k] * sqrt(runif(n, 0, 1)), "normale radialement" = fonction(n,
607         k)
608         rnorm(n, .p.rayon[k], .p.sd.rayon[k]), "normale ponderee" = fonction(n,
609         k)
610         rnormrad(n, .p.rayon[k], .p.sd.rayon[k])), frame = 0)
611     assign(".p.D.tirage", fonction(n)
612         runif(n, .p.Dsl, .p.Dsu), frame = 0) #
613 #
614 # RECRUTEMENT DANS LE MODELE MATRICIEL
615 # retard : temps (mesure en periode de 2 ans !) pour qu'un arbre passe
616 #     du stade graine a 10 cm de diametre [2ans]
617 # u.default : fraction (en effectif) de l'espece dans son groupe,
618 #     quand la parcelle est vide de toute espece du groupe [-]
619 # c : coefficients permettant d'exprimer l'effectif des recrutes en
620 #     fonction de Yt et Bt (cf. article de Vincent Favrichon)
621 #     avec Bt : surf. terr. du carre / surf. terr. de reference
622 #     Yt : effectif du carre / eff. de reference
```

```

623 #      c[,"c1"] : terme constant [1/an]
624 #      c[,"c2"] : terme dependant de Yt ou Bt [1/an]
625 #      c[5,"c2"] : terme dependant de Bt pour le groupe 5 [-]
626 #
627      assign(".p.retard", structure(c(0, 0, 0, 0, 0, 0), names = .p.nomgr),
628            frame = 0)
629      assign(".p.u.defaut", 0, frame = 0)
630      assign(".p.c", matrix(c(15.306, -13.173, 14.562, -12.358, 5.1937,
631            -4.2587, 11.32, -10.67, 681.89, -6.59, 5.1937, -4.2587), 2,
632            .p.ngr, dimnames = list(c("c1", "c2"), .p.nomgr)), frame = 0) #
633 #
634 # CROISSANCE DANS LE MODELE INDIVIDUEL
635 # ic : coefficients du modele lineaire : dD ~ cste + D + Bt + Yt
636 #      avec : dD : accroissement diametrique individuel
637 #            D : diametre
638 #            Bt : surf. terr. du carre / surf. terr. de reference
639 #            Yt : effectif du carre / eff. de reference
640 #      ic[,"y0"] : terme constant [cm/an]
641 #      ic[,"D"] : terme dependant de D [1/an]
642 #      ic[,"Bt"] : terme dependant de Bt [cm/an]
643 #      ic[,"Yt"] : terme dependant de Yt [cm/an]
644 #
645      assign(".p.ic", matrix(c(0.1089, 0, 0, 0, 0.7427, -0.0038, 0, -0.4133,
646            0.725, 0, -0.5298, 0, 0.5953, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.9182, 0,
647            -0.6339, 0), 4, .p.ngr, dimnames = list(c("y0", "D", "Bt", "Yt"
648            ), .p.nomgr)), frame = 0) #
649 #
650 # CROISSANCE DANS LE MODELE MATRICIEL
651 # p : coefficients du modele lineaire : b ~ cste1 + D + D^2 + D^3
652 #      avec b : probabilite de passage dans la classe superieure en
653 #            etant vivant
654 #            D : diametre
655 #      p[,"p0"] : terme constant [1/(2ans)]
656 #      p[,"p1"] : terme dependant de D [1/(cm*(2ans))]
657 #      p[,"p2"] : terme dependant de D^2 [1/(cm^2*(2ans))]
658 #      p[,"p3"] : terme dependant de D^3 [1/(cm^3*(2ans))]
659 # q : coefficients du modele lineaire b ~ cste2 + Bt
660 #      avec b : probabilite de passage dans la classe superieure en
661 #            etant vivant
662 #            Bt : surf. terr. du carre / surf. terr. de reference
663 #      q[,"q0"] : terme constant [1/(2ans)]
664 #      q[,"q1"] : terme dependant de Bt [1/(2ans)]
665 # b : partie fixe du tableau des probabilites de passage dans la classe
666 #      superieure en etant vivant, par classe de diametre et par groupe
667 #      d'especes [1/(2ans)]
668 #
669      assign(".p.p", matrix(c(0.059539, -0.042787, -0.104791, -0.146288,
670            0.567723, -0.104791, -0.006697, 0.009465, 0.018798, 0.026898,
671            -0.08726, 0.018798, 0.00034, -0.000283, -0.000519, -0.000899,

```

```

672         0.004986, -0.000519, -4.768e-06, 2.57e-06, 4.336e-06, 9.674e-06,
673         -8.8257e-05, 4.336e-06), 4, .p.ngr, dimnames = list(c("p0",
674         "p1", "p2", "p3"), .p.nomgr), byrow = T), frame = 0)
675     assign(".p.q", matrix(c(0.052134, 0.1177, 0.164245, 0.23133, 0.352,
676         0.164245, -0.042395, -0.121289, -0.152575, -0.230974, -0.219,
677         -0.152575), 2, .p.ngr, dimnames = list(c("q0", "q1"), .p.nomgr),
678         byrow = T), frame = 0)
679     assign(".p.b", structure(cbind(1, .p.D, .p.D^2, .p.D^3, 1) %*% rbind(
680         .p.p, .p.q["q0", ]), dimnames = list(.p.nomD, .p.nomgr)),
681         frame = 0) #
682 #
683 # MORTALITE DANS LE MODELE INDIVIDUEL
684 # im : coefficients du modele lineaire : m ~ y0 + D
685 #     avec m : probabilite de mourir pendant une periode de 2 ans
686 #         y0 : terme constant
687 #         D : diametre
688 #     im["y0"] : terme constant [1/an]
689 #     im["D"] : terme dependant de D [1/(cm*an)]
690 #
691     assign(".p.im", matrix(c(0.0137, 0, 0.0318, -0.00032, 0.0137, 0, 0.0497,
692         0, 1, 0, 0.0181, 0), 2, .p.ngr, dimnames = list(c("y0", "D"),
693         .p.nomgr)), frame = 0) #
694 #
695 # MORTALITE DANS LE MODELE MATRICIEL
696 # d : coefficients du modele lineaire : m = cste + D + D^2
697 #     avec m : probabilite de mourir pendant une periode de 2 ans
698 #         D : diametre
699 #     d["d1"] : terme constant [1/(2ans)]
700 #     d["d2"] : terme dependant de D [1/(cm*(2ans))]
701 #     d["d3"] : terme dependant de D^2 [1/(cm^2*(2ans))]
702 # m : tableau des probabilites de mourir par classe de diametre et
703 #     groupe d'espece [1/(2ans)]
704 #
705     assign(".p.d", matrix(c(0.0062, -0.0166, 0.0088, 0.097, -0.148, 0.0088,
706         0.0014, 0.002, 0.0004, -0.0056, 0.0236, 0.0004, -1.8e-05,
707         -2e-05, -6e-06, 0.0001, -0.0006, -6e-06), 3, .p.ngr, dimnames
708         = list(c("d1", "d2", "d3"), .p.nomgr), byrow = T), frame = 0)
709     m <- cbind(1, .p.D, .p.D^2) %*% .p.d
710     m[.p.D > 60, c(2:4, 6)] <- 0.04
711     m[.p.D > 40, 1] <- 1
712     m[.p.D > 30, 5] <- 1
713     dimnames(m) <- list(.p.nomD, .p.nomgr)
714     assign(".p.m", m, frame = 0)
715     invisible()
716 }
717 init.parc <- fonction()
718 {
719 #
720 # Initialise une parcelle.

```

```

721 # SORTIE : objet decrivant une parcelle
722 # VARIABLES GLOBALES DEFINIES :
723 #   coupes : definit le regime des coupes
724 #   rayon.tirage : loi de la distance d'un recrute a son semancier parent
725 #   grafik : indique si l'evolution est suivie graphiquement
726 #   rotation : definit la duree de rotation ou la date d'exploitation
727 #   DME : definit les DME
728 #   carres : definit les carres suivis graphiquement
729 #
730 # Dessin des lois de distribution
731   if(!is.null(dev.list())) {
732     par(mfrow = c(2, 2), pty = "s", err = -1)
733     R <- .p.rayon[2] * 2
734     n <- 5000
735     sd <- .p.sd.rayon[2]
736     lapply(as.list(1:3), function(k, n, R)
737       {
738         a <- runif(n, 0, 2 * pi)
739         r <- .p.rayon.lois[[k]](n, 2)
740         plot(c(-R, R), c(-R, R), type = "n", xlab = paste(k,
741           names(.p.rayon.lois)[k]), ylab = "", axes = F)
742         points(r * cos(a), r * sin(a), pch = ".")
743       }
744     , n, R)
745     par(err = 0)
746   }
747 # Regime des coupes
748 # Initialiser / poursuivre une simulation
749 # Loi de dispersion
750 # Graphiques oui / non
751   regime <- c("Pas de coupes", "Coupe a chaque rotation",
752     "Coupe a une date donnee")
753   val <- list("Etat initial" = c("Initialiser", "Poursuivre simulation"),
754     Coupes = regime, "Loi de dispersion" = names(.p.rayon.lois),
755     Graphiques = c("oui", "non"))
756   wid <- c("radiobox", "pulldown", "pulldown", "radiobox")
757   fil <- !c(exists(".o.new"), exists(".o.coupes"), exists(".o.loi.rayon"),
758     exists(".o.grafik"))
759   if(any(fil)) {
760     dial <- dialog.create(title = "Initialisation", values = val[
761       fil], widgets = wid[fil], button = "OK")
762     ans <- dialog.display(dial)$values
763     dialog.destroy(dial)
764     if(fil[1])
765       .o.new <- ans$"Etat initial" == "Initialiser"
766     if(fil[2])
767       .o.coupes <- match(ans$Coupes, regime) - 1
768     if(fil[3])
769       .o.loi.rayon <- match(ans$"Loi de dispersion", names(

```

```

770         .p.rayon.lois))
771     if(fil[4])
772         .o.grafik <- ans$Graphiques == "oui"
773     }
774     assign(".v.coupes", .o.coupes, frame = 0)
775     assign(".v.rayon.tirage", .p.rayon.lois[[".loi.rayon"]], frame = 0)
776     assign(".v.grafik", .o.grafik, frame = 0) #
777 # Frequence des coupes
778 # Diametres minimaux d'exploitation
779     if(.v.coupes > 0) {
780         val <- as.list(c(20, rep(40, 6)))
781         names(val) <- c(if(.v.coupes == 1) "Duree d'une rotation" else
782             "Date d'exploitation", paste("DME", .p.nomgr))
783         wid <- rep("slider", 7)
784         opt <- c("min 0 max 100", rep("min 10 max 100", 6))
785         fil <- !c(exists(".o.rotation"), rep(exists(".o.DME"), 6))
786         if(any(fil)) {
787             dial <- dialog.create(title = "Coupes", values = val[
788                 fil], widgets = wid[fil], options = opt[fil],
789                 button = "OK")
790             ans <- dialog.display(dial)$values
791             dialog.destroy(dial)
792             if(fil[1])
793                 .o.rotation <- ans[[1]]
794             if(fil[2]) {
795                 n <- length(ans)
796                 .o.DME <- unlist(ans[(n - 5):n])
797             }
798         }
799         assign(".v.rotation", .o.rotation, frame = 0)
800         assign(".v.DME", .o.DME, frame = 0)
801     }
802 # Poursuite d'une simulation
803     if(!.o.new) {
804         history.open(resume = .v.grafik)
805         parc <- history.get(0)
806     }
807     else {
808         history.open(history.create()) #
809 # Initialise la parcelle a une parcelle vide
810         N <- rep(list(matrix(0, .p.nD, .p.ngr, dimnames = list(.p.nomD,
811             .p.nomgr))), .v.tot)
812         names(N) <- .v.nomca
813         P <- rep(list(numeric(0)), .v.tot) #
814 # Initialise les carres
815         if(exists(".o.etat0")) {
816             if(!is.null(.o.etat0)) {
817                 for(i in 1:nrow(.o.etat0)) {
818                     new.carre <- carre.lit(parc = .o.etat0[i,

```

```

819         "parc"], annee = .o.etat0[i, "annee"],
820         carre = .o.etat0[i, "carre"])
821     N[[.o.etat0[i, "carre.m"]]] <- new.carre$N
822     P[[.o.etat0[i, "carre.m"]]] <- new.carre$P
823     }
824     }
825 }
826 else {
827     get.carre <- init.choixcarre(.v.nlig, .v.ncol)
828     prevenir("Cliquez sur les carres a initialiser. Pour finir,
829             cliquez en dehors de la parcelle.")
830     x <- expand.grid(1:4, 1:12, c(84, 88, 92))
831     choix <- c("vide", paste("parcelle", x[, 2], "annee", x[
832             , 3], "carre", x[, 1]))
833     repeat {
834         if(!(carre <- get.carre(.v.nlig, .v.ncol)))
835             break
836         pick <- menu(choix, graphics = T, title = paste(
837             "Carre", carre))
838         if(pick > 0) {
839             if(pick > 1) {
840                 ca <- ((pick - 2) %% 4) + 1
841                 pa <- (((pick - 2) %/% 4) %% 12) + 1
842                 an <- c(84, 88, 92)[((pick - 2) %/% 48) + 1
843                     ]
844                 cat("Parcelle", pa, "annee", an, , "carre",
845                     ca, "\n")
846                 pick <- 2
847             }
848             new.carre <- switch(pick,
849                 carre.lit(),
850                 carre.lit(parc = pa, annee = an, carre = ca
851                     ))
852             N[[carre]] <- new.carre$N
853             P[[carre]] <- new.carre$P
854         }
855     }
856 }
857 assign("P", P, frame = 1)
858 P <- unlist(lapply(as.list(1:.v.tot), function(k)
859     if(length(P[[k]])) rbind(carre = k, t(P[[k]])) else NULL))
860     if(length(P)) P <- t(matrix(P, nrow = 5, dimnames = list(c(
861         "carre", "groupe", "x", "y", "D"), NULL))) #
862 # Ajuste les coordonnees des arbres
863     if(length(P)) {
864         P[, "x"] <- P[, "x"] + .v.coord[P[, "carre"], "x0"]
865         P[, "y"] <- P[, "y"] + .v.coord[P[, "carre"], "y0"]
866     }
867     parc <- c(list(P = P, N = N))

```

```

868     parc <- c(parc, list(Yt = calc.Yt(parc), Bt = calc.Bt(parc)))
869     history.add(parc, resume = .v.grafik)
870   }
871   if(.v.grafik) {
872 # Selectionne les carres a suivre graphiquement
873     if(!exists(".o.suivi")) {
874       get.carre <- init.choixcarre(.v.nlig, .v.ncol)
875       prevenir("Cliquez sur les carres a suivre")
876       .o.suivi <- c()
877       repeat {
878         if(!(carre <- get.carre(.v.nlig, .v.ncol)))
879           break
880         cat("Carre", carre, "\n")
881         .o.suivi <- c(.o.suivi, carre)
882       }
883     }
884     assign(".v.carres", unique(.o.suivi), frame = 0)
885   }
886   parc
887 }
888 modele <- function(...)
889 {
890 #
891 # Programme principal.
892 # SORTIE : objet decrivant la parcelle a la fin de la simulation
893 # VARIABLES GLOBALES DEFINIES :
894 #   fraction : proportion de gros angeliques parmi les gros arbres
895 #             du groupe 3
896 #   eff.recru : effectif recrute dans la composante individuelle
897 #
898   if(n <- nargs()) {
899     x <- list(...)
900     nom <- paste(".o.", names(x), sep = "")
901     lapply(1:n, function(k, x, nom)
902       assign(nom[k], x[[k]], frame = 1), x, nom)
903   }
904   P <- init.parc() #
905 # Creation des fenetres graphiques
906   if(.v.grafik) {
907     n.dev <- length(.v.carres) + 2
908     eval(rep(expression(motif()), n.dev - 1))
909     num.dev <- dev.list()
910     dev.parc <- num.dev[1:2]
911     dev.history <- num.dev[3:n.dev]
912   }
913 # Nombre d'annees de simulation
914   if(!exists(".o.duree")) {
915     .o.duree <- NA
916     dial <- dialog.create(values = list("Nombre de periodes" = "10")

```

```

917         ), widgets = c("textfield"), buttons = c("Ok"), title
918         = "Duree de la simulation")
919     while(is.na(.o.duree)) {
920         ans <- dialog.display(dial)
921         .o.duree <- as.integer(ans$values$"Nombre de periodes")
922     }
923     dialog.destroy(dial)
924 }
925 # Debut de la boucle principale
926 for(i in 1:.o.duree) {
927     cat("\nPERIODE", i, "\n\n")
928     assign(".v.fraction", calc.u(history.get(.p.retard["angelique"]
929         )), frame = 0)
930     P$N <- modmatrix(P)
931     assign(".v.eff.recru", calc.recru(P), frame = 0)
932     P$P <- modind(P)
933     if(((.v.coupes == 1) && (i %% .v.rotation) == 0) || ((.v.coupes ==
934         2) && (i == .v.rotation))) {
935         cat("Exploitation\n")
936         P <- coupe(P)
937     }
938     P$Yt <- calc.Yt(P)
939     P$Bt <- calc.Bt(P)
940     history.add(P, .v.grafik)
941     if(.v.grafik) {
942         graf.parc(P, dev.parc, i)
943         graf.history(dev = dev.history)
944     }
945 }
946 epilogue()
947 invisible(P)
948 }
949 modind <- function(x, R = .v.eff.recru)
950 {
951 #
952 # Applique le modele individuel.
953 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (les champs requis sont $P,
954 #         $Bt, $Yt) au temps t
955 #         R : matrice donnant l'effectif de recrutes par groupe d'especes
956 #         (en colonne) et par carre (en ligne)
957 # SORTIE : tableau [carre | groupe | x | y | D] decrivant les arbres de
958 #         diametre superieur a Ds au temps t+2
959 #
960     P <- x$P     #
961 # Mortalite
962     if(length(P)) {
963         tau <- 2 * .p.im["y0", P[, "groupe"]] + .p.im["D", P[, "groupe"]
964             ] * P[, "D"]
965         # le facteur 2 resulte du pas de temps de 2 ans

```

```

966         if(any(tau < 0)) {
967             prevenir("Modele individuel : taux de mortalite < 0 mis a un"
968                 )
969             tau[tau < 0] <- 1
970         }
971         P <- P[runif(nrow(P), 0, 1) > tau, , drop = F]
972     }
973 # Croissance
974     if(length(P)) {
975         dD <- 2 * (.p.ic["y0", P[, "groupe"]] + .p.ic["D", P[, "groupe"]]
976             ] * P[, "D"] + .p.ic["Bt", P[, "groupe"]] * x$Bt[P[,
977                 "carre"], "total"] + .p.ic["Yt", P[, "groupe"]] * x$Yt[
978                 P[, "carre"], "total"])
979         # le facteur 2 resulte du pas de temps de 2 ans
980         dD[dD < 0] <- 0
981         P[, "D"] <- P[, "D"] + dD
982     }
983 # Recrutement
984     Pa <- unlist(lapply(as.list(1:.p.ngr), function(k, R)
985         {
986             patt <- history.get(.p.Retard[k])$P
987             if(length(patt))
988                 patt <- patt[patt[, "groupe"] == k, c("carre", "x", "y"
989                     ), drop = F]
990             r <- position(R[, k], k, patt)
991             if(!is.null(r))
992                 t(r[, c("carre", "groupe", "x", "y")])
993         }
994         , R = R))
995     if(is.null(Pa))
996         return(P)
997     Pa <- t(matrix(Pa, nrow = 4, dimnames = list(c("carre", "groupe", "x",
998         "y"), NULL)))
999     rbind(P, cbind(Pa, D = .p.D.tirage(nrow(Pa))))
1000 }
1001 modmatrix <- function(x, u = .v.fraction)
1002 {
1003 #
1004 # Applique le modele matriciel.
1005 # ENTREE : x : objet decrivant une parcelle (les champs requis sont $N,
1006 #           $Bt, $Yt) au temps t
1007 #           u : vecteur de la fraction du recrutement associe a
1008 #           l'angelique par carre
1009 # SORTIE : liste sur les carres des matrices d'effectif par classe
1010 #           de diametre et groupe d'especes, au temps t+2
1011 # VARIABLES GLOBALES DEFINIES :
1012 #   R : effectif recrute a 10 cm
1013 #   B : probabilites de passage
1014 #   A : matrice de transition

```

```

1015 #
1016   modcarre <- fonction(k)
1017   {
1018     X <- N[[k]]
1019     Yt <- Y[k]
1020     Bt <- B[k]
1021     U <- u[k] #
1022   # Calcul du recrutement
1023     r <- .p.c["c1", "groupe3"] + .p.c["c2", "groupe3"] * Yt
1024     ra <- r * U
1025     R <- 2 * c(.p.c["c1", 1:2] + .p.c["c2", 1:2] * Yt, r - ra, .p.c[
1026       "c1", 4] + .p.c["c2", 4] * Bt, .p.c["c1", 5] * exp(.p.c[
1027       "c2", 5] * Bt), ra)
1028     # le facteur 2 resulte du pas de temps de 2 ans
1029     R <- rbind(R, matrix(0, .p.nD - 1, .p.ngr))
1030     dimnames(R) <- list(.p.nomD, .p.nomgr)
1031     if(any(R < 0)) {
1032       prevenir("Recrutement < 0 mis a zero")
1033       R[R < 0] <- 0
1034     }
1035     assign(".v.R", R, frame = 0) #
1036   # Calcul des probabilites de passage en etant vivant
1037     B <- t(t(.p.b) + .p.q["q1", ] * Bt)
1038     B[.p.D > 40, 1] <- 0
1039     B[.p.D > 30, 5] <- 0
1040     if(any(B < 0)) {
1041       prevenir("Probabilites de passage < 0 mises a zero")
1042       B[B < 0] <- 0
1043     }
1044     assign(".v.B", B, frame = 0) #
1045   # Calcul des matrices de passage
1046     passage <- fonction(x, g)
1047     {
1048       sousdiag <- .v.B[1:(.p.nD - 1), g]
1049       A <- diag(1 - .p.m[, g] - c(sousdiag, 0))
1050       A <- A + cbind(rbind(0, diag(sousdiag)), 0)
1051       if(any(A < 0))
1052         stop("A a des coefficient < 0")
1053       if(any(A > 1))
1054         stop("A a des coefficients > 1")
1055       assign(paste(".v.A", g, sep = ""), A, frame = 0)
1056       A %%% x + .v.R[, g]
1057     }
1058     X[.p.colDs, ] <- 0 #
1059   # la mise a 0 des effectifs pour cette classe de diametre permet
1060   # de comptabiliser les effectifs recrutes dans la classe de diametre
1061   # sans les cumuler avec les effectifs deja presents !
1062     X[, 1] <- passage(X[, 1], 1)
1063     X[, 2] <- passage(X[, 2], 2)

```

```

1064     X[, 3] <- passage(X[, 3], 3)
1065     X[, 4] <- passage(X[, 4], 4)
1066     X[, 5] <- passage(X[, 5], 5)
1067     X[, 6] <- passage(X[, 6], 6)
1068     X
1069   }
1070 # Boucle sur les carres
1071   assign("N", x$N, frame = 1)
1072   assign("B", x$Bt[, "total"], frame = 1)
1073   assign("Y", x$Yt[, "total"], frame = 1)
1074   assign("u", u, frame = 1)
1075   structure(lapply(as.list(1:.v.tot), modcarre), names = .v.nomca)
1076 }
1077 position <- fonction(R, k, P)
1078 {
1079 #
1080 # Donne les coordonnees spatiales des individus recrutes dans le
1081 # modele individuel, pour un groupe d'espece donne.
1082 # ENTREE : R : effectif de recrutes par carre
1083 #         k : groupe d'espece auquel appartiennent les recrutes
1084 #         P : tableau [carre | x | y] donnant les coordonnees des
1085 #             semanciers du groupe d'especes k presents sur la
1086 #             parcelle
1087 # SORTIE : matrice [carre | groupe | germe | x | y] definissant la
1088 #           position de chacun des arbres recrutes (dont le nombre
1089 #           de ligne est egal a sum(R))
1090 #
1091   if((n <- sum(R)) == 0) return(NULL)
1092   Rmax <- max(R) #
1093 #
1094 # Selection de Rmax parents par carre ; si le carre est vide d'arbres
1095 # ou si la repartition est aleatoire, on selectionne le parent No.0.
1096 #
1097   G <- matrix(0, Rmax, .v.tot, dimnames = list(paste("recru", 1:Rmax, sep
1098     = ""), .v.nomca))
1099   if(length(P) & !is.inf(.p.rayon[k])) {
1100     Gi <- lapply(split(1:nrow(P), P[, "carre"]), fonction(x, eff)
1101       sample(x, eff, replace = T), eff = Rmax)
1102     G[, as.integer(names(Gi))] <- unlist(Gi)
1103   }
1104 #
1105 # Construction d'un tableau [carre | No. de parent] ou le numero du
1106 # parent vaut 0 si le recrute doit etre place au hasard dans le carre.
1107 #
1108   K <- matrix(unlist(lapply(as.list(R), fonction(x, eff)
1109     c(rep(T, x), rep(F, eff - x)), eff = Rmax)), Rmax, .v.tot)
1110   carre <- ligcol(K, lig = F)
1111   x <- cbind(carre = carre, groupe = k, germe = G[K], x = runif(n, 0,
1112     .p.cx) + .v.coord[carre, "x0"], y = runif(n, 0, .p.cy) +

```

```

1113         .v.coord[carre, "y0"]) #
1114 #
1115 # Calcul les coordonnes des recrutes qui ont un parent (No. du parent non nul)
1116 # selon une distribution centree sur les coordonnes du parent.
1117 #
1118     if(any(x[, "germe"])) {
1119         n.parentes <- sum(x[, "germe"] != 0)
1120         a <- runif(n.parentes, 0, 2 * pi)
1121         r <- .v.rayon.tirage(n.parentes, k)
1122         x[x[, "germe"] != 0, c("x", "y")] <- P[x[x[, "germe"] != 0,
1123         "germe"], c("x", "y")] + cbind(r * cos(a), r * sin(a))
1124     }
1125 #
1126 # Remet a l'interieur de la parcelle les points sortis (tore)
1127 #
1128     x[x[, "x"] > .v.Lx, "x"] <- x[x[, "x"] > .v.Lx, "x"] - .v.Lx
1129     x[x[, "x"] < 0, "x"] <- x[x[, "x"] < 0, "x"] + .v.Lx
1130     x[x[, "y"] > .v.Ly, "y"] <- x[x[, "y"] > .v.Ly, "y"] - .v.Ly
1131     x[x[, "y"] < 0, "y"] <- x[x[, "y"] < 0, "y"] + .v.Ly
1132     x
1133 }
1134 prevenir <- fonction(texte)
1135 {
1136 #
1137 # Affiche un message a l'ecran
1138 # ENTREE : texte : message a afficher
1139 #
1140     cat("\n***", texte, "***\n\n")
1141 }
1142 plot.xx <- fonction(x, y1, y2, col2 = 6, ylab2 = NULL, ...)
1143 {
1144 #
1145 # Dessine deux courbes ayant l'axe des abscisses en commun
1146 # sur le meme graphique et trace les echelles pour les axes des
1147 # ordonnees de part et d'autre du graphique.
1148 # ENTREE : x : abscisses
1149 #         y1 : ordonnees de la 1ere courbe
1150 #         y2 : ordonnees de la 2e courbe
1151 #         col2 : couleur de la 2e courbe
1152 #         ylab2 : label pour l'axe des ordonnees de la 2e courbe
1153 #         ... : parametres graphiques pour la 1ere courbe
1154 #
1155     par(mar = c(5, 4, 4, 5) + 0.1)
1156     plot(x, y1, ...)
1157     par(new = T, xaxs = "d")
1158     plot(x, y2, axes = F, xlab = "", ylab = "", type = "l", col = col2)
1159     axis(side = 4, col = col2)
1160     mtext(side = 4, line = 3.4, ylab2, col = col2)
1161     par(xaxs = "r")

```

```
1162 }
1163 file.exists <- fonction(repert, ...)
1164 {
1165 #
1166 # Teste si des fichiers existent.
1167 # ENTREE : repert : repertoire ou les fichiers sont recherches
1168 #         ... : noms des fichiers recherches
1169 # SORTIE : vecteur booleen de longueur egale a celle de ...
1170 #
1171     !is.na(match(as.character(c(...)), unix(paste("ls", repert))))
1172 }
1173 application <- fonction(x, y, xout, miss = NA)
1174 {
1175 #
1176 # Calcule l'image de xout par l'application qui a x associe y.
1177 # ENTREE : x, y, xout sont des modalites (des entiers en pratique)
1178 #         miss : valeur renvoyee pour les xout qui ne correspondent
1179 #             a aucun x
1180 # SORTIE : vecteur de longueur egale a celle de xout
1181 #
1182     x <- as.integer(x)
1183     y <- as.integer(y)
1184     xout <- as.integer(xout)
1185     ds <- is.in(xout, x)
1186     yout <- rep(miss, length(xout))
1187     k <- 1:max(x)
1188     k[x] <- y
1189     yout[ds] <- k[xout[ds]]
1190     yout
1191 }
1192 is.in <- fonction(x, y)
1193 {
1194 #
1195 # Dit si les elements de x se trouve dans y
1196 # ENTREE : x, y : vecteurs
1197 # SORTIE : vecteur booleen de meme longueur que x
1198 #
1199     !is.na(match(x, y))
1200 }
1201 pnormrad <- fonction(x, R = 15, sd = 3)
1202 {
1203 #
1204 # Fonction de repartition d'une loi normale radiale ponderee.
1205 # ENTREE : x : vecteur des quantiles
1206 #         R : rayon moyen de la loi normale
1207 #         sd : ecart type de la loi normale
1208 # SORTIE : vecteur des probabilites de meme longueur que x
1209 #
1210     n0 <- 1/(sd * sqrt(2 * pi) * (1 - pnorm(0, mean = R, sd = sd)))
```

```

1211     c0 <- 1/(R + (sd^2) * n0 * exp(-0.5 * (R/sd)^2))
1212     y <- sd * n0 * c0 * (sd * (exp(-0.5 * (R/sd)^2) - exp(-0.5 * ((x - R)/
1213         sd)^2)) + R * sqrt(2 * pi) * (pnorm(x, R, sd) - pnorm(0, R, sd)
1214         ))
1215     y[x < 0] <- 0
1216     y
1217 }
1218 qnormrad <- fonction(p, R = 15, sd = 3, prec = 10000, ymax = 100)
1219 {
1220 #
1221 # Inverse de la fonction de repartition d'une loi normale radiale
1222 # ponderee.
1223 # ENTREE : p : vecteur des probabilites
1224 #         R : rayon moyen de la loi normale
1225 #         sd : ecart-type de la loi normale
1226 #         ymax, prec : parametres qui determinent la precision pour
1227 #         le calcul numerique de l'inverse
1228 # SORTIE : vecteur des quantiles de meme longueur que p
1229 #
1230     y <- seq(0, ymax, length = prec)
1231     x <- pnormrad(y, R = R, sd = sd)
1232     approx(x, y, xout = p)$y
1233 }
1234 rnormrad <- fonction(n, R = 15, sd = 3)
1235 {
1236 #
1237 # Genere un echantillon suivant une loi normale radiale ponderee.
1238 # ENTREE : n : taille de l'echantillon
1239 #         R : rayon moyen de la loi normale
1240 #         sd : ecart-type de la loi normale
1241 # SORTIE : echantillon de taille n
1242 #
1243     qnormrad(runif(n, 0, 1), R = R, sd = sd)
1244 }
1245 ligcol <- fonction(x, lig = T, col = T)
1246 {
1247 #
1248 # Renvoie les numeros de lignes et/ou de colonnes des valeurs
1249 # TRUE d'une matrice booleenne.
1250 # ENTREE : x : matrice booleenne
1251 #         lig : si TRUE, la fonction renvoie les numeros de ligne
1252 #         col : si TRUE, la fonction renvoie les numeros de colonne
1253 # SORTIE : vecteur des numeros de ligne et/ou des numeros de colonne
1254 #
1255     if(!is.logical(x)) stop("La matrice x doit contenir des booleens")
1256     nr <- nrow(x)
1257     x <- (1:length(x))[x] - 1
1258     if(lig) {
1259         nl <- (x %% nr) + 1

```

```
1260         if(!col)
1261             return(nl)
1262     }
1263     if(col) {
1264         nc <- (x %% nr) + 1
1265         if(!lig)
1266             return(nc)
1267     }
1268     cbind(lig = nl, col = nc)
1269 }
1270 plot.iso <- function(x, y, ...)
1271 {
1272     #
1273     # Dessine le cadre d'un plot de maniere a ce que les
1274     # axes soient orthonormes.
1275     # ENTREE : x : vecteur des abscisses
1276     #         y : vecteur des ordonnees
1277     #         ... : autres parametres graphiques
1278     #
1279     par(pty = "s")
1280     xr <- range(x)
1281     yr <- range(y)
1282     dx <- xr[2] - xr[1]
1283     dy <- yr[2] - yr[1]
1284     if(dx > dy)
1285         yr[2] <- yr[1] + dx
1286     else if(dx < dy)
1287         xr[2] <- xr[1] + dy
1288     plot(xr, yr, type = "n", ...)
1289 }
```

## C.3 Programme du modèle matriciel

Le programme pour le modèle matriciel de Favrichon (1995) est écrit entièrement sous S-PLUS. N'est donné ici que l'ensemble minimal de fonctions pour que le programme fonctionne.

### C.3.1 Installation et lancement

Le listing ci-dessous étant tapé dans un fichier `listing.txt`, l'installation s'effectue en tapant sous S-PLUS :

```
> source("listing.txt")
> .repert.data <- "toto"
> .Bo <- 489522.1
> .Yo <- 968.25
```

```
> motif()
```

où `toto` est le répertoire où seront sauvegardés les résultats des simulations.

La fonction qui lance le programme est `matri`. À noter que la fonction `plot.xx` est nécessaire pour que le programme fonctionne, mais n'est pas donnée dans le listing ci-dessous : elle figure dans le listing du paragraphe C.2.4.

### C.3.2 Listing

Un objet de classe `matri` définit l'état du carré simulé. C'est une structure du type `structure(X, class="matri")`, où `X` est une liste de trois éléments : `X$N` est la matrice des effectifs par groupe d'espèces (en colonne) et par classe de diamètre (en ligne); `X$Yt` est une matrice donnant l'effectif total par groupe d'espèces (en colonne) à chaque période de la simulation (en ligne); `X$Bt` est l'équivalent de `X$Yt` pour la surface terrière.

```

1  matri <- fonction(an = 1, v = matri.t0(), save = T, graf = T) {
2  #
3  # Modele matriciel de Vincent Favrichon. C'est le modele deterministe,
4  # a 5 groupes d'especes, avec regulation du recrutement et des
5  # probabilites de passage, tel que decrit dans l'article de Forest
6  # Science (1998).
7  # Modifications apportees a l'algorithme de Favrichon :
8  #   - lorsqu'un effectif recrute est < 0, il est mis a 0
9  #   - lorsque m[i] = 1, alors b[i,i+1] = 0
10 # Attention ! Si des coefficients de la matrice de passage A sont
11 # calcules < 0 ou > 1, le programme s'arrete.
12 # ENTREE : an : nombre de periodes de 2 ans simulees
13 #           v : objet de classe "matri" qui definit l'etat initial
14 #           save : si TRUE, la matrice de passage A est temporairement
15 #                 sauvegardes
16 # SORTIE : objet de classe "matri" qui definit l'etat final
17 #
18   on.exit(if(graf) double.buffer("front"))
19   if(is.null(class(v)) || class(v) != "matri")
20     stop("L'argument doit etre un objet de classe matri")
21   if(graf)
22     double.buffer("back")
23   m <- pb.mort(graf = F)
24   b.cst <- pb.croit.cst(graf = F)
25   for(i in 1:an) {
26     cat(paste("periode :", i, "\n", collapse = T))
27     b <- pb.croit(v, b.cst)
28     r <- matri.recru(v)
29     for(j in 1:5) {
30       A <- diag(1 - m[, j] - c(b[1:10, j], 0))

```

```

31     A <- A + cbind(rbind(0, diag(b[1:10, j])), 0)
32     if(save)
33         assign(paste(".A", j, sep = ""), A, frame = 0)
34     if(any(A < 0) || any(A > 1))
35         stop("\t*** A a des coefficients <0 ou >1***\n"
36             )
37     v$N[, j] <- A %*% v$N[, j] + c(r[j], rep(0, 10))
38     if(any(v$N[, j] < 0))
39         stop("\t*** N a des effectifs <0 ***\n")
40     }
41     v$Yt <- rbind(v$Yt, matri.eff(v))
42     v$Bt <- rbind(v$Bt, matri.ST(v))
43     if(graf) {
44         matri.graf(v, xlim = c(0, an))
45         double.buffer("copy")
46     }
47 }
48 v
49 }
50 matri.ST <- function(v)
51 {
52 #
53 # Calcule la surface terriere totale et par groupes d'especes.
54 # ENTREE : v : objet de classe "matri"
55 # SORTIE : vecteur donnant l'effectif par groupe d'especes et
56 #         total
57 #
58     if(is.null(class(v)) || class(v) != "matri") stop(
59         "L'argument doit etre un objet de classe matri")
60     D <- seq(10, 60, by = 5) + 2.5
61     x <- (pi/4) * (matrix(1, 1, 11) %*% ((D^2) * v$N))
62     cbind(x, total = sum(x))
63 }
64 matri.eff <- function(v)
65 {
66 #
67 # Calcule l'effectif total et par groupes d'especes.
68 # ENTREE : v : objet de classe "matri"
69 # SORTIE : vecteur des effectifs par groupe d'especes
70 #         et total
71 #
72     if(is.null(class(v)) || class(v) != "matri") stop(
73         "L'argument doit etre un objet de classe matri")
74     x <- matrix(1, 1, 11) %*% v$N
75     cbind(x, total = sum(x))
76 }
77 matri.graf <- function(x, D = seq(10, 60, by = 5) + 2.5, ...)
78 {
79 #

```

```

80 # Represente graphiquement un objet de classe "matri".
81 # Quatre graphes sont dessines :
82 #   - distributions diametriques par groupe d'especes
83 #   - effectif total et surf. terr. totale vs. temps
84 #   - effectif par groupe d'especes vs. le temps
85 #   - surf. terr. par groupe d'especes vs. le temps
86 # ENTREE : x : objet de classe "matri"
87 #           D : diametres moyens des classes de diametre
88 #           ... : parametres graphiques
89 #
90   if(is.null(class(x)) || class(x) != "matri") stop(
91     "L'argument doit etre un objet de classe matri")
92   par(mfrow = c(2, 2))
93   an <- nrow(x$Yt) - 1
94   matplot(D, x$N, xlab = "D [cm]", ylab = "Effectif par classe de D",
95     type = "l", lty = 1, col = 1:5)
96   legend(44, 1.01 * par("usr")[4], paste("groupe", 1:5), lty = 1, col = 1:
97     5, bty = "n")
98   box()
99   plot.xx(0:an, x$Yt[, "total"]/.Yo, x$Bt[, "total"]/.Bo, col2 = 6, ylab2
100     = "Surface terriere totale", xlab = "Periode de 2 ans", ylab
101     = "Effectif total", type = "l", ...)
102   if(an > 1) {
103     matplot(0:an, x$Yt[, -6], xlab = "Periode de 2 ans", ylab =
104       "Effectif par groupe", type = "l", lty = 1, col = 1:5,
105       ...)
106     matplot(0:an, x$Bt[, -6], xlab = "Periode de 2 ans", ylab =
107       "Surf. terriere par groupe", type = "l", lty = 1, col
108       = 1:5, ...)
109   }
110   invisible()
111 }
112 matri.inout <- function(nom, data)
113 {
114 #
115 # Ecrit ou lit un objet de classe "matri".
116 # ENTREE : nom : nom de l'objet lu (si data est absent) ou ecrit
117 #           (si data est donne)
118 #           data : (facultatif) objet de classe "matri" a
119 #           sauvegarde. Si absent, il y a lecture.
120 # SORTIE : objet de classe "matri" s'il y a lecture
121 #
122   if(missing(nom)) {
123     x <- unix(paste("ls", .repert.data))
124     nom <- menu(x, graphics = T, title = "Simulations")
125     nom <- x[nom]
126   }
127   if(missing(data)) {
128     cat("Lecture de", nom, "\n")

```

```

129     return(dbread(.repert.data, nom))
130   }
131   else {
132     cat("Ecriture de", nom, "\n")
133     dbwrite(.repert.data, nom, data)
134   }
135 }
136 matri.recru <- fonction(v, repare = T)
137 {
138 #
139 # Calcule le recrutement au temps t, selon les formules :
140 # groupes 1,2,3 :   r = 2. (c1 + c2.Y/Y0)
141 # groupe 4 :       r = 2. (c1 + c2.B/B0)
142 # groupe 5 :       r = 2. (c1.exp(c2.B/B0))
143 # Le facteur 2 vient du fait que les formules de Favrichon
144 # donnent le recrutement annuel alors que le modele
145 # fonctionne avec un pas de temps egal a 2 ans. Le recrutement
146 # s'exprime en arbres/(125 x 125 m^2) [ie c'est le nombre
147 # d'arbres recrutes sur un carre de Paracou].
148 # ENTREE : v : objet de classe "matri"
149 #       repare : si TRUE, le programme regarde s'il y a des
150 #               effectifs < 0 et le cas echeant les met a 0
151 #               (cette correction n'est pas faite dans
152 #               l'algorithme de Favrichon)
153 # SORTIE : vecteur donnant l'effectif recrute par groupe
154 #         d'especes
155 #
156   if(is.null(class(v)) || class(v) != "matri") stop(
157     "L'argument doit etre un objet de classe matri")
158   y <- v$Yt[nrow(v$Yt), "total"]/.Yo
159   b <- v$Bt[nrow(v$Bt), "total"]/.Bo
160   r <- 2 * c(15.306 - 13.173 * y, 14.562 - 12.358 * y, 5.1937 - 4.2587 *
161     y, 11.32 - 10.67 * b, 681.89 * exp(-6.59 * b))
162   # le facteur 2 resulte du pas de temps de 2 ans
163   names(r) <- paste("groupe", 1:5, sep = "")
164   if(repare && any(r < 0)) {
165     cat("\t*** correction de r ***\n")
166     r[r < 0] <- 0
167   }
168   r
169 }
170 matri.t0 <- fonction(p)
171 {
172 #
173 # Transforme une parcelle en un objet de classe "matri".
174 # Remq.: pour certaines essences, le groupe d'especes
175 # auquel elles appartiennent n'est pas connu. Les individus
176 # de ces essences sont redipatches entre les 5 groupes de facon
177 # aleatoire, dans la proportion de chacun des groupes.

```

```

178 # ENTREE : p : liste comportant les elements :
179 #           $nbcarre : nombre de carres (le modele de
180 #                   Favrichon est calibre pour 1 carre)
181 #           $data : tableau [groupe d'especes | D]
182 #           Si "p" n'est pas donne, la matrice des effectifs
183 #           est mise a zero.
184 # SORTIE : objet de classe "matri"
185 #
186     N <- matrix(0, 11, 5, dimnames = list(paste("D", 1:11, sep = ""), paste(
187     "groupe", 1:5, sep = "")))
188     if(!missing(p)) {
189         fil <- is.na(p$data[, "groupe"])
190         n <- sum(fil)
191         if(any(fil)) {
192             cat(n, "arbres de groupe indetermine dispatches au hasard\n"
193             )
194             nr <- nrow(p$data) - n
195             z <- rep(0, 5)
196             y <- tapply(rep(1, nr), p$data[!fil, "groupe"], sum)/nr
197             z[as.integer(names(y))] <- y
198             z <- sample(1:5, size = n, replace = T, prob = z)
199             p$data[fil, "groupe"] <- z
200         }
201         v <- tapply(p$data[, "D"], list(p$data[, "groupe"]), hist,
202             breaks = c(seq(10, 60, by = 5), 10000), plot = F)
203         N[, 1] <- v$"1"$counts
204         N[, 2] <- v$"2"$counts
205         N[, 3] <- v$"3"$counts
206         N[, 4] <- v$"4"$counts
207         N[, 5] <- v$"5"$counts
208         N <- N/p$nbcarre
209     }
210     v <- structure(list(N = N), class = "matri")
211     Yt <- matri.eff(v)
212     Bt <- matri.ST(v)
213     structure(c(v, list(Bt = Bt, Yt = Yt)), class = "matri")
214 }
215 pb.croit <- function(v, Pr.cst = pb.croit.cst(graf = F))
216 {
217 #
218 # Calcule la probabilite de croitre, selon la formule :
219 #   Pr = Pr.cst + q1.B/B0
220 # avec Pr.cst = p0 + p1.D + p2.D^2 + p3.D^3 + q0
221 # ou les parametres sont propres a chaque groupe d'especes.
222 # ENTREE : v : objet de classe "matri"
223 #           Pr.cst : terme constant
224 # SORTIE : matrice donnant les probabilites de passage par
225 #           groupe d'especes et par classe de diametre
226 #

```

```

227     if(is.null(class(v)) || class(v) != "matri") stop(
228         "L'argument doit etre un objet de classe matri")
229     q <- c(-0.042395, -0.121289, -0.152575, -0.230974, -0.219)
230     b <- t(t(Pr.cst) + (q * v$Bt[nrow(v$Bt), "total"])/.Bo)
231     b[7:11, 1] <- 0
232     b[5:11, 5] <- 0
233     b
234 }
235 pb.croit.cst <- fonction(graf = T, D = seq(10, 60, by = 5) + 2.5)
236 {
237 #
238 # Calcule le terme constant de la probabilite de croitre pour
239 # chacun des 5 groupes d'especes.
240 # ENTREE : D : diametres moyens des classes de diametre
241 #         graf : si TRUE, representation graphique des
242 #                 probabilites de passage
243 # SORTIE : matrice donnant la probabilite de passage par
244 #         groupe d'especes et par classe de diametre
245 #
246     p0 <- c(0.059539, -0.042787, -0.104791, -0.146288, 0.567723)
247     p1 <- c(-0.006697, 0.009465, 0.018798, 0.026898, -0.08726)
248     p2 <- c(0.00034, -0.000283, -0.000519, -0.000899, 0.004986)
249     p3 <- c(-4.768e-06, 2.57e-06, 4.336e-06, 9.674e-06, -8.8257e-05)
250     q0 <- c(0.052134, 0.1177, 0.164245, 0.23133, 0.352)
251     b <- cbind(1, D, D^2, D^3, 1) %*% rbind(p0, p1, p2, p3, q0)
252     dimnames(b) <- list(paste("D", 1:length(D), sep = ""), paste("groupe",
253         1:5, sep = ""))
254     if(graf) {
255         Pr <- b
256         Pr[Pr < 0] <- NA
257         matplot(D, Pr, xlab = "D [cm]", ylab =
258             "terme constant de Pr[croit]", type = "l", lty = 1, col
259             = 1:5)
260     }
261     b
262 }
263 pb.mort <- fonction(graf = T, D = seq(10, 60, by = 5) + 2.5)
264 {
265 #
266 # Calcule la probabilite de mourir, selon la formule :
267 #   Pr = d1 + d2.D + d3.D^2
268 # ou les parametres sont propres a chaque groupe d'especes.
269 # ENTREE : D : diametres moyens des classes de diametre
270 #         graf : si TRUE, representation graphique des
271 #                 probabilites de mourir
272 # SORTIE : matrice donnant les probabilites de mourir par
273 #         groupe d'especes et par classe de diametre
274 #
275     d1 <- c(0.0062, -0.0166, 0.0088, 0.097, -0.148)

```

```
276     d2 <- c(0.0014, 0.002, 0.0004, -0.0056, 0.0236)
277     d3 <- c(-1.8e-05, -2e-05, -6e-06, 0.0001, -0.0006)
278     m <- cbind(1, D, D^2) %*% rbind(d1, d2, d3)
279     m[D > 60, 2:4] <- 0.04
280     m[D > 40, 1] <- 1
281     m[D > 30, 5] <- 1
282     dimnames(m) <- list(paste("D", 1:length(D), sep = ""), paste("groupe",
283       1:5, sep = ""))
284     if(graf) {
285         Pr <- m
286         Pr[Pr == 1] <- NA
287         matplot(D, Pr, xlab = "D [cm]", ylab = "Pr[mort]", type = "l",
288           type = "l", lty = 1, col = 1:5)
289     }
290     m
291 }
```

# Bibliographie

ABER, J. D. & MELILLO, J. M. (1982). FORTNITE: A computer model of organic matter and nitrogen dynamics in forest ecosystems. University of Wisconsin Madison, College of Agricultural and Life Sciences, Research Division, Research Bulletin R3130. 49 p.

ABIDI, H. (1991). *Contribution à la méthodologie de la modélisation des courbes de croissance. Exemple de la croissance staturale chez l'être humain*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, URA CNRS 243. 232 p.

ACEVEDO, M. F., URBAN, D. L. & ABLAN, M. (1995). Transition and gap models of forest dynamics. *Ecological Applications*, **5**(4):1040–1055.

ACEVEDO, M. F., URBAN, D. L. & SHUGART, H. H. (1996). Models of forest dynamics based on roles of tree species. *Ecological Modelling*, **87**:267–284.

ALDER, D. (1979). A distance-independent tree model for exotic conifer plantations in East Africa. *Forest Science*, **25**(1):59–71.

ALDER, D. (1995). *Growth Modelling for Mixed Tropical Forests*. Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford (Tropical Forestry Papers n° 30). 231 p.

ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & GARCÍA-BARRIOS, R. (1991). Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist*, **137**(2):133–154.

ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & GARCÍA-BARRIOS, R. (1993). Models of patch dynamics in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**(6):201–204.

AUGER, P. (1992). Quelques outils mathématiques pour l'analyse hiérarchique. Dans : *Hiérarchies et échelles en écologie* / Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (réds.), p. 227–242, Agence de coopération culturelle et technique (Naturalia publications).

- AUGER, P. (1995). Automates cellulaires et dynamique spatiale, modélisation de la dynamique forestière. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):261–272.
- AUGER, P. & FAIVRE, B. (1992). Application à la dynamique des populations et des peuplements. Dans : *Hiérarchies et échelles en écologie* / Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (réds.), p. 243–283, Agence de coopération culturelle et technique (Naturalia publications).
- BALIAN, R. (1993). *Physique statistique*, tome 1. Éditions de l'École polytechnique, Palaiseau. 371 p.
- BAMBERGER, A. (1991). *Analyse, optimisation et filtrage numérique - Compléments : équation de la chaleur*. Éditions de l'École polytechnique, Palaiseau. 72 p.
- BARDEN, L. S. (1989). Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, **70**(3):558–559.
- BARITEAU, M. (1992). Régénération naturelle de la forêt tropicale humide de Guyane : étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Eperua falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus f. *Annales des Sciences Forestières*, **49**:359–382.
- BARTHÈS, B. (1988). Où pousse cet arbre ? Premiers résultats à l'étude des relations sol-végétation en forêt de Paracou (Guyane). Cas du wapa et du gonfolo. ORSTOM Centre de Cayenne - CTFT Centre de Kourou, Rapport technique. 33 p.
- BARTHÈS, B. (1991). Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **46**:303–320.
- BASCOMPTE, J. & SOLÉ, R. V. (1995). Rethinking complexity: Modeling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**(9):361–366.
- BASTIEN, Y. & OTTO, H. J. (1998). La théorie des groupes : application aux éclaircies de futaie régulière. *Revue Forestière Française*, **L**(3):251–262.
- BATES, D. M. & WATTS, D. G. (1988). *Nonlinear Regression Analysis and its Applications*. John Wiley & Sons, New York. 365 p.
- BATISTA, J. L. F. & MAGUIRE, D. A. (1998). Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, **110**(1-3):293–314.

- BELLA, I. E. (1971). A new competition model for individual trees. *Forest Science*, **17**(3):364–372.
- BERGONZINI, J. C. (1991). Natural forest in French Guiana - Paracou trials. CTFT, Rapport technique. 16 p.
- BERGONZINI, J. C. & HOUDE, L. (1996). Choix des classes de diamètres pour un modèle de Usher. Dans : *Receuil des résumés des communications des XXVIII<sup>e</sup> journées de statistique de l'ASU, 27-30 mai 1996, Université Laval, Québec*, p. 175–176, Université Laval, Québec.
- BESNARD, J. & KLEIN, E. (1995). *Modélisation démographique des forêts mélangées par automate cellulaire*. Rapport de stage d'option, École Polytechnique / ENGREF. 64 p.
- BIGING, G. S. & DOBBERTIN, M. (1992). A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest Science*, **38**(3):695–720.
- BIGING, G. S. & DOBBERTIN, M. (1995). Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science*, **41**(2):360–377.
- BIRNBAUM, P. (1997). *Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise*. Thèse de doctorat, Université Paris 6. 221 p.
- BOLKER, B. M., DEUTSCHMAN, D. H., HARTVIGSEN, G. & SMITH, D. L. (1997). Individual-based modelling: what is the difference? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**(3):111.
- BOLKER, B. M. & PACALA, S. W. (1997). Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical Population Biology*, **52**(3):179–197.
- BOLKER, B. M. & PACALA, S. W. (1999). Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *The American Naturalist*, **153**(6):575–602.<sup>1</sup>
- BOLKER, B. M., PACALA, S. W. & LEVIN, S. A. (1998). Moment methods for stochastic processes in continuous space and time. Dans : *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity. Proceedings of "Low-Dimensional Dynamics of Spatial Ecological Systems", 14-16 November 1996, Laxenburg, Austria* / Dieckmann, U., Law, R. & Metz, J. A. J. (réds.), Cambridge University Press, Cambridge.

---

1. Disponible sur internet : <http://www.journals.uchicago.edu/AN/journal/>

- BONAN, G. B. (1989). Environmental factors and ecological processes controlling vegetation patterns in boreal forests. *Landscape Ecology*, **3**(2):111–130.
- BORDERS, B. E., SOUTER, R. A., BAILEY, R. L. & WARE, K. D. (1987). Percentile-based distributions characterize forest stand tables. *Forest Science*, **33**(2):570–576.
- BOSSEL, H. (1986). Dynamics of forest dieback: systems analysis and simulation. *Ecological Modelling*, **34**(3-4):259–288.
- BOSSEL, H. (1991). Modelling forest dynamics: moving from description to explanation. *Forest Ecology and Management*, **42**:129–142.
- BOSSEL, H. & KRIEGER, H. (1991). Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling*, **59**(1-2):37–71.
- BOSSEL, H., KRIEGER, H., SCHÄFER, H. & TROST, N. (1991). Simulation of forest stand dynamics, using real-structure process models. *Forest Ecology and Management*, **42**:3–21.
- BOSSEL, H. & SCHÄFER, H. (1989). Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics, and application to tropical acacia and European spruce. *Ecological Modelling*, **48**(3-4):221–265.
- BOTKIN, D. B. (1993). *Forest Dynamics: An ecological Model*. Oxford University Press, Oxford. 309 p.
- BOTKIN, D. B., JANAK, J. F. & WALLIS, J. R. (1972). Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology*, **60**:849–873.
- BOUCHON, J. (1979). Structure des peuplements forestiers. *Annales des Sciences Forestières*, **36**(3):175–209.
- BOUCHON, J. & FRANC, A. (1996). Les phénomènes spatiaux en forêt. Dans : *Étude des phénomènes spatiaux en agriculture, La Rochelle (France), 6-8 Décembre 1995* / Christophe, C., Lardon, S. & Monestiez, P. (réds.), p. 253–268, INRA, Paris (Les colloques n° 78).
- BOYARSKY, A. & GÓRA, P. (1997). *Laws of Chaos. Invariant Measures and Dynamical Systems in One Dimension*. Birkhäuser, Boston. 416 p.
- BRISSON, J. & REYNOLDS, J. F. (1997). Effects of compensatory growth on population processes: A simulation study. *Ecology*, **78**(8):2378–2384.

- BROKAW, N. V. L. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, **66**(3):682–687.
- BROKAW, N. V. L. & SCHEINER, S. M. (1989). Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, **70**(3):538–741.
- BRUCE, D. & WENSEL, L. C. (1988). Modelling forest growth: Approaches, definitions, and problems. Dans : *Forest Growth Modelling and Prediction. Proceedings of the IUFRO Conference, August 23-27, 1987, Minneapolis, Minnesota* / Ek, A. R., Shifley, S. R. & Burk, T. E. (réds.), tome 1, p. 1–8, USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, Minnesota (General Technical Report n° NC-120).
- BRUNNER, A. (1998). A light model for spatially explicit forest stand models. *Forest Ecology and Management*, **107**(1-3):19–46.
- BUGMANN, H. K. M. (1996). A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, **77**(7):2055–2074.
- BUGMANN, H. K. M. & CRAMER, W. (1998). Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *Forest Ecology and Management*, **103**(2-3):247–263.
- BUGMANN, H. K. M., FISCHLIN, A. & KIENAST, F. (1996). Model convergence and state variable update in forest gap models. *Ecological Modelling*, **89**:197–208.
- BURKHART, H. E. & STRUB, M. R. (1974). A model for simulation of planted loblolly pine stands. Dans : *Growth Models for Tree and Stand Simulation. Congrès IUFRO, Groupe de travail S4.01-4* / Fries, J. (réd.), p. 128–135, Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm (Research Notes n° 30).
- BUSING, R. T. (1991). A spatial model of forest dynamics. *Vegetatio*, **92**(2):167–179.
- BUSING, R. T. & CLEBSCH, E. E. C. (1987). Application of a spruce-fir forest canopy gap model. *Forest Ecology and Management*, **20**(1-2):151–169.
- CANHAM, C. D. (1989). Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, **70**(3):548–550.
- CAO, Q. V. (1997). A method to distribute mortality in diameter distribution models. *Forest Science*, **43**(3):435–442.

- CHAMBERS, J. Q., HIGUCHI, N. & SCHIMEL, J. P. (1998). Ancient trees in Amazonia. *Nature*, **391**:135–136. (scientific correspondence).
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1995). Interactions plantes-animaux frugivores, conséquences sur la dissémination des graines et la régénération forestière. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):223–235.
- CHEN, S. G., CEULEMANS, R. & IMPENS, I. (1994). A fractal-based *Populus* canopy structure model for the calculation of light interception. *Forest Ecology and Management*, **69**(1-3):97–110.
- CHERTOV, O. G., KOMAROV, A. S. & KAREV, G. P. (1999). *Modern Approaches in Forest Ecosystem Modelling*. Koninklijke Brill NV, Leiden (European Forest Institute research report n° 8). 116 p.
- CHEVIRON, D. (1985). *Essai d'introduction de méthodes numériques dans l'étude de la structure de groupements forestiers. Application à deux types de forêts alluviales en plaine d'Alsace*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I.
- CLARK, J. S. (1991). Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. *Ecology*, **72**(3):1119–1137.
- COFFIN, D. P. & LAUENROTH, W. K. (1989). Disturbances and gap dynamics in a semiarid grassland: a landscape-level approach. *Landscape Ecology*, **3**(1):19–27.
- COFFIN, D. P. & LAUENROTH, W. K. (1990). A gap dynamics simulation model of succession in a semiarid grassland. *Ecological Modelling*, **49**(3-4):229–266.
- COFFIN, D. P. & URBAN, D. L. (1993). Implications of natural history traits to system-level dynamics: comparison of a grassland and a forest. *Ecological Modelling*, **67**:147–178.
- COLLINET, F. (1997). *Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I. 301 p.
- COLONNA, D. (1993). *Étude des relations superficie du houppier / croissance de l'arbre en forêt dense tropicale humide : interprétation de prises de vue ULM sur le dispositif sylvicole de Paracou (Guyane française)*. Rapport de stage effectué au CIRAD-Forêt, ESAP. 27 p.

COURBAUD, B. (1995). Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. *Revue Forestière Française*, **XLVII**:173–182. Numéro spécial “Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois”.

COURBAUD, B., HOULLIER, F. & RUPÉ, C. (1993). Un modèle de croissance en hauteur des arbres en pessière pure irrégulière de montagne. *Annales des Sciences Forestières*, **50**(4):337–352.

COURBAUD, B., HOULLIER, F. & SINOQUET, H. (1997). Modelling light availability and growth of Norway spruce trees (*Picea abies*, L. Karst) in uneven-aged forests of the French Northern Alps. Dans : *IUFRO 1.14.00 Interdisciplinary Uneven-Aged Silviculture Symposium, September 15-26, 1997, Corvallis, Oregon USA*. 12 p.

CRESSIE, N. (1991). *Statistics for Spatial Data*. John Wiley & Sons, New York. 900 p.

CROC, E. (1994). *Dynamique d'un peuplement forestier hétérogène. Modèle de réaction-diffusion, modèle de Turing*. Rapport de stage d'option, École Polytechnique / ENGREF. 36 p.

CTFT (1989). *Mémento du forestier*. Ministère de la Coopération, Paris, 3<sup>e</sup> édition. 1266 p.

CUSSET, G. (1980). Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. la relation hauteur / diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea (Genève)*, **35**(1):231–255.

CZÁRÁN, T. & BARTHA, S. (1989). The effect of spatial pattern on community dynamics; a comparison of simulated and field data. *Vegetatio*, **83**(1-2):229–239.

CZÁRÁN, T. & BARTHA, S. (1992). Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**(2):38–42.

DALE, V. H., DOYLE, T. W. & SHUGART, H. H. (1985). A comparison of tree growth models. *Ecological Modelling*, **29**(1-4):145–169.

DALE, V. H. & GARDNER, R. H. (1987). Assessing regional impacts of growth declines using a forest succession model. *Journal of Environmental Management*, **24**(1):83–93.

DALE, V. H. & HEMSTROM, M. (1984). CLIMACS: A computer model of forest stand development for western Oregon and Washington. USDA Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Or. (USA), Research Paper PNW-327. 60 p.

DALE, V. H., JAGER, H. I., GARDNER, R. H. & ROSEN, A. E. (1988). Using sensitivity and uncertainty analyses to improve predictions of broad-scale forest development. *Ecological Modelling*, **42**(3-4):165–178.

DANIELS, R. F. & BURKHART, H. E. (1988). An integrated system of forest stand models. *Forest Ecology and Management*, **23**(2-3):159–177.

DANIELS, R. F., BURKHART, H. E. & CLASON, T. R. (1986). A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **16**:1230–1237.

DE REFFYE, P., EDELIN, C. & JAEGER, M. (1989). La modélisation de la croissance des plantes. *La Recherche*, **207**:158–169.

DEANGELIS, D. L. & GROSS, L. J. (réds.) (1992). *Individual-Based Models and Approaches in Ecology - Populations, Communities and Ecosystems*, Chapman & Hall, New York. 525 p.

DELEUZE, C. (1995). Intégration de concepts éco-physiologiques dans les modèles de croissance et de qualité des bois. *Revue Forestière Française*, **XLVII**:149–155. Numéro spécial “Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois”.

DEMUTH, H. & BEALE, M. (1998). *Neural Network Toolbox for Use with Matlab, User's Guide, Version 3.0*. The MathWorks Inc., 5<sup>e</sup> édition. 742 p.<sup>2</sup>

DENSLOW, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**:431–451.

DEROUET, L. (1994). *Méthodes d'étude de la structure des populations en forêts tropicales humides*. Mémoire bibliographique de DEA d'analyse et modélisation des systèmes biologiques, Université Claude Bernard Lyon I. 30 p.

DESANKER, P. V. & PRENTICE, I. C. (1994). MIOMBO - A vegetation dynamics model for the miombo woodlands of Zambezian Africa. *Forest Ecology and Management*, **69**(1-3):87–95.

---

2. Disponible sur internet : <http://www.mathworks.com/access/helpdesk/help/fulldocset.shtml>

DESSARD, H. (1996). *Estimation de l'intensité locale d'un processus ponctuel de Cox : application à l'analyse spatiale d'un inventaire forestier*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc. 207 p., 2 volumes.

DEUTSCHMAN, D. H. (1996). *Scaling from trees to forests: the problem of relevant detail*. Ph.D. Thesis, Cornell University, Ithaca, NY. 258 p.

DEVELICE, R. L. (1988). Test of a forest dynamics simulator in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **26**(3):387–392.

DHÔTE, J. F. (1994). Hypotheses about competition for light and water in even-aged common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management*, **69**(1-3):219–232.

DHÔTE, J. F. (1996). A model of even-aged beech stands productivity with process-based interpretations. *Annales des Sciences Forestières*, **53**(1):1–20.

DHÔTE, J. F. & HOULLIER, F. (1993). Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : niveaux d'organisation, échelles spatiales et temporelles. Dans : *Biométrie et environnement* / Lebreton, J. D. & Asselain, B. (réds.), p. 175–204, Masson, Paris.

DIECKMANN, U., HERBEN, T. & LAW, R. (1997). Spatio-temporal processes in plant communities. International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria, Interim Report IR-97-026. 25 p.<sup>3</sup>

DIGGLE, P. J. (1983). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, London.

DIGGLE, P. J., BESAG, J. & GLEAVES, J. T. (1976). Statistical analysis of spatial point patterns by means of distance methods. *Biometrics*, **32**:659–667.

DIGGLE, P. J. & CHETWYND, A. G. (1991). Second-order analysis of spatial clustering for inhomogeneous populations. *Biometrics*, **47**:1155–1163.

DOLIGEZ, A. (1996). *Évolution de la diversité génétique intra-population et de sa structure : étude d'un modèle de simulation spatialisé en vue de la gestion des ressources génétiques forestières tropicales*. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon / CIRAD-forêt. 273 p., 2 volumes.

---

3. Disponible sur internet : <http://www.iiasa.ac.at>

- DOYLE, T. W. (1981). The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: an application of a tropical forest succession model. Dans : *Forest Succession, Concepts and Applications* / West, D. C., Shugart, H. H. & Botkin, D. B. (réds.), p. 56–73, Springer-Verlag, Berlin.
- DURRETT, R. & LEVIN, S. A. (1994). The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, **46**(3):363–394.
- DURRETT, R. & LEVIN, S. A. (1998). Spatial aspects of interspecific competition. *Theoretical Population Biology*, **53**(1):30–43.
- DURRIEU DE MADRON, L. (1989). *Étude de l'environnement de l'angélique (Dicorynia guianensis) sur le dispositif d'étude des peuplements naturels en forêt dense humide guyanaise*. Mémoire de stage de mastère, ENGREF, Kourou. 37 p.
- DURRIEU DE MADRON, L. (1993). *Chablis, mortalité et rôle des trouées dans la sylvigenèse, avant et après exploitation dans le dispositif d'étude sylvicole de Paracou, Guyane française*. Thèse de doctorat, ENGREF. 204 p.
- DURRIEU DE MADRON, L., FORNI, E., KARSENTY, A., LOFFEIER, E. & PIERRE, J. M. (1998). *Le projet d'aménagement pilote intégré de Dimako, Cameroun, 1992-1996*. CIRAD-Forêt, Montpellier, France (FORA-FRI n° 7).
- EDSON, M. M., FOIN, T. C. & KNAPP, C. M. (1981). 'Emergent properties' and ecological research. *The American Naturalist*, **118**(4):593–596.
- EK, A. R. & MONSERUD, R. A. (1974). Trials with program FOREST: growth and reproduction simulation for mixed species even- or uneven-aged forest stands. Dans : *Growth Models for Tree and Forest Stand Simulation. Congrès IUFRO, Groupe de travail S4.01-4* / Fries, J. (éd.), p. 56–73, Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm (Research Notes n° 30).
- EL BAYOUMI, M. A., SHUGART, H. H. & WEIN, R. W. (1984). Modelling succession of the eastern Canadian mixedwood forest. *Ecological Modelling*, **21**(3):175–198.
- EMANUEL, W. R., WEST, D. C. & SHUGART, H. H. (1978). Spectral analysis of forest model time series. *Ecological Modelling*, **4**(4):313–326.
- FAIRWEATHER, S. E. (1988). Development of an individual tree growth model for Pennsylvania. Dans : *Forest Growth Modelling and Prediction*.

*Proceedings of the IUFRO Conference, August 23-27, 1987, Minneapolis, Minnesota* / Ek, A. R., Shifley, S. R. & Burk, T. E. (réds.), tome 1, p. 61–67, USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, Minnesota (General Technical Report n° NC-120).

FAO (1984). *Études sur les volumes et la productivité des peuplements forestiers tropicaux - 1. Formations forestières sèches*. FAO, Rome (Étude FAO: forêts n° 51/1). 88 p.

FAURRE, P. (1991). *Analyse, optimisation et filtrage numérique*. Éditions de l'École polytechnique, Palaiseau. 295 p.

FAVRICHON, V. (1994). Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **49**:379–403.

FAVRICHON, V. (1995). *Modèle matriciel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I. 252 p.

FAVRICHON, V. (1998a). Apports d'un modèle démographique plurispécifique pour l'étude des relations diversité / dynamique en forêt tropicale guyanaise. *Annales des Sciences Forestières*, **55**:655–669.

FAVRICHON, V. (1998b). Modeling the dynamics and species composition of tropical mixed-species uneven-aged natural forest: Effects of alternative cutting regimes. *Forest Science*, **44**(1):113–124.

FERBER, J. (1997). La modélisation multi-agents : un outil d'aide à l'analyse de phénomènes complexes. Dans : *Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement - Journées du Programme Environnement, Vie et Sociétés du CNRS tenues à Paris en janvier 1996* / Blasco, F. (éd.), p. 113–133, Elsevier, Paris.

FINEGAN, B. (1984). Forest succession. *Nature*, **312**(5990):109–114.

FONTEZ, B. (1996). *La modélisation de la dynamique forestière : étude d'un modèle stochastique*. Mémoire de DEA de biostatistique, Université Montpellier 2. 47 p.

FORD, E. D. & DIGGLE, P. J. (1981). Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany*, **48**(4):481–500.

- FORGET, P. M., MERCIER, F. & COLLINET, F. (1999). Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **15**(3):301–313.
- FORMAN, R. T. T. & HAHN, D. C. (1980). Spatial patterns of trees in a caribbean semievergreen forest. *Ecology*, **61**(6):1267–1274.
- FRANC, A. (1998a). Notes on some mathematical properties of modeling. 42 p., document interne ENGREF.
- FRANC, A. (1998b). Processus de markov en temps continu. 29 p., document de travail ENGREF.
- FRANC, A. (1998c). Quelques notes pour discussion sur la modélisation. 17 p., document de travail ENGREF.
- FRANC, A. (1998d). Quelques remarques sur la modélisation de la dynamique des peuplements hétérogènes. 66 p., textes rassemblés pour le séminaire du 16 janvier 1998 à l'ENGREF, Nancy.
- FRANC, A. (1999a). Rappels sur les groupe de Lie - applications à la notion d'agrégation. 43 p., document de travail ENGREF.
- FRANC, A. (1999b). Sur l'équation de Liouville et l'approximation de champ moyen. 4 p., document de travail ENGREF.
- FRANC, A. & ARINO, O. (1999). On mean field approximation of spatially explicit ecological models. Document interne ENGREF. 19 p.
- FRANC, A., BESNARD, J. & KLEIN, E. (1995). Simulation de la dynamique de peuplements forestiers hétérogènes : quelques pistes à l'aide de modèles simples. *Revue Forestière Française*, **XLVII**:183–194. Numéro spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois".
- FRANC, A., GOURLET-FLEURY, S. & PICARD, N. (1999a). *Introduction à la modélisation des forêts hétérogènes*. ENGREF, Nancy.
- FRANC, A. & PICARD, N. (1999). On spatio-temporal models in forest dynamics. 56 p., document de travail ENGREF.
- FRANC, A., POGGIALE, J. C. & PICARD, N. (1999b). On the aggregation of variables. Document de travail ENGREF.

- FREYCON, V. & SÉBASTIEN, B. (1991). La théorie des variables régionalisées. Division Biométrie CTFT, Délégation Biométrie CIRAD, Séminaire de statistiques. 47 p.
- FRIEND, A. D., SHUGART, H. H. & RUNNING, S. W. (1993). A physiology-based gap model of forest dynamics. *Ecology*, **74**(3):792–797.
- FULTON, M. R. (1991). A computationally efficient forest succession model: Design and initial tests. *Forest Ecology and Management*, **42**:23–34.
- GADER, G. (1990). *Étude de l'environnement du wapa (Eperua spp.) sur le dispositif de Paracou en forêt dense humide guyanaise*. Mémoire de stage pour l'obtention du diplôme d'ingénieur du GREF, ENGREF - CTFT. 37 p.
- GARCÍA, O. (1983). A stochastic differential equation model for the height growth of forest stands. *Biometrics*, **39**(4):1059–1072.
- GARD, T. C. (1988). Aggregation in stochastic ecosystem models. *Ecological Modelling*, **44**(1-2):153–164.
- GARDINER, C. W. (1985). *Handbook of Stochastic Methods for Physics, Chemistry and the Natural Sciences*. Springer Verlag, Berlin, 2<sup>e</sup> édition (Springer Series in Synergetics n° 13). 442 p.
- GARRETT, K. A. & DIXON, P. M. (1997). Environmental pseudointeraction: The effects of ignoring the scale of environmental heterogeneity in competition studies. *Theoretical Population Biology*, **51**(1):37–48.
- GAZEL, M. (1983). Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane. ONF, Direction régionale de Cayenne, Cayenne, Rapport technique. 302 p.
- GERTNER, G. (1987). Approximating precision in simulation projections: an efficient alternative to Monte Carlo methods. *Forest Science*, **33**(1):230–239.
- GILLISON, A. N. & CARPENTER, G. (1994). A generic Plant Functional Attribute set and grammar for vegetation description and analysis. CIFOR, CIFOR Working Paper 3.
- GOSSELIN, F. & LEBRETON, J. D. (1999). The potential of branching processes as a modeling tool for conservation biology. Dans : *Quantitative Methods in Conservation Biology* / Ferson, S. (éd.), Springer-Verlag, Berlin. À paraître.

- GOURLET-FLEURY, S. (1992). *Indices de compétition : les possibilités d'application à la gestion en forêt dense tropicale humide*. Mémoire bibliographique de DEA d'analyse et modélisation des systèmes biologiques, Université Claude Bernard Lyon I. 30 p.
- GOURLET-FLEURY, S. (1997). *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard (Lyon I). 274 p., 2 volumes.
- GOURLET-FLEURY, S. (1998). Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Annales des Sciences Forestières*, **55**:623–654.
- GOURLET-FLEURY, S. & MONTPIED, P. (1995). Dynamique des peuplements denses forestiers en zone tropicale humide : ébauche d'un modèle d'arbre à Paracou (Guyane française). *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):283–302.
- GRANDVAL, A. (1993). *Mise en évidence d'une structure spatiale du système de décomposition en relation avec la qualité de la litière en forêt guyanaise*. Mémoire de DEA d'écologie générale et production végétale, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6 - ENGREF. 36 p.
- GREEN, P. J. & SIBSON, R. (1978). Computing Dirichlet tessellations in the plane. *The Computer Journal*, **21**(2):168–173.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B. (1978). *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*. Springer Verlag, Berlin. 441 p.
- HAMILTON, G. J. (1969). The dependence of volume increment of individual trees on dominance, crown dimensions, and competition. *Forestry (London)*, **42**:133–143.
- HANISCH, K. H. & STOYAN, D. (1979). Formulas for the second-order analysis of marked point processes. *Mathematische Operationsforschung und Statistik, Series Statistics*, **10**(4):555–560.
- HANUS, M. L., HANN, D. W. & MARSHALL, D. D. (1998). Reconstructing the spatial pattern of trees from routine stand examination measurements. *Forest Science*, **44**(1):125–133.
- HARA, T. (1984a). Dynamics of stand structure in plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, **110**:223–239.

- HARA, T. (1984b). A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, **109**:173–190.
- HARA, T. (1988). Dynamics of size structure in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **3**(6):129–133.
- HARA, T. & WYSZOMIRSKI, T. (1994). Competitive asymmetry reduces spatial effects on size-structure dynamics in plant populations. *Annals of Botany*, **73**:285–297.
- HARRISON, E. A. & SHUGART, H. H. (1990). Evaluating performance of an Appalachian oak forest dynamics model. *Vegetatio*, **86**:1–13.
- HATCH, C. R., GERRARD, D. J. & TAPPEINER, J. C. (1975). Exposed crown surface area: a mathematical index of individual tree growth potential. *Canadian Journal of Forest Research*, **5**:224–228.
- HOLBROOK, N. M. & PUTZ, F. E. (1989). Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany*, **76**(12):1740–1749.
- HOLMES, E. E., LEWIS, M. A., BANKS, J. E. & VEIT, R. R. (1994). Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology*, **75**(1):17–29.
- HORN, H. S. (1975a). Forest succession. *Scientific American*, **232**:90–98.
- HORN, H. S. (1975b). Markovian properties of forest succession. Dans : *Ecology and Evolution of Communities* / Cody, M. L. & Diamond, J. M. (réds.), p. 196–211, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- HORN, H. S., SHUGART, H. H. & URBAN, D. L. (1989). Simulators as models of forest dynamics. Dans : *Perspectives in Ecological Theory* / Roughgarden, J., May, R. M. & Levin, S. A. (réds.), p. 256–267, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HOUDE, L. & LEDOUX, H. (1995). Modélisation en forêt naturelle : stabilité du peuplement. *Bois et Forêts des Tropiques*, **245**:21–26.
- HOULLIER, F. (1986). *Échantillonnage et modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : application au cas de l'Inventaire Forestier National*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I. 267 p.

- HOULLIER, F. (1995). À propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):273–282.
- HOULLIER, F., BIROT, Y. & BOUCHON, J. (1991). Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : états et perspectives. *Revue Forestière Française*, **XLIII**(2):87–108.
- HOULLIER, F. & MILLIER, C. (1995). Dynamique des peuplements de forêt dense humide : dialogue entre écologues, expérimentateurs et modélisateurs. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):303–311.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. (1986). Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Dans : *Community Ecology* / Diamond, J. & Case, T. (réds.), p. 314–329, Harper & Row, New York.
- HUSTON, M. A. & DEANGELIS, D. L. (1987). Size bimodality in monospecific populations: a critical review of potential mechanisms. *The American Naturalist*, **129**(5):678–707.
- HUSTON, M. A., DEANGELIS, D. L. & POST, W. M. (1988). New computer models unify ecological theory. *BioScience*, **38**(10):682–691.
- HUSTON, M. A. & SMITH, T. M. (1987). Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, **130**(2):168–198.
- IWASA, Y., ANDREASEN, V. & LEVIN, S. A. (1987). Aggregation in model ecosystems: I. Perfect aggregation. *Ecological Modelling*, **37**(3-4):287–302.
- IWASA, Y., LEVIN, S. A. & ANDREASEN, V. (1989). Aggregation in model ecosystems: II. Approximate aggregation. *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine & Biology*, **6**:1–23.
- JELTSCH, F. & WISSEL, C. (1994). Modelling dieback phenomena in natural forests. *Ecological Modelling*, **75/76**:111–121.
- JOHNSON, N. . L. & KOTZ, S. (1970). *Continuous Univariate Distributions-1*. John Wiley & Sons, New York. 300 p.
- KAREIVA, P. & WENNERGREN, U. (1995). Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, **373**(6512):299–302.
- KARLIN, S. & TAYLOR, H. M. (1975). *A First Course in Stochastic Processes*. Academic Press, Boston, 2<sup>e</sup> édition. 557 p.

- KELLOMÄKI, S. & VÄISÄNEN, H. (1991). Application of a gap model for the simulation of forest ground vegetation in boreal conditions. *Forest Ecology and Management*, **42**:35–47.
- KERCHER, J. R. & AXELROD, M. C. (1984). A process model of fire ecology and succession in a mixed-conifer forest. *Ecology*, **64**:1725–1742.
- KIENAST, F. (1987). FORECE - a forest succession model for southern Central Europe. Oak Ridge National Laboratory, Environmental Sciences Division, Publication No. 2989, Oak Ridge, TN (USA), Report ORNL/TM-10575. 73 p.
- KIENAST, F. & KRÄUCHI, N. (1991). Simulated successional characteristics of managed and unmanaged low-elevation forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, **42**:49–61.
- KIENAST, F. & KUHN, N. (1989). Simulating forest succession along ecological gradients in southern Central Europe. *Vegetatio*, **79**(1-2):7–20.
- KNOEBEL, B. R. & BURKHART, H. E. (1991). A bivariate distribution approach to modeling forest diameter distributions at two points in time. *Biometrics*, **47**(1):241–253.
- KOHYAMA, T. (1989). Simulation of the structural development of warm-temperate rain forest stands. *Annals of Botany*, **63**(6):625–634.
- KOHYAMA, T. (1991). Simulating stationary size distribution of trees in rain forests. *Annals of Botany*, **68**(2):173–180.
- KOHYAMA, T. (1993). Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology*, **81**:131–143.
- KOKOU, K. (1992). *Contribution à l'étude du déterminisme écologique de la répartition spatiale de l'angélique (Dicorynia guianensis) en forêt dense guyanaise*. Mémoire de DEA de géographie des espaces tropicaux, Université Michel de Montaigne, Bordeaux 3 - ENGREF. 83 p.
- KOLSTRÖM, T. (1991). Modelling early development of a planted pine stand: an application of object-oriented programming. *Forest Ecology and Management*, **42**:63–77.
- KOOP, H. (1989). *Forest Dynamics - SILVI-STAR: a Comprehensive Monitoring System*. Springer Verlag, Berlin. 229 p.

- KOOP, H. & STERCK, F. J. (1994). Light penetration through structurally complex forest canopies: an example of a lowland tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, **69**(1-3):111–122.
- KORZUKHIN, M. D. & TER-MIKAELIAN, M. T. (1995). An individual tree-based model of competition for light. *Ecological Modelling*, **79**:221–229.
- LACOSTE, J. F. (1990). *Effets de la suppression d'arbres pionniers sur l'évolution d'un jeune recrû forestier guyanais*. Thèse de doctorat, Université Paris-Sud. 134 p.
- LAUENROTH, W. K., URBAN, D. L., COFFIN, D. P., PARTON, W. J., SHUGART, H. H., KIRCHNER, T. B. & SMITH, T. M. (1993). Modelling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and ecosystems. *Ecological Modelling*, **67**(1):49–80.
- LAUWAERTS, T. (1998). *Faisabilité d'une mesure de la hauteur des arbres en forêt tropicale humide*. Mémoire de mastère, ENGREF -CIRAD-Forêt. 66 p.
- LAW, R. & DIECKMANN, U. (1998). On scaling up from individual-based processes to macroscopic ecological dynamics in spatially-extended communities. International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria, Interim Report IR-98-046. 28 p.<sup>4</sup>
- LEEMANS, R. (1991). Sensitivity analysis of a forest succession model. *Ecological Modelling*, **53**(3-4):247–262.
- LEEMANS, R. (1992). Simulation and future projection of succession in a Swedish broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management*, **48**(3-4):305–319.
- LEEMANS, R. & PRENTICE, I. C. (1987). Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Picea-Pinus* forest. *Vegetatio*, **69**(1-3):147–156.
- LEGAY, J.-M. (1997). *L'expérience et le modèle. Un discours sur la méthode*. INRA Éditions, Paris. 111 p.
- LELONG-FERRAND, J. & ARNAUDIÈS, J. M. (1977). *Cours de mathématiques - Équations différentielles, intégrales multiples*, tome 4. Bordas, Paris, 2<sup>e</sup> édition. 454 p.

---

4. Disponible sur internet : <http://www.iiasa.ac.at>

- LELONG-FERRAND, J. & ARNAUDIÈS, J. M. (1996). *Cours de mathématiques - Analyse*, tome 2. Dunod, Paris, 4<sup>e</sup> édition. 638 p.
- LESCURE, J. P. (1978). An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. *Vegetatio*, **37**(1):53–60.
- LESCURE, J. P., PUIG, H., RIÉRA, B. & SABATIER, D. (1990). Une forêt primaire de Guyane française : données botaniques. Dans : *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais : opération ECEREX* / Sarrailh, J. M. (éd.), p. 137–168, INRA, Paris et CTFT, Nogent-sur-Marne.
- LESNE, A. (1996). *Méthodes de renormalisation. Phénomènes critiques, chaos, structures fractales*. Eyrolles, Paris. 388 p.
- LEVEY, D. J. (1988). Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology*, **69**(4):1076–1089.
- LEVIN, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**(6):1943–1967.
- LEVIN, S. A., GRENFELL, B., HASTINGS, A. & PERELSON, A. S. (1997). Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science. *Science*, **275**:334–343.
- LEVIN, S. A. & PACALA, S. W. (1997). Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. Dans : *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* / Tilman, D. & Kareiva, P. (réds.), p. 271–295, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- LEVINE, E. R., RANSON, K. J., SMITH, J. A., WILLIAMS, D. L., KNOX, R. G., SHUGART, H. H., URBAN, D. L. & LAWRENCE, W. T. (1993). Forest ecosystem dynamics: linking forest succession, soil process and radiation models. *Ecological Modelling*, **65**(3-4):199–219.
- LIBOFF, R. L. (1998). *Kinetic Theory - Classical, Quantum and Relativistic Descriptions*. John Wiley & Sons, New York, 2<sup>e</sup> édition. 548 p.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. (1989). Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology*, **70**(3):550–552.
- LINDNER, M., SIEVÄNEN, R. & PRETZSCH, H. (1997). Improving the simulation of stand structure in a forest gap model. *Forest Ecology and Management*, **95**:183–195.

LINDSAY, S. R., WOOD, G. R. & WOOLLONS, R. C. (1996). Modelling the diameter distribution of forest stands using the Burr distribution. *Journal of Applied Statistics*, **23**(6):609–619.

LISCHKE, H., LÖFFLER, T. J. & FISCHLIN, A. (1998). Aggregation of individual trees and patches in forest succession models: Capturing variability with height structured, random, spatial distributions. *Theoretical Population Biology*, **54**(3):213–226.

LIU, J. & ASHTON, P. S. (1995). Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management*, **73**:157–175.

ŁOMNICKI, A. (1992). Population ecology from the individual perspective. Dans : *Individual-Based Models and Approaches in Ecology - Populations, Communities and Ecosystems* / DeAngelis, D. L. & Gross, L. J. (réds.), p. 3–17, Chapman & Hall, New York.

LORIMER, C. G. (1989). Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology*, **70**(3):565–567.

LORIMER, C. G. & FRELICH, L. E. (1984). A simulation of equilibrium diameter distributions of sugar maple (*Acer saccharum*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **111**(2):193–199.

LUAN, J., MUETZELFELDT, R. I. & GRACE, J. (1996). Hierarchical approach to forest ecosystem simulation. *Ecological Modelling*, **86**(1):37–50.

LUCKYANOV, N. K. (1984). Linear aggregation and separability of models in ecology. *Ecological Modelling*, **21**(1-2):1–12.

LYAMBABAJE, A. (1992). *Tessellations polygonales du plan, application en biométrie*. Thèse de doctorat, Université de Rennes I. 136 p.

MÄKELÄ, A. (1997). A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *Forest Science*, **43**(1):7–24.

MALANSON, G. P. (1996). Effects of dispersal and mortality on diversity in a forest stand model. *Ecological Modelling*, **87**:103–110.

MALANSON, G. P. & ARMSTRONG, M. P. (1996). Dispersal probability and forest diversity in a fragmented landscape. *Ecological Modelling*, **87**(1-3):91–102.

- MARTÍNEZ-RAMOS, M., ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & SARUKHÁN, J. (1989). Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, **70**(3):555–558.
- MAUCHAMP, A., RAMBAL, S. & LEPART, J. (1994). Simulating the dynamics of vegetation mosaic: a spatialized functional model. *Ecological Modelling*, **71**:107–130.
- MCCRADY, R. L. & JOKELA, E. J. (1998). Canopy dynamics, light interception, and radiation use efficiency of selected loblolly pine families. *Forest Science*, **44**(1):64–72.
- MCTAGUE, J. P. & STANSFIELD, W. F. (1994). Stand and tree dynamics of uneven-aged ponderosa pine. *Forest Science*, **40**(2):289–302.
- MEAD, R. (1966). A relationship between individual plant-spacing and yield. *Annals of Botany, N. S.*, **30**(118):301–309.
- MERCIER, F. (1997). *Analyse et modélisation de la dynamique forestière guyanaise à l'aide de diagrammes de Voronoï*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard (Lyon I). 181 p.
- MOEUR, M. (1993). Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, **39**(4):756–775.
- MOEUR, M. (1997). Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla* / *Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management*, **94**(1-3):175–186.
- MOHREN, G. M. J., VAN HEES, A. F. M. & BARTELINK, H. H. (1991). Succession models as an aid for forest management in mixed stands in The Netherlands. *Forest Ecology and Management*, **42**:111–127.
- MØLLER, J. (1998). *Aspects of spatial statistics, stochastic geometry and Markov chain Monte Carlo methods*. Doctoral thesis, Aalborg University, Department of Mathematics, Aalborg, Denmark.
- MOORE, A. D. & NOBLE, I. R. (1993). Automatic model simplification: the generation of replacement sequences and their use in vegetation modelling. *Ecological Modelling*, **70**:137–157.
- MOORE, J. A., BUDELSKY, C. A. & SCHLESINGER, R. C. (1973). A new index representing individual tree competitive status. *Canadian Journal of Forest Research*, **3**:495–500.

- MORAVIE, M. A. (1995). *L'évolution de la notion de trouée dans la canopée et son utilisation dans les gap models*. Mémoire bibliographique de DEA d'analyse et modélisation des systèmes biologiques, Université Claude Bernard - Lyon I. 32 p.
- MORAVIE, M. A., PASCAL, J. P. & AUGER, P. (1997). Investigating canopy regeneration processes through individual-based spatial models: Application to a tropical rain forest. *Ecological Modelling*, **104**(2-3):241–260.
- MORTIER, F. (1990). *Sylvigénèse et structures spatiales en forêts tempérées*. Mémoire de DEA de biologie végétale et forestière, Université de Nancy I. 167 p.
- MOSER, J. W. (1972). Dynamics of an uneven-aged forest stand. *Forest Science*, **18**(3):184–191.
- MULLON, C. (1995). Sur la modélisation de systèmes complexes à différentes échelles d'espace et de temps. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):251–259.
- MUNRO, D. D. (1974). Forest growth models - a prognosis. Dans : *Growth Models for Tree and Stand Simulation. Congrès IUFRO, Groupe de travail S4.01-4* / Fries, J. (éd.), p. 7–21, Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm (Research Notes n° 30).
- NEPAL, S. K. & SOMERS, G. L. (1992). A generalized approach to stand table projection. *Forest Science*, **38**(1):120–133.
- NEWMAN, I. V. (1954). Locating strata in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, **42**:218–219.
- OKABE, A., BOOTS, B. & SUGIHARA, K. (1992). *Spatial Tessellations - Concepts and Applications of Voronoi Diagrams*. John Wiley & Sons, New York (Wiley series in probability and mathematical statistics). 532 p.
- OLDEMAN, R. A. A. (1974). *L'architecture de la forêt guyanaise*. ORSTOM, Paris (Mémoire ORSTOM n° 73). 204 p.
- O'NEILL, R. V. & RUST, B. (1979). Aggregation error in ecological models. *Ecological Modelling*, **7**(2):91–105.
- OPIE, J. E. (1968). Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. *Forest Science*, **14**(3):314–323.

OTTORINI, J. M. (1978). Aspects de la notion de densité et croissance des arbres en peuplement. *Annales des Sciences Forestières*, **35**(4):299–320.

PACALA, S. W., CANHAM, C. D., SAPONARA, J., SILANDER, J. A., KOBE, R. K. & RIBBENS, E. (1996). Forest models defined by field measurements: II. Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**(1):1–43.

PACALA, S. W., CANHAM, C. D. & SILANDER, J. A. (1993). Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research*, **23**:1980–1988.

PACALA, S. W. & DEUTSCHMAN, D. H. (1995). Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos*, **74**(3):357–365.

PACALA, S. W. & LEVIN, S. A. (1997). Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. Dans : *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* / Tilman, D. & Kareiva, P. (réds.), p. 204–232, Princeton University Press, Princeton, NJ.

PACALA, S. W., LEVIN, S. A., NEUHAUSER, C. & BOLKER, B. M. (1997). Individuals to communities and ecosystems: a general and tractable theory of spatial competition using moment equations. Descriptif de projet NSF.<sup>5</sup>

PALTRIDGE, G. W. (1973). On the shape of trees. *Journal of Theoretical Biology*, **38**:111–137.

PARK, B. T. & PETROSIAN, V. (1996). Fokker-Planck equations of stochastic acceleration: a study of numerical methods. *Astrophysical Journal Supplement*, **103**:255.

PASCAL, J. P. (1995). Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):237–249.

PASTOR, J. & POST, W. M. (1985). Development of a linked forest productivity-soil process model. Oak Ridge National Laboratory, Environmental Sciences Division, Publication No. 2455, Oak Ridge, TN (USA), Report ORNL/TM-9519. 168 p.

---

5. Disponible sur internet : <http://eno.princeton.edu/~ben/papers.html>

- PASTOR, J. & POST, W. M. (1986). Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, **2**:3–27.
- PASTOR, J. & POST, W. M. (1988). Response of northern forests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nature*, **334**(6177):55–58.
- PAVÉ, A. (1994). *Modélisation en biologie et en écologie*. Éditions Aléas, Lyon. 558 p.
- PEARLSTINE, L., MCKELLAR, H. & KITCHENS, W. (1985). Modelling the impacts of a river diversion on bottomland forest communities in the Santee River Floodplain, South Carolina. *Ecological Modelling*, **29**:283–302.
- PÉLISSIER, R. & RIÉRA, B. (1993). Dix ans de dynamique d'une forêt dense humide de Guyane française. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **48**:21–33.
- PENTTINEN, A., STOYAN, D. & HENTTONEN, H. M. (1992). Marked point processes in forest statistics. *Forest Science*, **38**(4):806–824.
- PERIER-CAMBY, C. (1995). *Variations de la hauteur maximale de trois espèces de la forêt guyanaise sur différents sites de fertilité contrastée*. Rapport de stage de fin d'étude, FIF-ENGREF. 56 p.
- PETERSON, C. J. & SQUIERS, E. R. (1995). An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white-pine forest. *Journal of Ecology*, **83**(5):847–855.
- PHIPPS, R. L. (1979). Simulation of wetlands forest vegetation dynamics. *Ecological Modelling*, **7**:257–288.
- PICARD, N. (1996). *Répartition spatiale des essences forestières: étude de distances entre espèces basées sur des dissimilarités entre nuages de points*. Mémoire de DEA d'écologie générale, Université Paris 6. 81 p.
- PICARD, N. (1997). Rapport de mission en Guyane, 6 septembre - 4 octobre 1997. CIRAD-Forêt, Rapport de mission. 21 p.
- PICARD, N. (1998). Comparaison de deux formules reliant le diamètre minimum d'exploitation à la durée de rotation. 6 p., document interne CIRAD-Forêt.
- PICARD, N. & BAR-HEN, A. (1999). Estimation of the envelope of a point set with loose boundaries. *Applied Mathematics Letters*. Accepté en octobre 1999.

PICARD, N., BAR-HEN, A. & FRANC, A. (2000). Spatial pattern induced by asymmetric competition: A modelling approach. *Natural Resource Modeling*. Accepté en septembre 1999.

PICARD, N. & FRANC, A. (1999). Comparison between an individual-based and a distribution-based model of forest dynamics. *Theoretical Population Biology*. Soumis en août 1999.

PIELOU, E. C. (1960). A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *Journal of Ecology*, **48**:575–584.

PIENAAR, L. V. & HARRISON, W. M. (1988). A stand table projection approach to yield prediction in unthinned even-aged stands. *Forest Science*, **34**(3):804–808.

PIENAAR, L. V. & TURNBULL, K. J. (1973). The Chapman-Richards generalization of Von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. *Forest Science*, **19**(1):2–22.

POPMA, J. & BONGERS, F. (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia (Berlin)*, **75**(4):625–632.

POULSON, T. L. & PLATT, W. J. (1989). Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, **70**(3):553–555.

PRENTICE, I. C. (1986). The design of a forest succession model. Dans : *Forest Dynamics Research in Western and Central Europe* / Fanta, J. (éd.), p. 253–256, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, PUDOC, Wageningen.

PRENTICE, I. C. & HELMISAARI, H. (1991). Silvics of north European trees: Compilation, comparisons and implications for forest succession modelling. *Forest Ecology and Management*, **42**:79–93.

PRENTICE, I. C. & LEEMANS, R. (1990). Pattern and process and the dynamics of forest structure: A simulation approach. *Journal of Ecology*, **78**:340–355.

PRENTICE, I. C., SYKES, M. T. & CRAMER, W. (1993). A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological Modelling*, **65**:51–70.

PRESS, W. H., TEUKOLSKY, S. A., VETTERLING, W. T. & FLANNERY, B. P. (1992). *Numerical Recipes in C: the Art of Scientific Computing*. Cambridge University Press, Cambridge, 2<sup>e</sup> édition. 994 p.

RASTETTER, E. B., KING, A. W., COSBY, B. J., HORNBERGER, G. M., O'NEILL, R. V. & HOBBIE, J. E. (1992). Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems. *Ecological Applications*, **2**(1):55–70.

RATHBUN, S. L. & CRESSIE, N. (1994). A space-time survival point process for a longleaf pine forest in southern Georgia. *Journal of the American Statistical Association*, **89**(428):1164–1174.

RENNOLLS, K. (1994). Pipe-model theory of stem-profile development. *Forest Ecology and Management*, **69**(1-3):41–55.

RIÉRA, B. (1995). Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50**(3):209–222.

RIÉRA, B. & ALEXANDRE, D. Y. (1988). Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Oecologica / Oecologia Generalis*, **9**(2):211–220.

RIÉRA, B., PÉLISSIER, R. & HOULLIER, F. (1998). Caractérisation d'une mosaïque forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide sempervirente. *Biotropica*, **30**(2):251–260.

RIÉRA, B., PUIG, H. & LESCURE, J. P. (1990). La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et Forêts des Tropiques*, **219**:69–78. Numéro spécial Guyane.

RIPLEY, B. D. (1981). *Spatial Statistics*. John Wiley & Sons, New York. 250 p.

RITCHIE, M. W. & HANN, D. W. (1997). Implications of disaggregation in forest growth and yield modeling. *Forest Science*, **43**(2):223–233.

RUIMY, A., JARVIS, P. G., BALDOCCHI, D. D. & SAUGIER, B. (1995). CO<sub>2</sub> fluxes over plant canopies and solar radiation: A review. *Advances in Ecological Research*, **26**:1–86.

RUNKLE, J. R. (1981). Gap regeneration in some old-growth forests of the Eastern United States. *Ecology*, **62**(4):1041–1051.

- RUNKLE, J. R. (1989). Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, **70**(3):546–547.
- SAPORTA, G. (1990). *Probabilités, analyse des données et statistique*. Technip, Paris. 493 p.
- SARRAILH, J. M. (éd.) (1990). *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais - Opération ECEREX*, INRA, Paris et CTFT, Nogent-sur-Marne. 273 p.
- SAUGIER, B. (1992). Production primaire : du chloroplaste à la biosphère. Dans : *Hiérarchies et échelles en écologie* / Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (réds.), p. 65–84, Agence de coopération culturelle et technique (Naturalia publications).
- SCHÄFER, H., KRIEGER, H. & BOSSEL, H. (1992). Process-oriented models for simulation of growth dynamics of tropical natural and plantation forests. Dans : *Tropical Forests in Transition - Ecology of Natural and Anthropogenic Disturbance Processes* / Goldammer, J. G. (éd.), p. 191–224, Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- SCHMITT, L. & BARITEAU, M. (1990). Gestion de l'écosystème forestier guyanais - étude de la croissance et de la régénération naturelle - Dispositif de Paracou. *Bois et Forêts des Tropiques*, **220**:3–23. Numéro spécial Guyane.
- SCHUPP, E. W., HOWE, H. F., AUGSPURGER, C. K. & LEVEY, D. J. (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, **70**(3):562–564.
- SCOTT, D. W. (1992). *Multivariate Density Estimation. Theory, Practise, and Visualization*. John Wiley & Sons, New York.
- SEKRETENKO, O. P. & GAVRIKOV, V. L. (1998). Characterization of the tree spatial distribution in small plots using the pair correlation function. *Forest Ecology and Management*, **102**(2-3):113–120.
- SHAO, G. (1996). Potential impacts of climate change on a mixed broadleaved-Korean pine forest stand: a gap model approach. *Climatic Change*, **34**:263–268.
- SHINOZAKI, K., YODA, K., HOZUMI, K. & KIRA, T. (1964). A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, **14**:97–104.

- SHUGART, H. H. (1984). *A Theory of Forest Dynamics: The Ecological Implications of Forest Succession Models*. Springer Verlag, New York. 278 p.
- SHUGART, H. H., CROW, T. R. & HETT, J. M. (1973). Forest succession models: a rationale and methodology for modelling forest succession over large regions. *Forest Science*, **19**(3):203–212.
- SHUGART, H. H., HOPKINS, M. S., BURGESS, I. P. & MORTLOCK, A. T. (1980). The development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wiangaree State Forest, New South Wales. *Journal of Environmental Management*, **11**(3):243–265.
- SHUGART, H. H. & NOBLE, I. R. (1981). A computer model of succession and fire response of the high-altitude eucalyptus forest of the Brindebella Range, Australian Capital Territory. *Australian Journal of Ecology*, **6**:149–164.
- SHUGART, H. H., SMITH, T. M. & POST, W. M. (1992). The potential for application of individual-based simulation models for assessing the effects of global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**:15–38.
- SHUGART, H. H. & WEST, D. C. (1977). Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *Journal of Environmental Management*, **5**:161–179.
- SHUGART, H. H. & WEST, D. C. (1979). Size and pattern of simulated forest stands. *Forest Science*, **25**(1):120–122.
- 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**(4):503–511.
- SMITH, T. M. & HUSTON, M. A. (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**(1-2):49–69.
- SMITH, T. M. & URBAN, D. L. (1988). Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio*, **74**(2-3):143–150.
- SOLÉ, R. V. & ALONSO, D. (1998). Random walks, fractals, and the origins of rainforest diversity. *Advances in Complex Systems*, **1**(2-3):203–220.

- SOLOMON, A. M. (1986). Transient response of forests to CO<sub>2</sub>-induced climate change: simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia (Berlin)*, **68**(4):567–579.
- SOMERS, G. L. & NEPAL, S. K. (1994). Linking individual-tree and stand-level growth models. *Forest Ecology and Management*, **69**(1-3):233–243.
- SORRENSEN-COTHERN, K. A., FORD, E. D. & SPRUGEL, D. G. (1993). A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecological Monographs*, **63**(3):277–304.
- SPIES, T. A. & FRANKLIN, J. F. (1989). Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, **70**(3):543–545.
- STERBA, H. & MONSERUD, R. A. (1993). The maximum density concept applied to uneven-aged mixed-species stands. *Forest Science*, **39**(3):432–452.
- STEVENS, W. L. (1937). Significance of grouping. *Annals of Human Genetics*, **8**:57–69.
- STOYAN, D. & STOYAN, H. (1994). *Fractals, Random Shapes and Point Fields*. John Wiley & Sons, Chichester. 390 p.
- STRACHAN, I. B. & MCCAUGHEY, J. H. (1996). Spatial and vertical leaf area index of a deciduous forest resolved using the LAI-2000 Plant Canopy Analyser. *Forest Science*, **42**(2):176–181.
- STRAUSS, W. A. (1992). *Partial Differential Equations - An Introduction*. John Wiley & Sons, New York. 425 p.
- SUZUKI, T. & UMEMURA, T. (1974). Forest transition as a stochastic process. Dans : *Growth Models for Tree and Forest Stand Simulation. Congrès IUFRO, Groupe de travail S4.01-4* / Fries, J. (éd.), p. 358–379, Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm (Research Notes n° 30).
- SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**(1-2):81–86.
- TALKARRI, A. & HYPÉN, H. (1996). Development and assessment of a gap-type model to predict the effects of climate change on forests based on spatial forest data. *Forest Ecology and Management*, **83**:217–228.

- TANG, S., WANG, Y., ZHANG, L. & MENG, C. H. (1997). A distribution-independent approach to predicting stand diameter distribution. *Forest Science*, **43**(4):491–500.
- TILMAN, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**(1):2–16.
- TILMAN, D. & KAREIVA, P. (réds.) (1997). *Spatial Ecology - The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey (Monographs in Population Biology n° 30). 368 p.
- TOMASSONE, R., DERVIN, C. & MASSON, J. P. (1993). *Biométrie, Modélisation de phénomènes biologiques*. Masson, Paris. 553 p.
- TOMÉ, M. & BURKHART, H. E. (1989). Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science*, **35**(3):816–831.
- TRAISSAC, S. (1998). *Étude de la dynamique de la répartition spatiale de Vouacapoua americana (Aublet) arbre de forêt tropicale guyanaise*. Mémoire de DEA, FIF-ENGREF - Université Lyon I.
- TRICHON, V., GUILLEMYN, D. & FROMARD, F. (1997). Cartographie d'une canopée de forêt tropicale par photographies aériennes numériques et analogiques - Opération Guyane 96, Guyane française, site de Paracou. Laboratoire d'Écologie Terrestre, UMR 5552 CNRS/UPS, Toulouse, Compte rendu de mission (18 octobre - 7 novembre 1996) et résultats préliminaires.
- UCHMAŃSKI, J. & GRIMM, V. (1996). Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution*, **11**(10):437–441.
- UHL, C., CLARK, K., DEZZEO, N. & MAQUIRINO, P. (1988). Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*, **69**(3):751–763.
- UPTON, G. & FINGLETON, B. (1985). *Spatial Data Analysis by Example - Vol. I: Point Pattern and Quantitative Data*. John Wiley & Sons, Chichester. 410 p.
- URBAN, D. L., BONAN, G. B., SMITH, T. M. & SHUGART, H. H. (1991). Spatial applications of gap models. *Forest Ecology and Management*, **42**(1-2):95–110.

- USHER, M. B. (1981). Modelling ecological succession with particular reference to Markovian models. *Vegetatio*, **46-47**:11–18.
- VAN DAALEN, J. C. & SHUGART, H. H. (1989). OUTENIQUA - A computer model to simulate succession in the mixed evergreen forests of the southern Cape, South Africa. *Landscape Ecology*, **2**(4):255–267.
- VAN GROENENDAEL, J., DE KROON, H. & CASWELL, H. (1988). Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **3**(10):264–269.
- VAN HULST, R. (1979). On the dynamics of vegetation: succession in model communities. *Vegetatio*, **39**(2):85–96.
- VAN HULST, R. (1980). Vegetation dynamics or ecosystem dynamics: dynamic sufficiency in succession theory. *Vegetatio*, **43**(1-2):147–151.
- VANCLAY, J. K. (1989). A growth model for north Queensland rainforests. *Forest Ecology and Management*, **27**(3-4):245–271.
- VANCLAY, J. K. (1991a). Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. *Forest Ecology and Management*, **42**(3-4):143–168.
- VANCLAY, J. K. (1991b). Compatible deterministic and stochastic predictions by probabilistic modeling of individual trees. *Forest Science*, **37**(6):1656–1663.
- VANCLAY, J. K. (1994). *Modelling Forest Growth and Yield - Applications to Mixed Tropical Forests*. CAB International, Wallingford. 312 p.
- VANCLAY, J. K., GILLISON, A. N. & KEENAN, R. J. (1997). Using plant functional attributes to quantify site productivity and growth patterns in mixed forests. *Forest Ecology and Management*, **94**(1-3):149–163.
- VEBLEN, T. T. (1989). Tree regeneration responses to gaps along a trans-andean gradient. *Ecology*, **70**(3):541–543.
- VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. (1994). *Modern Applied Statistics with S-Plus*. Springer-Verlag, New York. 462 p.
- VESTER, H. F. M. (1997). *The Trees and the Forest. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Araracuara, Colombia)*. Ponsen & Looijen B. V., Wageningen. 180 p. p.

WALDROP, T. A., BUCKNER, E. R., SHUGART, H. H. & MCGEE, C. E. (1986). FORCAT: A single tree model of stand development following clear-cutting on the Cumberland Plateau. *Forest Science*, **32**(2):297–317.

WAN RAZALI, B. W. M. & RUSTAGI, K. P. (1988). Development of a generalized growth model for mixed tropical forests of peninsular Malaysia. Dans : *Forest Growth Modelling and Prediction. Proceedings of the IUFRO Conference, August 23-27, 1987, Minneapolis, Minnesota* / Ek, A. R., Shifley, S. R. & Burk, T. E. (réds.), tome 1, p. 167–174, USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, Minnesota (General Technical Report n° NC-120).

WATTS, M. (1988). Proposed growth and yield model. Conférence de Chiangmai, Thaïlande, 28-30 mars 1988, Forest Operation and Work Studies, Second Meeting, Technical Working Group. 14 p.

WEINSTEIN, D. A. & SHUGART, H. H. (1983). Ecological modeling of landscape dynamics. Dans : *Disturbance and Ecosystems, Components of Response* / Mooney, H. A. & Godron, M. (réds.), p. 29–45, Springer-Verlag, New York, USA (Ecological Studies n° 44).

WEISHAMPEL, J. F. & URBAN, D. L. (1996). Coupling a spatially-explicit forest gap model with a 3-d solar routine to simulate latitudinal effects. *Ecological Modelling*, **86**(1):101–111.

WEISHAMPEL, J. F., URBAN, D. L., SHUGART, H. H. & SMITH, J. B. (1992). Semivariograms from a forest transect gap model compared with remotely sensed data. *Journal of Vegetation Science*, **3**(4):521–526.

WEST, P. W. & WELLS, K. F. (1992). Method of application of a model to predict the light environment of individual tree crowns and its use in a eucalypt forest. *Ecological Modelling*, **60**:199–231.

WHITMORE, T. C. (1982). On pattern and process in forests. Dans : *The Plant Community as a Working Mechanism* / Newman, E. I. (éd.), p. 45–59, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

WHITMORE, T. C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**(3):536–538.

WILSON, W. G. (1996). Lotka's game in predator-prey theory: Linking populations to individuals. *Theoretical Population Biology*, **50**(3):368–393.

WILSON, W. G. (1998). Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. *The American Naturalist*, **151**(2):116–134.

WISSEL, C. (1992). Modelling the mosaic cycle of a Middle European beech forest. *Ecological Modelling*, **63**:29–43.

WYKOFF, W. R., CROOKSTON, N. L. & STAGE, A. R. (1982). User's guide to the stand prognosis model. USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah, General Technical Report INT-133. 114 p.

YOKOZAWA, M. & HARA, T. (1992). A canopy photosynthesis model for the dynamics of size structure and self-thinning in plant populations. *Annals of Botany*, **70**:305–316.

ZEIDE, B. (1993). Analysis of growth equations. *Forest Science*, **39**(3):594–616.

ZEIDE, B. & PFEIFER, P. (1991). A method for estimation of fractal dimension of tree crowns. *Forest Science*, **37**(5):1253–1265.

ZHANG, L., MOORE, J. A. & NEWBERRY, J. D. (1993). Disaggregating stand volume growth to individual trees. *Forest Science*, **39**(2):295–308.



# Table des matières

<b>Remerciements</b>	<b>iii</b>
<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>1 Modèle individuel type modèle de trouées</b>	<b>13</b>
1.1 Construction du modèle . . . . .	16
1.1.1 Module croissance . . . . .	16
1.1.2 Module mortalité . . . . .	24
1.1.3 Module recrutement . . . . .	25
1.2 Relations empiriques et estimation des paramètres . . . . .	25
1.2.1 Jeux de données . . . . .	25
1.2.2 Distribution conditionnelle de $\Delta D$ sachant $D$ et $L$ . . . . .	27
1.2.3 Taux de mortalité . . . . .	33
1.2.4 Estimation des paramètres . . . . .	34
1.3 Bilan: définition du modèle . . . . .	41
1.3.1 Espace des phases . . . . .	41
1.3.2 Équations de la dynamique . . . . .	41
1.3.3 Caractéristiques du peuplement dans l'état stationnaire . . . . .	43
1.4 Partage de la croissance entre diamètre et hauteur . . . . .	44
1.5 Étude de la répartition spatiale . . . . .	48
1.5.1 Caractérisation d'une répartition spatiale . . . . .	49
1.5.2 Répartitions spatiales à Paracou . . . . .	50
1.5.3 Répartitions spatiales simulées . . . . .	54
1.6 Discussion . . . . .	56
1.6.1 Choix pour la construction du modèle . . . . .	57
1.6.2 Répartitions spatiales générées par le modèle . . . . .	61
1.6.3 Facteurs qui influencent la répartition spatiale . . . . .	64
1.7 Conclusion . . . . .	65

<b>2</b>	<b>Découpage d'une parcelle en bosquets</b>	<b>69</b>
2.1	Définition d'un bosquet . . . . .	71
2.1.1	Méthodes de découpage des parcelles . . . . .	71
2.1.2	Variables d'état d'un bosquet . . . . .	78
2.2	Critère d'indépendance d'un bosquet vis-à-vis de ses voisins . . . . .	84
2.2.1	Cadre mathématique : variables régionalisées ou processus ponctuels? . . . . .	85
2.2.2	Estimation du critère . . . . .	86
2.3	Découpage des parcelles de Paracou en bosquets . . . . .	87
2.3.1	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley . . . . .	87
2.3.2	Écart entre les découpages . . . . .	97
2.3.3	Modèle de croissance « naïf » . . . . .	97
2.4	Approfondissement de la démarche suivie . . . . .	101
2.4.1	Cas d'un processus ponctuel bivarié . . . . .	102
2.4.2	Cas d'un processus ponctuel marqué . . . . .	106
2.4.3	Découpage sur des simulations . . . . .	115
2.5	Conclusion . . . . .	116
<b>3</b>	<b>Équivalence entre modèles individuels et modèles de distribution</b>	<b>123</b>
3.1	Méthodologie mathématique . . . . .	125
3.1.1	Espace des phases . . . . .	125
3.1.2	Interactions entre arbres . . . . .	126
3.1.3	Dynamique . . . . .	127
3.2	Application au modèle type modèle de trouées . . . . .	131
3.2.1	Espace des phases . . . . .	132
3.2.2	Interactions entre arbres . . . . .	132
3.2.3	Dynamique . . . . .	135
3.2.4	Équations spécifiques . . . . .	138
3.3	Calcul des prédictions des modèles . . . . .	138
3.3.1	Solutions analytiques des équations de transport . . . . .	139
3.3.2	Solutions numériques des équations de transport . . . . .	146
3.3.3	État stationnaire . . . . .	151
3.3.4	Temps pour atteindre l'état stationnaire . . . . .	152
3.4	Discussion . . . . .	154
3.4.1	Méthodologie pour passer d'un modèle à un autre . . . . .	155
3.4.2	Équivalence entre modèles . . . . .	160
3.4.3	Temps pour atteindre l'état stationnaire . . . . .	163
3.4.4	Extensions de la méthode de passage des modèles arbre aux modèles de distribution . . . . .	165
3.5	Conclusion . . . . .	172

<b>4</b>	<b>Modèle hybride matriciel / individuel</b>	<b>175</b>
4.1	Construction du modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	177
4.1.1	Espace des phases . . . . .	177
4.1.2	Choix du diamètre seuil . . . . .	178
4.1.3	Composante matricielle . . . . .	181
4.1.4	Composante individuelle . . . . .	187
4.1.5	Couplage entre les deux composantes . . . . .	193
4.2	Résultats . . . . .	196
4.2.1	État stationnaire . . . . .	196
4.2.2	Comparaison avec le modèle matriciel . . . . .	196
4.2.3	Comparaison avec des données de terrain . . . . .	200
4.2.4	Effet de coupes d'exploitation . . . . .	209
4.3	Discussion . . . . .	209
4.3.1	Apports pour le gestionnaire . . . . .	211
4.3.2	Séparation des petits et gros arbres dans le modèle . . . . .	215
4.3.3	Effets démographiques stochastiques . . . . .	220
4.4	Conclusion . . . . .	224
	<b>Conclusions et perspectives</b>	<b>229</b>
	<b>Annexes</b>	<b>236</b>
<b>A</b>	<b>Théorie de l'agrégation et modèles forestiers</b>	<b>237</b>
A.1	Théorie de l'agrégation . . . . .	238
A.1.1	Notions de base . . . . .	239
A.1.2	Théorie de l'agrégation et modèles . . . . .	241
A.1.3	Quelques développements . . . . .	243
A.2	Classification des modèles forestiers . . . . .	246
A.2.1	Niveaux de description d'un peuplement . . . . .	246
A.2.2	Types d'interaction entre arbres . . . . .	247
A.2.3	Classification . . . . .	248
A.3	Exemples de modèles . . . . .	249
A.3.1	Modèles de peuplement . . . . .	249
A.3.2	Modèles de distribution . . . . .	250
A.3.3	Modèles arbre . . . . .	259
A.4	Les modèles de trouées . . . . .	262
A.4.1	Définition . . . . .	262
A.4.2	Les idées biologiques sur lesquelles reposent les modèles de trouées . . . . .	263
A.4.3	Les équations des modèles de trouées et leur interpré- tation . . . . .	273

A.4.4	Articulation des trois modules . . . . .	286
A.4.5	Application et validation des modèles de trouées . . . . .	292
A.4.6	Conclusion sur les modèles de trouées . . . . .	293
A.5	Modèles faisant intervenir plusieurs niveaux de description . . . . .	294
A.5.1	Modèles réductionnistes . . . . .	294
A.5.2	Modèles désagrégatifs . . . . .	296
A.5.3	Modèles de liste d'arbres . . . . .	297
A.6	Agrégation entre modèles . . . . .	298
A.6.1	Une méthode générale . . . . .	298
A.6.2	Modèle arbre dépendant des distances → modèle arbre indépendant des distances . . . . .	299
A.6.3	Modèle arbre indépendant des distances → modèle de distribution discrète . . . . .	301
A.6.4	Modèle arbre indépendant des distances → modèle de distribution continue . . . . .	302
A.6.5	Modèle arbre sans interactions → modèle de distribu- tion sans interactions . . . . .	303
A.6.6	Modèle arbre dépendant des distances → modèle de distribution dépendant des distances . . . . .	305
A.6.7	Modèle arbre → modèle de peuplement . . . . .	309
A.7	Conclusion . . . . .	310
<b>B</b>	<b>Processus ponctuels</b> . . . . .	<b>313</b>
B.1	Définitions et notations . . . . .	314
B.1.1	Processus ponctuel . . . . .	314
B.1.2	Processus ponctuel marqué . . . . .	315
B.1.3	Processus ponctuel bimarqué . . . . .	316
B.1.4	Processus ponctuel multivarié . . . . .	316
B.1.5	Processus ponctuel bivarié . . . . .	317
B.1.6	Processus booléen . . . . .	318
B.1.7	Processus ponctuel temporel . . . . .	318
B.2	Distribution de l'indice de compétition pour des modèles boo- léens simples . . . . .	318
B.2.1	Position du problème . . . . .	319
B.2.2	Calcul de la distribution de $L$ . . . . .	321
B.2.3	Estimation de la distribution de $L$ par simulation . . . . .	328
B.2.4	Autres modèles . . . . .	329
B.3	Lien entre la fonction de Ripley et le covariogramme . . . . .	331
B.4	Placement d'un individu supplémentaire . . . . .	336
B.4.1	Méthodes usuelles . . . . .	336
B.4.2	Méthode proposée . . . . .	337

<b>C Programmes informatiques</b>	<b>341</b>
C.1 Programme des modèles arbre . . . . .	341
C.2 Programme du modèle à la fois individuel et matriciel . . . . .	353
C.2.1 Installation . . . . .	353
C.2.2 Lancement . . . . .	354
C.2.3 Un mot sur la programmation . . . . .	355
C.2.4 Listing . . . . .	357
C.3 Programme du modèle matriciel . . . . .	383
C.3.1 Installation et lancement . . . . .	383
C.3.2 Listing . . . . .	384
<b>Bibliographie</b>	<b>391</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>431</b>
<b>Table des figures</b>	<b>433</b>
<b>Index des auteurs</b>	<b>439</b>
<b>Index général</b>	<b>447</b>
<b>Notations et abréviations</b>	<b>453</b>



# Liste des tableaux

1.1	Définition et valeur des paramètres du modèle arbre type modèle de trouées . . . . .	36
1.2	Valeurs des paramètres $\rho$ , $\gamma$ et $\theta$ dans la littérature sur les modèles de trouées . . . . .	40
1.3	Équations du modèle. . . . .	42
2.1	Méthodes de découpage d'une parcelle en groupes d'arbres . . . . .	77
2.2	Valeur des paramètres du modèle linéaire $\Delta\bar{B} = \alpha + \beta_1\bar{B} + \beta_2B^{\text{vois}} + \varepsilon$ . . . . .	100
2.3	Effet sur le signe de la corrélation spatiale des marques des caractéristiques des processus marginaux . . . . .	106
3.1	Classification des modèles . . . . .	124
3.2	Valeur des paramètres des modèles . . . . .	138
4.1	Signification écologique des groupes d'espèces . . . . .	178
4.2	Paramètres de la composante matricielle du modèles hybride matriciel / individuel . . . . .	184
4.3	Paramètres de la composante individuelle du modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	194
4.4	Effectif et surface terrière à Paracou et dans l'état stationnaire des modèles hybride et matriciel . . . . .	206
4.5	Vitesse de croissance en diamètre selon les composantes individuelle et matricielle du modèle matriciel / individuel . . . . .	221
4.6	Proportion de gros arbres à Paracou et dans l'état stationnaire des modèles hybride et matriciel . . . . .	225
4.7	Bilan sur les méthodes de changements de niveau de description : (a) modèles arbre sans interactions (cf. annexe A, § A.6 p.298). . . . .	231
4.8	Bilan sur les méthodes de changements de niveau de description : (b) modèles arbre avec interactions. . . . .	232

A.1	Classification des modèles de dynamique forestière. . . . .	248
A.2	Liste des principaux modèles de trouées . . . . .	274
A.3	Description sommaire des principaux modèles de trouées. . . .	275

# Table des figures

1	Dispositif de Paracou . . . . .	11
1.1	Relation d'ordre vertical entre les houppier . . . . .	19
1.2	Description d'un arbre et de la variable de compétition . . . . .	22
1.3	Arrondis de mesure et accroissement diamétrique annuel . . . . .	28
1.4	Rôle de la relation d'ordre pour le calcul de $L$ . . . . .	29
1.5	Accroissement diamétrique annuel en fonction du diamètre . . . . .	30
1.6	Paramètres $\alpha$ et $\beta$ de la distribution conditionnelle de $\Delta D$ sachant $D$ et $L$ . . . . .	31
1.7	Paramètres $\alpha$ et $\beta$ de la distribution conditionnelle de $\Delta D$ sachant $D$ ou $L$ . . . . .	32
1.8	Indice de compétition $L$ en fonction du diamètre . . . . .	33
1.9	Rayon du houppier en fonction du diamètre . . . . .	35
1.10	Probabilité annuel de mourir en fonction du diamètre . . . . .	37
1.11	Distribution de Weibull représentant la distribution des ac- croissements diamétriques . . . . .	38
1.12	Transformation d'un rectangle en un tore . . . . .	41
1.13	Hauteur en fonction du diamètre selon le modèle arbre type modèle de trouées . . . . .	44
1.14	Distribution de la hauteur, du diamètre et de l'indice de com- pétition $L$ dans le modèle arbre type modèle de trouées . . . . .	45
1.15	Part de la croissance en volume investie dans le diamètre en fonction de $L$ . . . . .	46
1.16	Relation hauteur moyenne en fonction du diamètre pour trois densités du peuplement . . . . .	47
1.17	Part de la croissance en volume investie dans le diamètre en fonction du diamètre . . . . .	49
1.18	Fonction $K$ de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 . . . . .	51
1.19	Résumé de la fonction $K$ de Ripley pour les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984 . . . . .	52

1.20	Résumé des fonctions $K$ de Ripley pour les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984 lorsque l'on se restreint aux arbres de diamètre supérieur à $D_s$ . . . . .	53
1.21	Résumé de la fonction $K_{12}$ d'interaction entre les petits et les gros arbres sur les parcelles 1 à 12 de Paracou en 1984 . . . . .	54
1.22	Fonction $K$ de Ripley pour l'état stationnaire du modèle arbre type modèle de trouées . . . . .	55
1.23	Résumé des fonctions $K$ de Ripley pour 100 simulations du modèle arbre type modèle de trouées lorsque l'on se restreint aux arbres de diamètre supérieur à $D_s$ . . . . .	55
1.24	Fonction $K$ de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 avec enveloppes simulées par le modèle arbre type modèle de trouées . . . . .	56
1.25	Fonction $K$ de Ripley pour une simulation du modèle SELVA . . . . .	57
1.26	Résumé des fonctions $K$ de Ripley pour une simulation du modèle SELVA lorsque l'on se restreint aux arbres de diamètre supérieur à $D_s$ . . . . .	57
1.27	Variations de la distance maximale de régularité avec $\rho$ . . . . .	63
2.1	Graphe de la hiérarchie des arbres sur la parcelle 1 de Paracou en 1984 . . . . .	75
2.2	Enveloppe convexe des bosquets pour les quatre méthodes de rattachement . . . . .	76
2.3	Relation $\Upsilon$ entre le diamètre seuil $D_s$ et le nombre $P$ de bosquets . . . . .	77
2.4	Représentation des bosquets sur le triangle $x_1 + x_2 + x_3 = 1$ . . . . .	80
2.5	Mesure de la diversité des bosquets décrits par leur distribution diamétrique . . . . .	82
2.6	Fonction $K_{mm}$ de Ripley pour la parcelle 1 de Paracou en 1984 avec les marques $\bar{B}$ et $\Delta\bar{B}$ . . . . .	89
2.7	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour des plus gros arbres par proximité avec la distance euclidienne . . . . .	90
2.8	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour des plus gros arbres par proximité avec la distance pondérée . . . . .	91
2.9	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour des plus gros arbres par hiérarchie avec la distance euclidienne . . . . .	92
2.10	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour des plus gros arbres par hiérarchie avec la distance pondérée . . . . .	93
2.11	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour des petits arbres par proximité avec la distance pondérée . . . . .	94
2.12	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour des arbres moyens par proximité avec la distance pondérée . . . . .	95

2.13	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les bosquets construits autour d'arbres pris au hasard par proximité avec la distance pondérée	96
2.14	Dissimilarité entre les découpages . . . . .	98
2.15	Graphe des fonctions $\varphi_1$ et $\varphi_2$ du modèle additif $\Delta\bar{B} = \alpha + \varphi_1(\bar{B}) + \varphi_2(B^{\text{vois}}) + \varepsilon$ . . . . .	100
2.16	Différence entre indépendance des processus marginaux et étiquetage aléatoire . . . . .	103
2.17	Une réalisation des processus ponctuels univariés . . . . .	109
2.18	Une réalisation des Processus de Brown . . . . .	111
2.19	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les processus bimarqués construits à partir de processus univariés . . . . .	113
2.20	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les processus bimarqués construits à partir de processus de Brown . . . . .	114
2.21	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués (1) . . . . .	117
2.22	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués (2) . . . . .	118
2.23	Fonctions $K_{mm}$ de Ripley pour les processus ponctuels bimarqués (3) . . . . .	119
3.1	Trajectoires $(\xi(t), \zeta(t, y))$ . . . . .	140
3.2	Limites de la suite $a_{n+1} = \theta_1 - \theta_2 a_n$ . . . . .	144
3.3	Dynamique du système dans l'espace $f(D_s) \times L$ . . . . .	145
3.4	Comparaison des solutions analytique et numériques . . . . .	150
3.5	Distribution bivariée stationnaire du modèle de distribution sans interactions . . . . .	151
3.6	État stationnaire des cinq modèles . . . . .	153
3.7	Temps pour atteindre l'état stationnaire . . . . .	154
3.8	Distribution de la hauteur pour différentes valeurs de la densité	162
3.9	Évolution de la surface terrière totale . . . . .	164
4.1	Accroissement diamétrique en fonction du diamètre selon un modèle additif . . . . .	180
4.2	Accroissements diamétriques prédits par la composante individuelle du modèle hybride . . . . .	189
4.3	Taux de mortalité dans le modèle hybride matriciel / individuel	191
4.4	Évolution de l'effectif par groupe d'espèces selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	197
4.5	Évolution de la surface terrière par groupe d'espèces selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	198
4.6	Simulation avec le modèle matriciel de Favrichon . . . . .	199

4.7	Évolution de l'effectif total selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	200
4.8	Évolution de la surface terrière totale selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	201
4.9	Distributions diamétriques à l'état stationnaire selon les modèles hybride et matriciel . . . . .	202
4.10	Évolution de l'effectif total à Paracou et selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	204
4.11	Évolution de la surface terrière totale à Paracou et selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	205
4.12	Distribution de l'effectif total et de la surface terrière totale dans l'état stationnaire du modèle hybride matriciel / individuel	207
4.13	Distributions diamétriques des gros arbres à Paracou et selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	208
4.14	Évolution de l'effectif et de la surface terrière à Arbocel et selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	209
4.15	Simulation de coupes avec le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	210
4.16	Effectif et surface terrière moyens en fonction du régime de coupes selon le modèle hybride matriciel / individuel . . . . .	214
4.17	Chaîne de Markov correspondant à la croissance d'un arbre dans un modèle matriciel . . . . .	219
A.1	Définition d'un modèle comme la réalité résumée par un opérateur d'agrégation . . . . .	242
A.2	Représentation des arbres dans un modèle de trouées . . . . .	264
A.3	Décomposition d'un peuplement forestier en une mosaïque de cellules à différents stades d'un cycle forestier. . . . .	265
A.4	Différents cycles selon la taille de la trouée formée. . . . .	267
A.5	Distribution verticale du feuillage . . . . .	282
A.6	Influence de la taille des placettes . . . . .	291
B.1	Densité approximative de $L$ obtenue en prenant en compte le 1 <sup>er</sup> plus proche voisin . . . . .	329
B.2	Distribution de $L$ pour différentes valeurs de $\mu$ . . . . .	330
B.3	Distribution de $L$ pour différents modèles booléens . . . . .	332
B.4	Fonction $K_{mm}$ de Ripley et covariogramme pour un pavage de Voronoï . . . . .	335
B.5	Processus de naissance et de mort à partir d'une réalisation d'un processus de Neyman-Scott . . . . .	339

B.6 Processus de naissance et de mort à partir d'une réalisation  
d'un processus SSI . . . . . 340



# Index des auteurs

## – A –

Aber, J. D. .... 274  
Abidi, H. .... 259  
Ablan, M. .... 3, 8, 252, 299  
Acevedo, M. F. .... 3, 8, 252, 299  
Alder, D. . 179, 231, 257, 258, 298  
Alexandre, D. Y. .... 286  
Alonso, D. .... 223  
Alvarez-Buylla, E. R. ... 250, 251,  
268, 276, 294  
Andreasen, V. .... 5, 238–241  
Arino, O. .... 243  
Armstrong, M. P. .... 251, 292  
Arnaudière, J. M. .... 129, 306  
Ashton, P. S. .... 262, 296  
Auger, P. .... 230, 245, 262, 294  
Augspurger, C. K. .... 268, 276  
Axelrod, M. C. .... 274

## – B –

Bailey, R. L. .... 297  
Balocchi, D. D. .... 17  
Balian, R. .... 125  
Bamberger, A. .... 148  
Banks, J. E. .... 234, 259  
Bar-Hen, A. .... 60  
Barden, L. S. .... 266  
Bariteau, M. .... 10, 48, 65  
Bartelink, H. H. 15, 275, 276, 284,  
285, 288, 289, 293  
Bartha, S. .... 162, 247  
Barthès, B. .... 10, 65  
Bascompte, J. .... 295  
Bastien, Y. .... 69

Bates, D. M. .... 36  
Batista, J. L. F. .... 313  
Beale, M. .... 59  
Bella, I. E. .... 22  
Bergonzini, J. C. .... 33, 251  
Besag, J. .... 107  
Besnard, J. .... 294  
Biging, G. S. .... 22, 261, 262  
Birnbaum, P. .... 44, 67  
Biro, Y. .... 2, 241  
Bolker, B. M. . 2, 8, 124, 163, 167,  
172, 173, 256, 259, 309  
Bonan, G. B. .... 274, 290, 296  
Bongers, F. .... 266  
Boots, B. .... 73  
Borders, B. E. .... 297  
Bossel, H. .... 21, 38–  
40, 229, 246, 250, 274–276,  
278, 279, 282–285, 287, 290,  
293, 295, 296, 302  
Botkin, D. B. .... 15, 18, 20,  
40, 262, 274–276, 278, 281,  
283, 284  
Bouchon, J. .... 2, 85, 241, 294  
Boyarsky, A. .... 257  
Brisson, J. .... 63  
Brokaw, N. V. L. ... 264, 266, 276  
Bruce, D. .... 261  
Brunner, A. .... 67, 296  
Buckner, E. R. .... 15, 274  
Budelsky, C. A. .... 299  
Bugmann, H. K. M. 274, 275, 283

Burgess, I. P. . . . . 15, 40, 274–276,  
284, 285, 287, 292  
Burkhart, H. E. . . . . 4, 8, 246, 260,  
262, 297–302, 309  
Busing, R. T. . . . . 7, 13, 64, 65, 70,  
235, 274

– C –

Canham, C. D. 233, 262, 266, 300  
Cao, Q. V. . . . . 297  
Carpenter, G. . . . . 288  
Caswell, H. . . . . 251  
Ceulemans, R. . . . . 296  
Chambers, J. Q. . . . . 192  
Charles-Dominique, P. . . . . 277, 292  
Chen, S. G. . . . . 296  
Chertov, O. G. . . . . 73, 262  
Chetwynd, A. G. . . . . 317  
Cheviron, D. . . . . 44  
Clark, J. S. . . . . 303  
Clark, K. . . . . 266–268, 276, 286  
Clason, T. R. . . . . 262  
Clebsch, E. E. C. . . . . 274  
Coffin, D. P. . . . . 275, 289, 293, 295  
Collinet, F. . . . . 10, 26, 48, 176, 180,  
181, 288  
Colonna, D. . . . . 10, 26  
Cosby, B. J. . . . . 239  
Courbaud, B. . . . . 262  
Cramer, W. 16, 40, 262, 275, 283,  
288, 292  
Cressie, N. . . . . 49, 50,  
85, 108, 166, 216, 313, 314,  
317, 318, 333, 334, 336–338  
Croc, E. . . . . 251  
Crookston, N. L. . . . . 261  
Crow, T. R. . . . . 253  
CTFT . . . . . 44  
Cusset, G. . . . . 176  
Czárán, T. . . . . 162, 247

– D –

Dale, V. H. . . . . 246, 259, 260, 274,  
275, 278, 281, 284, 292  
Daniels, R. F. . . . . 4, 8, 246, 260, 262,  
298–302, 309  
de Kroon, H. . . . . 251  
DeAngelis, D. L. . . . . 3, 64, 176  
Deleuze, C. . . . . 295  
Demuth, H. . . . . 59  
Denslow, J. S. . . . . 223, 266, 268, 276  
Derouet, L. . . . . 250  
Dervin, C. . . . . 30  
Desanker, P. V. . . . . 16, 40, 274  
Dessard, H. . . . . 10, 48  
Deutschman, D. H. . . . . 2, 4, 8,  
9, 123, 163, 173, 229, 254,  
255, 259, 262, 293, 294, 300,  
301, 309  
Develice, R. L. . . . . 274  
Dezzeo, N. . . . . 266–268, 276, 286  
De Reffye, P. . . . . 5  
Dhôte, J. F. 4, 158, 176, 179, 249,  
297  
Dieckmann, U. 124, 167, 172, 173,  
256, 309  
Diggie, P. J. . . . . 64, 107, 313, 317  
Dixon, P. M. . . . . 121  
Dobbertin, M. . . . . 22, 261, 262  
Doligez, A. . . . . 10  
Doyle, T. W. . . . . 246, 259, 260, 274,  
278, 281, 284  
Durrett, R. . . . . 4, 124, 125, 162, 230  
Durrieu de Madron, L. . . . . 10, 48,  
120, 227, 254, 286

– E –

Edelin, C. . . . . 5  
Edson, M. M. . . . . 2  
Ek, A. R. . . . . 175, 262  
El Bayoumi, M. A. . . . . 274

Emanuel, W. R. ... 275, 278, 281,  
283, 284

— **F** —

Fairweather, S. E. .... 261

Faivre, B. .... 245

FAO ..... 250

Faure, P. .... 146–148

Favrichon, V. .... 10,  
12, 123, 164, 175–177, 181–  
184, 188, 190, 195–203, 207,  
208, 211, 212, 223, 224, 226,  
233, 236, 251, 264, 269, 287,  
288, 356, 383

Ferber, J. .... 3

Finegan, B. .... 268, 269

Fingleton, B. .... 109, 313

Fischlin, A. ... 124, 220, 233, 252,  
275, 301

Flannery, B. P. .... 148, 149

Foin, T. C. .... 2

Fontez, B. .... 10, 224

Ford, E. D. .... 64, 179

Forget, P. M. .... 48

Forman, R. T. T. .... 49

Forni, E. .... 227, 254

Foster, R. B. .... 223

Franc, A. .. 12, 166, 241, 243, 247,  
248, 252, 253, 259, 294, 301

Franklin, J. F. .... 266, 268, 286

Frelich, L. E. .... 251, 260, 285

Freycon, V. .... 85

Friend, A. D. .. 229, 275, 295, 296

Fromard, F. .... 10

Fulton, M. R. . 124, 220, 233, 252,  
301, 305

— **G** —

Gader, G. .... 10, 48, 65

García, O. .... 261

García-Barrios, R. . 250, 251, 276,  
294

Gard, T. C. .... 241

Gardiner, C. W. ... 124, 130, 165,  
218, 220, 253, 304

Gardner, R. H. .... 275, 292

Garrett, K. A. .... 121

Gavrikov, V. L. .... 313

Gazel, M. .... 173

Gerrard, D. J. .... 262

Gertner, G. .... 261

Gillison, A. N. .... 288

Gleaves, J. T. .... 107

Góra, P. .... 257

Gosselin, F. .... 227

Gourlet-Fleury, S. .... 3, 10, 12,  
14, 22, 26, 54, 55, 59, 64,  
65, 120, 123, 164, 166, 187,  
188, 201, 207, 223, 235, 236,  
246–248, 252, 253, 259, 261,  
262, 287, 299, 301

Grace, J. .... 295

Grandval, A. .... 10, 48, 65

Green, P. J. .... 73

Grenfell, B. .... 2, 262, 294, 295

Grimm, V. .... 2

Guillemyn, D. .... 10

— **H** —

Hahn, D. C. .... 49

Hallé, F. .... 7, 264, 265, 270

Hamilton, G. J. .... 262

Hanisch, K. H. .... 50

Hann, D. W. 6, 63, 158, 238, 239,  
241, 297

Hanus, M. L. .... 63

Hara, T. .... 8, 166, 173, 179, 246,  
253, 254, 258, 304

Harrison, E. A. .... 274

Harrison, W. M. .... 297

Hartvigsen, G. .... 2

Hastings, A. .... 2, 262, 294, 295

Hatch, C. R. .... 262

Helmisaari, H. . . 38, 273, 278, 287  
 Hemstrom, M. . . . . 274  
 Henttonen, H. M. . . 86, 313, 316,  
 317  
 Herben, T. . . . 124, 167, 172, 173,  
 256, 309  
 Hett, J. M. . . . . 253  
 Higuchi, N. . . . . 192  
 Hobbie, J. E. . . . . 239  
 Hogan, K. P. . . . . 67, 266  
 Holbrook, N. M. . . . . 46  
 Holmes, E. E. . . . . 234, 259  
 Hopkins, M. S. . . 15, 40, 274–276,  
 284, 285, 287, 292  
 Horn, H. S. . . . 4, 8, 252, 265, 269,  
 290, 294  
 Hornberger, G. M. . . . . 239  
 Houde, L. . . . . 24, 251  
 Houllier, F. . . . . 2–4, 60,  
 61, 123, 173, 176, 179, 218,  
 227, 241, 246, 250–253, 262,  
 264, 294  
 Howe, H. F. . . . . 268, 276  
 Hozumi, K. . . . . 17  
 Hubbell, S. P. . . . . 223  
 Huston, M. A. . . 2, 3, 64, 176, 268,  
 269, 288, 293  
 Hypén, H. . . . . 283

– **I** –

Idol, J. R. . . . . 67, 266  
 Impens, I. . . . . 296  
 Iwasa, Y. . . . . 5, 238–241

– **J** –

Jaeger, M. . . . . 5  
 Jager, H. I. . . . . 275  
 Janak, J. F. . . . . 15, 18, 20,  
 40, 262, 274–276, 278, 281,  
 283, 284  
 Jarvis, P. G. . . . . 17

Jeltsch, F. . . . . 294  
 Johnson, N. . L. . . . . 29, 30, 190  
 Jokela, E. J. . . . . 17

– **K** –

Kareiva, P. . . . . 251  
 Karev, G. P. . . . . 73, 262  
 Karlin, S. . . . . 227  
 Karsenty, A. . . . . 227, 254  
 Keenan, R. J. . . . . 288  
 Kellomäki, S. . . . . 295  
 Kercher, J. R. . . . . 274  
 Kienast, F. . . . 264, 268, 274–276,  
 283, 284, 288, 292  
 King, A. W. . . . . 239  
 Kira, T. . . . . 17  
 Kirchner, T. B. . . . . 293, 295  
 Kitchens, W. . . . . 274  
 Klein, E. . . . . 294  
 Knapp, C. M. . . . . 2  
 Knoebel, B. R. . . . . 297  
 Knox, R. G. . . . 275, 284, 286, 295  
 Kobe, R. K. . . . . 233, 262, 300  
 Kohyama, T. . . . . 8, 20,  
 24, 173, 230, 254, 258, 280,  
 290, 302, 303  
 Kokou, K. . . . . 10, 48, 65  
 Kolström, T. . . . . 260  
 Komarov, A. S. . . . . 73, 262  
 Koop, H. . . . . 67, 265, 296  
 Korzukhin, M. D. . . . . 7, 13  
 Kotz, S. . . . . 29, 30, 190  
 Kräuchi, N. . . . . 275, 292  
 Krieger, H. . . . . 21, 38–  
 40, 246, 250, 274–276, 278,  
 279, 282–285, 287, 290, 293,  
 295, 296, 302  
 Kuhn, N. . 264, 268, 275, 276, 283,  
 284, 288, 292

– **L** –

Lacoste, J. F. . . . . 179

Lauenroth, W. K. .... 293, 295  
 Lauwaerts, T. .... 10, 26  
 Law, R. . . 124, 167, 172, 173, 256,  
 309  
 Lawrence, W. T. ... 275, 284, 286,  
 295  
 Lebreton, J. D. .... 227  
 Ledoux, H. .... 24  
 Leemans, R. .... 16, 17, 20,  
 37, 40, 272, 275, 276, 278,  
 280–285, 290, 292  
 Legay, J.-M. .... 2, 241  
 Lelong-Ferrand, J. .... 129, 306  
 Lepart, J. .... 293  
 Lescure, J. P. ... 44, 264, 276, 286  
 Lesne, A. .... 8, 122, 160, 301  
 Levey, D. J. ... 268, 276, 277, 292  
 Levin, S. A. .... 2, 4, 5,  
 8, 122, 124, 125, 160, 162,  
 172, 173, 230, 238–241, 256,  
 259, 262, 270, 294, 295, 301,  
 305, 309  
 Levine, E. R. . . 275, 284, 286, 295  
 Lewis, M. A. .... 234, 259  
 Liboff, R. L. .... 124  
 Lieberman, D. .... 2, 70, 266  
 Lieberman, M. .... 2, 70, 266  
 Lindner, M. .... 15, 16  
 Lindsay, S. R. .... 60, 297  
 Lischke, H. 124, 220, 233, 252, 301  
 Liu, J. .... 262, 296  
 Loffeier, E. .... 227, 254  
 Löffler, T. J. . . 124, 220, 233, 252,  
 301  
 Łomnicki, A. .... 3  
 Lorimer, C. G. 251, 260, 264, 266,  
 272, 285, 286  
 Luan, J. .... 295  
 Luckyanov, N. K. .... 239  
 Lyambabaje, A. .... 73

## – M –

Maguire, D. A. .... 313  
 Mäkelä, A. .... 17, 21, 38, 66, 295  
 Malanson, G. P. . 4, 251, 274, 284,  
 292, 293  
 Maquirino, P. . . 266–268, 276, 286  
 Marshall, D. D. .... 63  
 Martínez-Ramos, M. .... 268, 276  
 Masson, J. P. .... 30  
 Mauchamp, A. .... 293  
 McCaughey, J. H. .... 67  
 McCrady, R. L. .... 17  
 McGee, C. E. .... 15, 274  
 McKellar, H. .... 274  
 McTague, J. P. .... 158, 297  
 Mead, R. .... 73  
 Melillo, J. M. .... 274  
 Meng, C. H. .... 158, 297  
 Mercier, F. .... 10, 48, 73, 299  
 Millier, C. .... 3  
 Moeur, M. .... 63, 313  
 Mohren, G. M. J. ... 15, 275, 276,  
 284, 285, 288, 289, 293  
 Møller, J. .... 73  
 Monsrud, R. A. ... 175, 249, 262  
 Montpied, P. .... 10, 246, 287  
 Moore, A. D. .... 251  
 Moore, J. A. .... 158, 297, 299  
 Moravie, M. A. .... 262  
 Mortier, F. .... 264  
 Mortlock, A. T. . 15, 40, 274–276,  
 284, 285, 287, 292  
 Moser, J. W. .... 249, 273  
 Muetzelfeldt, R. I. .... 295  
 Mullon, C. .... 122, 238  
 Munro, D. D. .... 2, 246, 248

## – N –

Nepal, S. K. ... 231, 257, 258, 297  
 Neuhauser, C. .... 173  
 Newberry, J. D. .... 158, 297

Newman, I. V. . . . . 44  
 Noble, I. R. . . . . 251, 274

— O —

O'Neill, R. V. . . . . 239  
 Okabe, A. . . . . 73  
 Oldeman, R. A. A. 7, 44, 67, 176,  
 264, 265, 270  
 Opie, J. E. . . . . 22  
 Otto, H. J. . . . . 69  
 Ottorini, J. M. . . . . 261, 262

— P —

Pacala, S. W. 8, 122–125, 160, 163,  
 167, 172, 173, 233, 254–256,  
 259, 262, 270, 300, 301, 305,  
 309  
 Paltridge, G. W. . . . . 46  
 Park, B. T. . . . . 147, 148, 231  
 Parton, W. J. . . . . 293, 295  
 Pascal, J. P. . . . . 262, 267, 268  
 Pastor, J. . . . . 274, 284, 288, 292  
 Pavé, A. . . . . 259  
 Pearlstine, L. . . . . 274  
 Péliissier, R. . . . . 264, 286  
 Penttinen, A. . . . 86, 313, 316, 317  
 Peralta, R. . . . . 2, 70, 266  
 Perelson, A. S. . . . 2, 262, 294, 295  
 Perier-Camby, C. . . . . 10, 26  
 Peterson, C. J. . . . . 62  
 Petrosian, V. . . . . 147, 148, 231  
 Pfeifer, P. . . . . 21  
 Phipps, R. L. . . . . 274  
 Picard, N. . . . . 10, 12, 26, 48,  
 60, 166, 227, 243, 247, 248,  
 252, 253, 259, 301, 317  
 Pielou, E. C. . . . . 63  
 Pienaar, L. V. . . . . 260, 273, 297  
 Pierre, J. M. . . . . 227, 254  
 Platt, W. J. . . . . 266  
 Poggiale, J. C. . . . . 243

Popma, J. . . . . 266  
 Post, W. M. 3, 262, 273, 274, 284,  
 288, 289, 292, 293  
 Poulson, T. L. . . . . 266  
 Prentice, I. C. . 16, 17, 20, 37, 38,  
 40, 262, 272–276, 278, 280–  
 285, 287, 288, 290, 292  
 Press, W. H. . . . . 148, 149  
 Pretzsch, H. . . . . 15, 16  
 Puig, H. . . . . 264, 286  
 Putz, F. E. . . . . 46

— R —

Rambal, S. . . . . 293  
 Ranson, K. J. . . 275, 284, 286, 295  
 Rastetter, E. B. . . . . 239  
 Rathbun, S. L. . . . . 166, 313  
 Rennolls, K. . . . . 17  
 Reynolds, J. F. . . . . 63  
 Ribbens, E. . . . . 233, 262, 300  
 Riéra, B. . . . . 264, 266, 272, 286  
 Ripley, B. D. . 49, 59, 85, 99, 152,  
 179, 313, 315  
 Ritchie, M. W. . . 6, 158, 238, 239,  
 241, 297  
 Rosen, A. E. . . . . 275  
 Ruimy, A. . . . . 17  
 Runkle, J. R. . . 266, 273, 276, 286  
 Running, S. W. 229, 275, 295, 296  
 Rupé, C. . . . . 262  
 Rust, B. . . . . 239  
 Rustagi, K. P. . . . . 60

— S —

Sabatier, D. . . . . 286  
 Saponara, J. . . . . 233, 262, 300  
 Saporta, G. . . . . 29, 257, 321  
 Sarukhán, J. . . . . 268, 276  
 Saugier, B. . . . . 17  
 Schäfer, H. 38, 275, 278, 287, 290,  
 293, 295, 296

- Scheiner, S. M. . . . . 264, 266, 276  
 Schimel, J. P. . . . . 192  
 Schlesinger, R. C. . . . . 299  
 Schmitt, L. . . . . 10  
 Schupp, E. W. . . . . 268, 276  
 Scott, D. W. . . . . 152  
 Sébastien, B. . . . . 85  
 Sekretenko, O. P. . . . . 313  
 Shao, G. . . . . 274  
 Shinozaki, K. . . . . 17  
 Shugart, H. H. 3, 4, 6, 8, 15, 18, 20,  
 40, 70, 229, 246, 252, 253,  
 259, 260, 262, 265, 273–276,  
 278, 281, 283–287, 289, 290,  
 292–296, 299  
 Sibson, R. . . . . 73  
 Sievänen, R. . . . . 15, 16  
 Silander, J. A. . . . . 233, 262, 300  
 Sinoquet, H. . . . . 262  
 Smith, A. P. . . . . 67, 266  
 Smith, D. L. . . . . 2  
 Smith, J. A. . . . 275, 284, 286, 295  
 Smith, J. B. . . . . 70  
 Smith, T. M. . . . . 2, 3,  
 79, 262, 268, 269, 271, 273–  
 276, 288–290, 292, 293, 295,  
 296  
 Solé, R. V. . . . . 223, 295  
 Solomon, A. M. 15, 274–276, 283,  
 284, 288, 292  
 Somers, G. L. . . 231, 257, 258, 297  
 Sorrensen-Cothorn, K. A. . . . 179  
 Souter, R. A. . . . . 297  
 Spies, T. A. . . . . 266, 268, 286  
 Sprugel, D. G. . . . . 179  
 Squiers, E. R. . . . . 62  
 Stage, A. R. . . . . 261  
 Stansfield, W. F. . . . . 158, 297  
 Sterba, H. . . . . 249  
 Sterck, F. J. . . . . 67, 296  
 Stevens, W. L. . . . . 72  
 Stoyan, D. . . . . 50, 86, 170, 313,  
 315–320, 336  
 Stoyan, H. . 86, 170, 313, 315–320,  
 336  
 Strachan, I. B. . . . . 67  
 Strauss, W. A. . . . . 136  
 Strub, M. R. . . . . 297  
 Sugihara, K. . . . . 73  
 Suzuki, T. . . 8, 166, 173, 253, 258,  
 304  
 Swaine, M. D. . . . . 266, 268  
 Sykes, M. T. 16, 40, 262, 275, 288,  
 292
- T –
- Talkarri, A. . . . . 283  
 Tang, S. . . . . 158, 297  
 Tappeiner, J. C. . . . . 262  
 Taylor, H. M. . . . . 227  
 Ter-Mikaelian, M. T. . . . . 7, 13  
 Teukolsky, S. A. . . . . 148, 149  
 Tilman, D. . . . . 223  
 Tomassone, R. . . . . 30  
 Tomé, M. . . . . 262  
 Tomlinson, P. B. . 7, 264, 265, 270  
 Traissac, S. . . . . 10, 48, 65  
 Trichon, V. . . . . 10  
 Trost, N. . . . . 295, 296  
 Turnbull, K. J. . . . . 260, 273
- U –
- Uchmański, J. . . . . 2  
 Uhl, C. . . . . 266–268, 276, 286  
 Umemura, T. . . . 8, 166, 173, 253,  
 258, 304  
 Upton, G. . . . . 109, 313  
 Urban, D. L. . . . . 3, 4, 8, 15, 70,  
 79, 252, 265, 271, 274–276,  
 284, 286, 289, 290, 293–296,  
 299  
 Usher, M. B. . . . . 252, 268

## – V –

Väisänen, H. .... 295  
 van Daalen, J. C. .... 274  
 van Groenendael, J. .... 251  
 van Hees, A. F. M. ... 15, 275, 276,  
 284, 285, 288, 289, 293  
 van Hulst, R. ... 252, 253, 268–270  
 Vanclay, J. K. .... 2,  
 6, 221, 223, 246, 249, 259,  
 260, 273, 280, 287, 288, 298,  
 302  
 Veblen, T. T. .... 268, 272  
 Veit, R. R. .... 234, 259  
 Venables, W. N. ... 59, 99, 152, 179  
 Vester, H. F. M. .... 67  
 Vetterling, W. T. .... 148, 149

## – W –

Waldrop, T. A. .... 15, 274  
 Wallis, J. R. .... 15, 18, 20,  
 40, 262, 274–276, 278, 281,  
 283, 284  
 Wang, Y. .... 158, 297  
 Wan Razali, B. W. M. .... 60  
 Ware, K. D. .... 297  
 Watts, D. G. .... 36  
 Watts, M. .... 297  
 Wein, R. W. .... 274  
 Weinstein, D. A. .... 8, 253, 265  
 Weishampel, J. F. .... 15, 70  
 Wells, K. F. .... 67, 296  
 Wennergren, U. .... 251  
 Wensel, L. C. .... 261  
 West, D. C. .... 15, 18,  
 20, 262, 274, 275, 278, 281,  
 283, 284, 289  
 West, P. W. .... 67, 296  
 Whitmore, T. C. .... 265–272  
 Williams, D. L. 275, 284, 286, 295  
 Wilson, W. G. ... 8, 124, 233, 299  
 Wissel, C. .... 294

Wood, G. R. .... 60, 297  
 Woollons, R. C. .... 60, 297  
 Wykoff, W. R. .... 261  
 Wyszomirski, T. ... 8, 166, 179, 253,  
 258, 304

## – Y –

Yoda, K. .... 17  
 Yokozawa, M. .... 8, 173, 254, 258

## – Z –

Zeide, B. .... 21, 229, 259  
 Zhang, L. .... 158, 297

# Index général

## – A –

accroissement  
  déterministe .....257  
  stochastique .....257  
agrégation ...5, 79, 123, 155, 172,  
  233, 234, 238, 298, 310  
  approximative .....239  
  parfaite .....6, 155, 172, 239  
  temporelle .....245  
allométrie .....20, 279–281, 303  
anabolisme .....260, 263, 278  
angélique .177, 182, 211, 213, 222  
approximation du champ moyen 8,  
  63, 125, 127, 135, 159, 230,  
  293, 300, 310  
arrondi de mesure .....26, 28  
attraction .....106, 110  
attributs fonctionnels de plante 288  
autocorrélation spatiale ..81, 316,  
  334  
automate cellulaire .....294

## – B –

Beer-Lambert (loi d'absorption) 18,  
  282  
bosquet .....69  
  diversité .....79  
  nombre de .....75, 88  
  surface moyenne .....75, 120  
  variables d'état .....78  
bottom-up ...*voir* réductionnisme  
branching process . *voir* processus  
  de ramification

bruit blanc .....165

## – C –

catabolisme .....260, 263, 278  
chablis .....266, 272, 292  
chaîne de Markov ..218, 221, 252,  
  253  
classification (des modèles de dy-  
  namique forestière) ..246,  
  248  
compétition  
  dissymétrique ...64, 173, 281,  
  283  
  pour la lumière .7, 13, 17, 63,  
  65, 66, 121, 132, 173, 179,  
  235, 254, 263, 268, 269, 277,  
  281, 303  
  pour les ressources du sol .64,  
  277, 283  
  symétrique .....64, 235, 283  
condition aux limites .....136  
  de Dirichlet .....136, 148  
corrélation spatiale ...86, 89, 101,  
  104, 114, 120, 316  
  négative ...105, 106, 112, 121,  
  316  
  positive ....105, 106, 110, 316  
coupes d'exploitation ....209, 212  
courbe de croissance .....259  
  de Richards-Chapman ....260  
  de von Bertalanffy .....260  
  logistique .....256, 260  
covariogramme .....85, 104, 331

- croissance libre 176, 179, 261, 263,  
277–279, 281
- cycle sylvigénétique ... 7, 79, 265,  
266, 269
- **D** –
- découpage en bosquets .... 71, 72,  
115, 230, 234, 236, 289
- densité de Janossy ..... 336
- densité produit croisée de second  
ordre ..... 317
- densité produit de second ordre 86,  
169, 315, 316
- désagrégation ..... 158
- diamètre minimum d'exploitation 1,  
212, 236
- différentielle au sens d'Ito 165, 304
- dissimilarité entre deux découpages  
97
- distribution de Dirac .... 130, 149
- distribution verticale du feuillage 16,  
263, 281
- diversité spécifique ..... 286
- **E** –
- ECEREX ..... 179, 196, 207
- éco-unité ..... 7, 265, 311
- écophysologie 4, 13, 38, 237, 278,  
295
- écotope ..... 265
- effet de bord ..... 41, 73, 178
- effet démographique stochastique 176,  
220
- équation  
d'état ..... 277, 279  
de Chapman-Kolmogorov 218,  
253  
de Liouville .... 124, 125, 128,  
302, 304, 311  
de Mitscherlich ..... 280  
des moments 8, 167, 230, 256,  
259, 308, 311
- différentielle stochastique d'Ito  
*voir* différentielle au sens d'Ito
- maîtresse ..... 253, 305
- équation aux dérivées partielles 138,  
142, 216, 259, 302
- de Fokker-Planck .8, 165, 229,  
253, 258, 304, 311
- de transport 24, 124, 128, 136,  
138, 139, 146, 151, 156, 165,  
166, 229, 230, 304, 311
- avec puits ..... 253
- solution analytique .... 139
- solution numérique .... 146
- équilibre ..... 269, 270
- ergodicité ..... 168, 255
- erreur d'agrégation ..... 239
- espace des phases .41, 57, 83, 125,  
132, 177
- espèce  
climacique ..... 266, 276, 290
- pionnière .. 164, 213, 266, 272,  
277, 290
- état stationnaire ..... 24, 43, 58,  
66, 139, 142, 146, 151, 152,  
163, 196, 269, 271
- étiquetage aléatoire .86, 101–103,  
106, 114, 317
- **F** –
- flux ..... 129, 191, 195
- fonction de corrélation de paire 170
- fonction  $K$  de Ripley .... 49, 315
- fonction  $K_{12}$  de Ripley ... 50, 102,  
317
- fonction  $K_{mm}$  de Ripley ... 86, 87,  
101, 110, 115, 316, 331
- FORET 18, 262, 276–281, 283, 284,  
287, 289
- FORMIX .. 276–278, 281, 282, 284,  
285, 287, 288, 290

FORSKA ..... 16–18,  
65, 220, 262, 276–278, 280,  
282, 283, 285, 288, 290, 301

– **G** –

gap model *voir* modèle de trouées  
générateur (d'un système dynamique)  
240, 244

graine (d'un découpage) ..... 72  
groupes d'espèces ... 177, 213, 287  
groupes fonctionnels ..... 287

– **H** –

hiérarchie ..... 73  
homogénéité spatiale ... 145, 159,  
171, 172, 263, 264, 309

– **I** –

indépendance des processus margi-  
naux ..... 102, 103, 106,  
317

indicateur d'Ellenberg ..... 284  
indice

de compétition ..... 261, 262  
de Dawkins ..... 180  
foliaire ..... 18

intensité (d'un processus ponctuel)  
50, 256, 314

interactions ... 126, 132, 247, 310  
absentes .. 127, 156, 161, 229,  
253

dépendantes des distances .8,  
125, 157, 161–163, 229, 248,  
251, 255, 262

indépendantes des distances 8,  
125, 156, 161–163, 230, 248,  
252, 254, 261

– **J** –

JABOWA ... 18, 262, 273, 276–281,  
283, 284, 287, 288

– **L** –

lissage des accroissements diamé-  
triques ..... 26

loi

de Burr ..... 60  
de Weibull ..... 28, 59

– **M** –

matrice

de Leslie ..... 251  
de Usher ..... 24, 181, 251  
markovienne ..... 252

mécanique des fluides ... 124, 128,  
270

mesure de comptage localement fi-  
nie ..... 314,  
315

metapopulation ..... 245, 251

méthode ASH ..... 152, 155, 161

méthode de von Neumann ... 149

méthode des différences finies 146

méthode des moments 8, 172, 173,  
229, 235, 308, 311

modèle ..... 241

additif ..... 59, 99, 179

agrégatif ..... 241

arbre ... 2, 125, 156, 161, 162,  
259, 309

dépendant des distances 133,  
229, 230, 262, 299, 305

en temps continu ..... 259

en temps discret ..... 259

indépendant des distances 133,  
261, 263, 299, 301, 302

sans interactions .8, 25, 134,  
259, 303

champ moyen *voir* modèle avec  
interactions indépendantes  
des distances

de cohorte ... *voir* modèle de  
liste d'arbres

- de distribution ... 3, 125, 136, 161, 162, 173, 250, 258
- densité-dépendant ..... 251
- dépendant des distances 134, 145, 171, 251, 255, 305
- indépendant des distances 135, 142, 251, 254
- sans interactions .. 135, 139, 251–253, 303
- de distribution continue .. 302
  - en temps continu .. 253, 304
  - en temps discret ... 257, 304
- de distribution discrète ... 24, 250, 301
  - en temps continu ..... 252
  - en temps discret ..... 251
- de Gourlet-Fleury (1997) *voir* SELVA
- de liste d'arbres .. 6, 258, 279, 297
- de mosaïque ..... 294
- de peuplement ..... 249, 309
- de réaction-diffusion . 259, 299
- de strates .. 116, 250, 252, 279
- de succession ... 250, 265, 299
- de transfert radiatif ..... 67
- de trouées ..... 6, 13, 69, 134, 234, 262, 295, 296, 299, 302, 311
- de Vincent Favrichon (1995) 10, 123, 164, 175, 181, 188, 190, 195, 196, 199, 203, 208, 211, 223, 236
- démographique ..... 251
- désagrégatif ..... 6, 241, 296
- empirique ..... 261
- fonctionnel ..... 261
- individuel .. *voir* modèle arbre
- matriciel 8, 173, 181, 251, 252, 258, 311
  - réductionniste ..... *voir* réductionnisme
- moment d'ordre 2 .. 166, 172, 256, 308
- mortalité 24, 33, 58, 131, 182, 188, 259, 284
- mosaïque sylvatique .. 7, 263, 265, 271, 277, 293, 302, 311
- mouvement brownien ..... *voir* processus de Wiener
  - **N** –
- niveau arbre ..... 2, 123, 246
- niveau de description . 2, 123, 294
  - changement de ..... 238, 298
  - d'un peuplement .... 246, 310
  - macroscopique ..... 239
  - microscopique ..... 239
- niveau distribution . 2, 3, 123, 246
- niveau global ..... 2, 246
- noyau de lissage ..... 256, 300
  - **O** –
- opérateur
  - d'agrégation . 5, 123, 155, 239, 246, 271, 310
  - d'agrégation active ..... 239
  - d'agrégation passive ..... 239
  - de Perron-Frobenius ..... 257
  - des différences finies ..... 71
  - divergence ..... 128
  - **P** –
- parameter recovery method .. 297
- partage de la croissance 44, 66, 67
- pavage de Voronoï . *voir* polygone de Voronoï
- perturbation ..... 271
- physique statistique .. 6, 125, 233, 238, 301
- pipe theory *voir* théorie des tubes
- point de compensation ..... 282

- point de vue  
 d'Euler .....128, 270  
 de Lagrange .....128, 270
- polygone de Voronoï .. 60, 73, 76,  
 81, 299, 334  
 pondéré .....299
- potentiel .... *voir* croissance libre
- processus  
 booléen .....318  
 de Markov 165, 253, 258, 305,  
 311  
 de Markov à états continus *voir*  
 chaîne de Markov  
 de naissance et de mort ..216,  
 318, 336  
 de ramification .....227  
 de Wiener ..... 165, 220, 304  
 semi-markovien .....252, 299
- processus ponctuel ... 49, 85, 101,  
 166, 171, 313–338  
 avec potentiel d'interaction de  
 paires .....336  
 bimarqué ... 86, 166, 316, 331  
 bivarié .....102, 109, 317  
 de Brown .....107, 109, 112  
 de Neyman-Scott ... 107, 108,  
 115, 329, 338  
 de Poisson . 81, 107, 109, 315,  
 317, 319, 334  
 de répulsion forte ....107, 108  
 dynamique ... 8, 61, 166, 173,  
 230, 259, 305, 318  
 homogène ..256, 308, 314–317  
 isotrope ..... 314–317  
 marginal .....317  
 markovien ..... 8, 336  
 marqué ... 106, 114, 255, 306,  
 309, 315, 316  
 multivarié ..... 256, 309, 316  
 simple ..... 314  
 SSI ..... 107, 115, 331, 338
- stationnaire ... *voir* processus  
 ponctuel homogène  
 temporel ..... *voir* processus  
 ponctuel dynamique  
 univarié .....107
- propriété émergente ..... 2
- **Q** –
- quadrat .....337
- **R** –
- recrutement . 25, 58, 65, 131, 137,  
 183, 191, 259, 273
- réducteur ..... 263, 277  
 additif ..... 261  
 multiplicatif .....261
- réductionnisme ...3, 229, 269, 294
- régénération .....175, 273
- régime transitoire ..... 271
- renormalisation ..... 122
- répartition spatiale 39, 48, 63, 64,  
 66, 167, 171, 235, 276, 314  
 agrégative ... 49, 64, 105, 108,  
 121, 315  
 régulière . 49, 61, 66, 105, 108,  
 121, 162, 315
- répulsion ..... 106, 110
- réseau de neurones ..... 59
- résolution  
 apparente ..... 241  
 fonctionnelle ..... 241
- résumé de la fonction  $K$  de Ripley  
 51, 88
- résumé par une distribution d'une  
 population ponctuelle de taille  
 infinie . 158, 161, 166, 230,  
 308
- **S** –
- schéma  
 de Lax ..... 148  
 de Newton ..... 41, 193

- explicite avec approximation centrée ..... 148
    - explicite avec approximation décentrée à gauche ..... 148
    - implicite ..... 148
  - schéma de Newton ..... 135
  - schéma numérique ..... 146
    - stabilité ..... 149
  - SELVA ..... 10, 54, 55, 59, 64, 123, 164, 187, 188, 223, 235, 236, 262
  - séparation des variables ..... 244
  - série chronologique ..... 61, 67
  - simplexe ..... 79
  - SORTIE ... 173, 233, 254, 262, 300
  - stabilité ..... 271
  - stationnarité ..... *voir* état stationnaire
  - stochasticité
    - démographique ..... 221
    - environnementale ..... 221
  - structure verticale ..... 281
  - substitution ..... 267, 272
  - succession ..... 253, 268
    - holiste .... *voir* succession par réaction
    - par compétition ..... 269
    - par réaction ..... 268
    - secondaire ..... 266
  - système dynamique ..... 238, 240
  - système multi-agents ..... 3
- **T** –
- théorie des tubes ..... 17
  - tore ... 41, 73, 132, 136, 159, 178
  - transfert radiatif ..... 3, 254, 296
  - trouée ..... 263, 265, 266, 277
- **V** –
- variable régionalisée . 85, 101, 331
  - voisinage ..... 18, 21, 61, 84, 85, 99, 100, 120, 121, 127, 132,

188, 215, 247, 248, 256, 261, 301, 305, 306  
 de portée infinie ..... 159, 301  
 Voronoï *voir* polygone de Voronoï

# Notations et abréviations

*Le numéro de page renvoie à la page où la notation est introduite pour la première fois.*

## Abréviations

ASH : « average shifted histogram »  
= méthode non paramétrique d'estimation d'une densité ..... 152

DME : diamètre minimal d'exploitation ..... 1

EDP : équation aux dérivées partielles  
8

SSI : « simple sequential inhibition »  
= processus ponctuel qui génère des répartitions régulières .. 107

## Notations symboliques

\* : en indice, indique qu'une variable est relative à un modèle avec interactions indépendantes des distances ..... 124

$\emptyset$  : en indice, indique qu'une variable est relative à un modèle sans interactions ..... 124

## Notations grecques

$\alpha$  : opérateur d'agrégation .... 155

$\alpha$  : paramètre de la loi de Weibull qui décrit l'accroissement diamétrique (p.30), ou plus généralement paramètre d'une relation

$\alpha_0, \alpha_1$  : coefficients de la relation linéaire entre  $\alpha$  et  $L$  ..... 30

$\beta$  : paramètre de la loi de Weibull qui décrit l'accroissement diamétrique (p.30), ou plus généralement paramètre d'une relation

$\beta_0, \beta_1$  : coefficients de la relation linéaire entre  $\beta$  et  $D$  ..... 32

$\Gamma$  : fonction gamma ( $\Gamma(x) = \int_0^\infty u^{x-1} e^{-u} du$ )  
30

$\gamma$  : gain potentiel annuel en volume par unité de surface terrière (cf.  $g$ ) ..... 23

$\Delta$  : opérateur des différences finies (exemple  $\Delta D$ ), ou indicateur d'une quantité infinitésimale (exemple  $\Delta \mathbf{q}$ ) ..... 71

$\delta$  : distribution de Dirac ..... 18

$\zeta$  : hauteur d'un arbre à une date fixée, lorsque l'on calcule les trajectoires individuelles ..... 139

$\eta$  : distribution des hauteurs des arbres recrutés ..... 137

$\Theta$  : ensemble de paramètres non précisé ..... 61

- $\theta$  : taux de respiration et d'entretien du bois vivant (cf.  $q$ ) ..... 23
- $\vartheta$  : voisinage d'un arbre = ensemble des arbres qui interagissent avec l'arbre sujet (p.84). En indice, indique qu'une variable est relative à un modèle avec interactions dépendantes des distances (p.124)
- $\kappa$  : taux de croissance à l'origine de la hauteur par rapport au diamètre ..... 24
- $\lambda$  : densité du peuplement ( $= N/\nu(\mathcal{A})$ ; p.49) ou intensité d'un processus ponctuel (p.167)
- $\mu$  : paramètre d'une loi exponentielle décrivant la distribution diamétrique ..... 33
- $\nu$  : mesure de Lebesgue sur la tribu borélienne de  $\mathbb{R}^2$  (ainsi  $\nu(\mathcal{A})$  est la surface de la parcelle) ou, en raccourci, aire d'une surface . 18
- $\Xi$  : opérateur associant à une distribution  $f$  la solution stationnaire de l'équation de transport après avoir fixé la distribution à  $f$  dans l'expression de  $L$  ..... 142
- $\xi$  : diamètre d'un arbre à une date fixée, lorsque l'on calcule les trajectoires individuelles ..... 139
- $\varpi$  : part de la croissance en volume assignée à la croissance en diamètre ..... 44
- $\rho$  : rapport rayon du houppier sur diamètre ..... 21
- $\rho(r)$  : densité produit de second ordre d'un processus ponctuel ..... 86
- $\rho_{mm}(r)$  : densité produit de second ordre d'un processus ponctuel bi-marqué ..... 86
- $\sigma$  : distribution verticale qui décrit le profil du houppier ..... 16
- $\tau$  : temps nécessaire à un arbre pour atteindre un diamètre fixé ou plus généralement indique le temps (comme  $t$ ) ..... 139
- $\Upsilon$  : relation nombre de bosquets / diamètre seuil ..... 75
- $\phi, \varphi, \psi$  : indiquent l'existence d'une relation fonctionnelle non précisée
- $\chi$  : hauteur initiale d'un arbre qui a atteint un diamètre et une hauteur donnés ..... 139
- $\omega$  : surface d'intersection de deux disques 21

### Notations latines

- $\mathcal{A}$  : domaine spatial de la parcelle ( $\subset \mathbb{R}^2$ ) ..... 41
- $A$  : matrice de Usher ou matrice markovienne ..... 181
- $a$  : vitesse de croissance en diamètre ( $= dD/dt$ ) ou plus généralement vitesse de croissance d'une grandeur quelconque ..... 24
- $\mathbf{a}$  : écart-type de l'accroissement diamétrique annuel ..... 165
- $\mathcal{B}$  : loi binomiale ..... 301
- $B$  : surface terrière (d'un arbre ou d'une placette) ..... 78
- $b$  : vitesse de croissance en hauteur ( $= dH/dt$ ) ou plus généralement

- vitesse de croissance d'une grandeur quelconque ..... 42
- $\mathfrak{b}$ : écart-type de l'accroissement en hauteur annuel ..... 165
- $C$ : coefficient de proportionnalité de la relation d'allométrie entre  $La$  et  $D$  ..... 20
- $C(r)$ : covariogramme ..... 85
- $c, \bar{c}$ : moment d'ordre 2 d'un processus ponctuel ..... 167
- $\mathcal{D}$ : domaine de variation des diamètres des arbres ( $= [D_{\min}, D_{\max}]$ ) ..... 132
- $D$  ou  $x$ : diamètre d'un arbre ... 16
- $D_c$ : diamètre auquel la variable d'interaction moyenne  $L_{\varnothing}$  est divisée par  $e$  ..... 33
- $D_{\min}, D_{\max}$ : diamètre minimum ou maximum des arbres ..... 39
- $d$ : en indice, indique qu'une variable est relative à un modèle de distribution ..... 124;
- $d$ : indice de distance ou de dissimilarité ..... 73
- $\mathcal{E}_0$ : état stationnaire du peuplement ..... 43
- $\mathcal{F}$ : espace des phases d'un arbre ( $= \mathcal{G} \times \mathcal{A}$  pour un modèle dépendant des distances,  $= \mathcal{G}$  pour un modèle indépendant des distances) ..... 126
- $f$ : distribution des variables d'état des arbres,  $\in C^1(\mathcal{F})$  (noté aussi  $f_{\vartheta}$  pour un modèle dépendant des distances,  $f_*$  pour un modèle indépendant des distances,  $f_{\varnothing}$  pour un modèle sans interactions) ..... 24
- $\mathcal{G}$ : espace des phases des variables d'état continues d'un arbre, autres que les variables d'espace .. 126
- $g$ : gain potentiel annuel en volume par unité de surface foliaire (cf.  $\gamma$ ) ..... 17
- $\mathcal{H}$ : domaine de variation des hauteurs des arbres ( $= [H_{\min}, H_{\max}]$ ) ..... 132
- $H$  ou  $y$ : hauteur d'un arbre .... 16
- $H_{\text{fût}}$ : hauteur du fût d'un arbre ..... 16
- $H_{\min}, H_{\max}$ : hauteur minimale ou maximale des arbres ..... 132
- $h$ : hauteur moyenne des arbres recrutés ..... 138
- $\mathfrak{h}$ : écart-type de la hauteur des arbres recrutés ..... 138
- $\mathbf{I}$ : fonction indicatrice d'une proposition ( $\mathbf{I}(p) = 1$  si la proposition  $p$  est vraie,  $= 0$  sinon) ..... 20
- $I$ : intensité lumineuse ..... 17
- $i$ : en indice, indique qu'une variable est relative à un modèle individuel ..... 124
- $\mathbf{J}$ : flux d'individus lié à la croissance ( $= f\mathbf{v}$ ) ..... 128
- $k$ : coefficient d'extinction de la lumière à travers le feuillage (loi de Beer-Lambert) ..... 18
- $K$ : fonction  $K$  de Ripley pour un processus ponctuel ..... 49
- $K_{12}$ : fonction d'interaction  $K$  de Ripley pour un processus ponctuel bivarié ..... 49
- $K_{mm}$ : fonction  $K$  de Ripley pour un processus ponctuel bimarqué ..... 86

- $\mathcal{L}$  : champ tridimensionnel d'où est issu  $L_\vartheta$  en moyennant sur  $\vartheta$  132
- $L$  : variable d'interaction d'un arbre (notée aussi  $L_\vartheta$  pour un modèle dépendant des distances,  $L_*$  pour un modèle indépendant des distances,  $L_\emptyset$  pour un modèle sans interactions, etc.) ..... 22
- $L_0$  : variable d'interaction moyenne des semis ..... 33
- $La$  : surface foliaire ..... 16
- $\ell$  : exposant de la relation allométrique entre  $La$  et  $D =$  dimension fractale du feuillage ..... 20
- LAI : indice foliaire ; LAI( $z$ ) : contribution à l'indice foliaire des arbres de hauteur supérieure à  $z$  ... 18
- $M$  : nombre d'individus qui meurent 220
- $m$  : taux de mortalité ..... 24
- $\mathcal{N}$  : loi normale ..... 304
- $\mathbf{N}$  : vecteur d'effectifs par classes (de diamètre notamment) ..... 181
- $N$  : nombre total d'individus sur une parcelle ..... 16
- $N_i$  : effectif dans une classe (de diamètre par exemple) ..... 181
- $N(x, y, \mathbf{q})$  : mesure de comptage localement finie aléatoire (processus ponctuel) ..... 167
- $N_{mm}$  : processus ponctuel bimarqué 167
- $P$  : nombre de placettes ou nombre de classes ..... 71
- $P(L)$  : réducteur de la compétition pour la lumière ..... 23
- $p$  : courbe de photosynthèse .... 17
- $\mathbf{Q}$  : coordonnées spatiales d'un bosquet ..... 83
- $\mathbf{q}$  : coordonnées spatiales d'un arbre,  $\in \mathcal{A}$  ..... 16
- $q$  : taux de respiration et d'entretien du bois vivant par unité de volume foliaire (cf.  $\theta$ ) ;  $q^*$  : taux de conversion de l'aubier en duramen ..... 17
- $\mathbf{R}$  : vecteurs des effectifs recrutés par classes (de diamètre par exemple) 181
- $R$  : rayon de la couronne d'un arbre 16
- $r$  : taux de recrutement ..... 137
- RED : réducteur d'une fonction de croissance libre ..... 17
- $\mathcal{S}$  : relation hiérarchique entre arbres 74
- $S$  : nombre d'espèces présentes 300
- $s$  : distribution verticale du feuillage (p.16) ou espèce d'un arbre (p.177)
- $T$  : durée ..... 27
- $t$  : le temps ..... 17
- $U$  : noyau ..... 256
- $V$  : volume de bois (d'un arbre ou d'une placette) ..... 44
- $\mathbf{v}$  : vitesse de croissance d'un arbre ( $= d\mathbf{x}/dt$ ) ..... 127
- $W$  : biomasse d'un arbre ou d'une placette ..... 260
- $\mathfrak{W}$  : processus de Wiener = mouvement brownien, ou plus généralement processus temporel stochastique ..... 165

$w$ : proportion de la circonférence d'un cercle à l'intérieur de la zone $\mathcal{A}$ .....	50
$\mathfrak{w}$ : bruit blanc = différentielle au sens d'Ito d'un processus de Wiener, ou plus généralement différentielle au sens d'Ito du processus $\mathfrak{W}$ .....	165
$\mathbf{X}$ : variable aléatoire dont une réalisation est un état $\mathbf{x}$ d'un arbre	129
$X$ : état du peuplement (= $f$ pour un modèle de distribution, = $\{\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N\}$ pour un modèle individuel)	126
$\mathbf{x}$ : état d'un arbre, $\in \mathcal{F}$ (noté aussi $\mathbf{x}_\varnothing$ pour un modèle dépendant des distances, $\mathbf{x}_*$ pour un modèle indépendant des distances, $\mathbf{x}_\emptyset$ pour un modèle sans interactions)	78
$x$ : diamètre (= $D$ ) .....	33
$Y$ : effectif d'arbres dans une placette, ou facteur d'expansion d'un état individuel, ou effectif dans une classe .....	78
$y$ : hauteur (= $H$ ) .....	132
$z$ : altitude .....	16