HAL
open science

# Modélisation de la dynamique de forêts naturelles tropicales : quel niveau de description?

Nicolas Picard

**To cite this version:**

Nicolas Picard. Modélisation de la dynamique de forêts naturelles tropicales : quel niveau de description?. Ecologie, Environnement. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2007. tel-00179281

**HAL Id: tel-00179281**

**https://theses.hal.science/tel-00179281v1**

Submitted on 15 Oct 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.

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

# MÉMOIRE DE SYNTHÈSE

en vue d'une candidature à une

HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

par

Nicolas PICARD

---

# Modélisation de la dynamique de forêts naturelles tropicales : quel niveau de description ?

---

Soutenue le 12 octobre 2007 devant la commission d'examen :

| | | |
|---|---|---|
| M. | Roger Arditi | Rapporteur |
| M. | Pierre Auger | Examinateur |
| M. | Avner Bar-Hen | Examinateur |
| M. | Joël Chadœuf | Rapporteur |
| M. | Jean-François Dhôte | Rapporteur |
| M. | Doyle McKey | Président |

# Table des matières

Remerciements . . . . . 4

**I Présentation du candidat** **6**

**1 Curriculum vitæ** **7**
1.1 Titres . . . . . 7
1.2 Fonction occupée . . . . . 8
1.3 Formations et enseignements dispensées . . . . . 8
1.4 Participation à des projets . . . . . 9
1.4.1 Interventions dans des projets . . . . . 9
1.4.2 Réponses à des appels d'offres (participant) . . . . . 10
1.5 Divers . . . . . 11

**2 Liste des publications** **12**
2.1 Articles avec facteur d'impact . . . . . 12
2.2 Autres articles . . . . . 15
2.3 Ouvrages et chapitres d'ouvrages . . . . . 16
2.4 Communications orales à des colloques et séminaires . . . . . 18

**3 Encadrement d'étudiants** **22**
3.1 Thèses . . . . . 23
3.2 Stages de DEA et M2 . . . . . 23
3.3 Stages de maîtrise . . . . . 24
3.4 Stages d'écoles d'ingénieurs . . . . . 24
3.5 Comités de thèse . . . . . 25

**II Synthèse des travaux de recherche et perspectives** **26**

**Introduction : vers des modèles de dynamique forestière de plus en plus fins ?** **27**

**1 Le principe de parcimonie** **31**
1.1 Adéquation avec les pratiques des gestionnaires . . . . . 31
1.2 Les modèles de distribution peuvent tester des scénarios d'exploitation . . . . . 33
1.3 Qualité des prédictions . . . . . 34

**2 Agrégation** **37**
2.1 Une question d'espace ? . . . . . 38
2.2 Comment s'affranchir de l'espace . . . . . 42
2.3 Perspectives . . . . . 47

**3 Désagrégation** **50**
3.1 La répartition spatiale, indicatrice des processus de la dynamique ? . . . . . 51
3.2 Le peuplement virtuel . . . . . 52
3.3 Perspectives . . . . . 55

**4 Groupes d'espèces** **56**
4.1 Création de groupes d'espèces . . . . . 57
4.2 Critères pour former des groupes d'espèces . . . . . 61
4.3 Perspectives . . . . . 65

**5 Les modèles de distribution** **67**
5.1 Équations aux dérivées partielles . . . . . 68
5.2 Modèles matriciels . . . . . 71
5.3 EDP et modèles matriciels . . . . . 76

**Conclusion : et à présent ?** **79**

**Bibliographie** **81**

# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury, Messieurs Roger Arditi, Pierre Auger, Avner Bar-Hen, Joël Chadœuf, Jean-François Dhôte et Doyle McKey, qui ont accepté de se pencher sur ce travail. Je remercie plus particulièrement les trois rapporteurs pour le temps qu'ils ont bien voulu consacrer pour éplucher le mémoire. Un grand merci également à Jean-Dominique Lebreton et Claude Millier qui m'ont aidé et soutenu dans cette démarche de candidature à la HDR.

Les idées développées dans la suite de ce mémoire résultent d'un travail d'équipe depuis dix ans. Elles ont émergé, disparu, été reprises, oubliées, mélangées, étirées, malaxées au fil des discussions avec les uns et les autres. Je tiens ainsi à remercier ici tous ceux avec qui j'ai pu travailler pendant ces dix années.

Un merci tout spécial à Avner Bar-Hen qui, au delà de ces discussions, m'a initié aux ficelles du métier. Accessoirement, c'est aussi lui qui m'a poussé vers cette candidature à la HDR. Et je n'oublierai pas la lecture du *Monde Diplomatique* sous le soleil des tropiques.

Un grand merci à mes collègues de laboratoire qui, au fil des restructurations du Cirad, s'est métamorphosé d'unité de biométrie en programme forêts naturelles, puis en UPR « dynamique des forêts naturelles ». En particulier merci à Sylvie Gourlet-Fleury, dont la passion pour l'étude des forêts tropicales humides (et le soutien indirect aux producteurs de café) a été contagieusement stimulante. Merci à Hélène Dessard et Frédéric Mortier pour les discussions plus statistiques. J'espère encore pouvoir résister un temps aux modèles génétiques hiérarchiques bayésiens.

Merci aux « maliens », Moussa Ballo, Didier Bazile, Fadiala Dembélé, Dalla Diarisso, Denis Gautier, Moussa Karembé, Yves Nouvellet, Bruno Rapidel, pour la bonne ambiance bamakoise et pour tout ce qu'ils m'ont apporté pendant ces quatre années passées avec les forêts sèches.

Merci enfin aux étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer et dont les travaux ont nourri les miens : Anne Ferment, Gaëlle Lahoreau, Haroun Abdoulaye Adam, Katell Guéguen, Nicolas Verzelen, Mélanie Zetlaoui et Pierrette Chagneau.

Je dois beaucoup à Alain Franc, qui depuis le départ a été derrière moi dans mes activités scientifiques. Nous avons eu tellement de discussions à bâtons rompus sur certains sujets de recherche que je suis incapable aujourd'hui, pour ce qui concerne ces sujets, de faire la part entre ses idées et les miennes.

J'espère que Khadija, Ines, Maya et Erwan ne me tiendront pas rigueur du temps passé le soir et les week-ends derrière l'écran d'ordinateur plutôt

qu'avec eux. Ce sont bien eux mon premier soutien.

# Première partie

# Présentation du candidat

# 1
# Curriculum vitæ

Nicolas PICARD
Né le 15 juillet 1972 à Poitiers
Nationalité française
Marié, trois enfants

59, rue du vieux Prades
34 730 Prades le Lez
Tél. : 04 67 59 11 93

Cirad, département forêts
Campus de Baillarguet, TA 10/D
34 398 Montpellier Cedex 5
Tél. : 04 67 59 39 39
Fax : 04 67 59 37 33
Mél : nicolas.picard@cirad.fr

## 1.1 Titres

**jan. 1997–déc. 1999** **Thèse de doctorat** de l'École Nationale du Génie Rurale des Eaux et Forêts (ENGREF), intitulée "Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière – Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française"
*Directeur de thèse* : Alain Franc (ENGREF). Laboratoire d'accueil : unité de recherche biométrie du département forêts du Cirad

| | |
|---|---|
| **1996** | Diplôme d'**ingénieur de l'ENGREF** |
| **1996** | **DEA** d'écologie générale de l'université Paris 6 |
| **1994** | Diplôme d'**ingénieur de l'École Polytechnique** |

## 1.2 Fonction occupée

| | |
|---|---|
| **Depuis déc. 1999** | **Chercheur** au Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (Cirad), département forêts, UPR n° 37 "Dynamique des forêts naturelles" (Dir. S. Gourlet-Fleury)<br>Affectations à Montpellier (déc. 1999–oct. 2000 et depuis jan. 2005) et à Bamako, Mali (oct. 2000–déc. 2004) |

## 1.3 Formations et enseignements dispensées

1. Production et potentialités des peuplements forestiers. Cours (2 h) et TD (1 h) pour le module dendrométrie de la formation en foresterie rurale et tropicale de l'ENGREF, dispensé le 23 mars 2005.
2. Tarifs de cubage et tarifs de biomasse. Cours (2 h) et TD (1 h) pour le module dendrométrie de la formation en foresterie rurale et tropicale de l'ENGREF, dispensé le 22 mars 2005 et le 31 mars 2006.
3. Analyse de données environnementales : méthodes de base en statistiques. Formation d'une semaine (novembre 2004) dispensée au CRRA de l'Institut d'Économie Rurale à Sotuba, Mali.
4. Quelle analyse statistique pour quelle question ? Cours de 4 h dispensé au DEA de gestion durable des ressources naturelles, université de Bamako, Bamako, Mali, septembre 2004.
5. Analyse de données environnementales : méthodes de base en statistiques. Formation d'une semaine (3–11 juillet 2004) dispensée au CRRA de l'Institut d'Économie Rurale à Gao dans le cadre du Desert Margin Program. Working paper DMP-CIRAD-04/2, juillet 2004, 276 p.

## 1.4 Participation à des projets

### 1.4.1 Interventions dans des projets

1. Fonds de solidarité prioritaire (FSP) mobilisateur Forinfo (Formation et recherche pour l'appui au développement durable du secteur forêt-environnement en Afrique Centrale) : mission d'appui au dispositif expérimental de M'Baïki en République Centrafricaine (9-18 juin 2006).
2. Projet de développement rural participatif dans le moyen Atlas central, Khénifra, Maroc : définition d'une méthode d'inventaire forestier.

   *Rapport technique* : N. Picard (2006) Méthode d'inventaire forestier, Projet de développement rural participatif dans le moyen Atlas central (projet Khénifra), 43 p.
3. Projet RFO6 « Mise au point d'une méthode fiable d'estimation de la productivité des formations arborées et arbustives au Mali » sur financement FSP (depuis juillet 2003). Chef de projet : Saidou Ouattara, Institut d'Économie Rurale. Responsable côté Cirad : Nicolas Picard.

   *Publications* : N. Picard *et al.* (2006a,b 2005a,b 2004a,b).

   *Rapport technique* : D. Diarisso, H. Yossi, M. L. Sylla, M. Ballo, M. Karembé, N. Picard, P. Birnbaum, S. Ouattara (2005) Projet RFO6, rapport d'état d'avancement, novembre 2005. 164 p.
4. PREDAS (Programme Régional de promotion des Énergies Domestiques et Alternatives au Sahel) : écriture d'un guide sur l'inventaire forestier et relecture d'un guide sur l'aménagement forestier villageois.

   *Rapport technique* : M. L. Sylla, N. Picard (2006) Guide méthodologique des évaluations rapides de bois énergie. PREDAS, CILSS, Ouagadougou, Burkina Faso. 90 p.
5. Desert Margins Program : élaboration et réalisation d'un module de formation en statistiques d'une semaine (juillet 2004).

   *Rapport technique* : N. Picard (2004) Analyse de données environnementales : méthodes de base en statistiques. Working paper DMP-CIRAD-04/2, Cirad, Bamako, Mali. 276 p.
6. Action CSFD n° 23, « Pour une gestion viable des ressources ligneuses péri-urbaines : analyse et modélisation des impacts des règles et des pratiques coutumières sur divers milieux naturels sahéliens et sahélo-soudaniens au Niger et au Mali » : appui aux chercheurs (2000-2003).
7. Action CSFD n° 57, « Impact des pratiques humaines sur la concertation et la gestion *in situ* des ressources génétiques forestières : cas d'*Acacia tortilis raddiana* et de *Balanites aegyptiaca* » : appui aux chercheurs (2000-2002).

8. Action CSFD n° 69, « Étude des conséquences des modalités dŠutilisation des terres en zone aride sur la dégradation des milieux physiques et biologiques au Mali » : appui aux chercheurs, définition d'un protocole de mesures.

   *Publication* : F. Dembélé, N. Picard, M. Karembé, P. Birnbaum (2006).

9. Projet INCO–DC n° IC18980261 (FP4), « Gestion améliorée des parcs agroforestiers de l'Afrique sub-saharienne » : appui aux chercheurs (2000-2002).

   *Publications* : B.A. Kelly, J.M. Bouvet, N. Picard (2004) ; H. Sanou, N. Picard, P.N. Lovett, M. Dembélé, A. Korbo, D. Diarisso, J.M. Bouvet (in press).

10. Action incitative ciblée de la direction scientifique du Cirad dans le champ disciplinaire mathématiques et informatique appliquées, « Équations aux dérivées partielles en modélisation forestière » (novembre 1998) : co-responsable avec Avner Bar-Hen.

11. Programme de recherche sur les forêts hétérogènes, tâches 3.1 et 3.2, GIP ECOFOR, 1996-1999. Coordonnateur : Alain Franc.

    *Publication* : A. Franc, S. Gourlet-Fleury, N. Picard (2000).

### 1.4.2 Réponses à des appels d'offres (participant)

1. FSP mobilisateur Forinfo : proposition d'un projet intitulé « Parcelles permanentes dans les forêts du bassin du Congo : quel dispositif de mise en place ? », octobre 2005.
2. Projet « Appui régional ENEF / ERAIFT » (École Nationale des Eaux et Forêts du Gabon) : proposition d'un module de formation de 60 h sur l'analyse de données, février 2005.
3. « Simuler des peuplements forestiers complexes réalistes (SIMPEUFOR) ». Réponse à l'appel d'offres du Programme National / ACI « ECCO » Écosphère continentale : processus et modélisation, première phase, novembre 2004. Responsable du projet : François Goreaud, Cemagref.
4. « Gestion durable des ressources ligneuses en zones sahélienne et soudanaise ». Réponse à l'appel d'offres « Pôles dŠexcellence régionaux en formation et en recherche du sud » de l'AUF (Agence universitaire de la Francophonie), avril 2003. Responsable du projet : Malick L. Sylla, IPR/IFRA de Katibougou.
5. « Diversité floristique, pressions anthropiques et climatiques au Mali : une synergie séculaire ». Réponse à l'appel d'offres « Biodiversité et

changement global » de l'IFB (Institut Français de la Biodiversité), avril 2003. Responsable du projet : Philippe Birnbaum, Cirad.

6. « Diversité floristique, pressions anthropiques et climatiques au Mali : une synergie séculaire ». Réponse à l'appel d'offres « Dynamique de la biodiversité et modalités d'accès aux milieux et aux ressources » de l'IFB, octobre 2002. Responsable du projet : Philippe Birnbaum, Cirad.
7. « Assigning trees to functional groups to facilitate sustainable utilization and restoration of African rain forest ecosystems (ECOFORA) ». Réponse à l'appel d'offres FP6-2002-INCO-DEV-1 de l'Union Européenne (FP6), sous la forme d'un STREP, septembre 2003.
8. « WOOD'S POP ». Réponse à l'appel d'offres INCO-A4-2001 de l'Union Européenne (FP5), septembre 2001.
9. « Écosystèmes protégés en Afrique sahélienne (ECOPAS)- parc W. » Réponse à l'appel d'offre pour le volet recherche (financement FED), 2000.

## 1.5 Divers

- Relecteur pour les revues suivantes : *Biometrics* (1 article), *Bois et Forêts des Tropiques* (7 articles), *Ecological Complexity* (1 article), *Forest Ecology and Management* (2 articles), *Journal of Ecology* (1 article), et pour un colloque (journée Ager-Mia, 31 août 2000, Cirad, Montpellier).
- Membre du comité organisateur et du comité scientifique de l'atelier « Estimation de la biomasse et de la productivité des formations forestières en zone sèche », 19–27 octobre 2005, Bamako, Mali, conjointement organisé par l'Institut d'Économie Rurale, le CIFOR et le CIRAD.
- Membre du jury de recrutement d'un mathématicien spécialisé en recherche opérationnelle pour un poste de post-doctorant au département forêts du Cirad (appel à candidature n° 741).

# 2
# Liste des publications

Les listes sont données par ordre chronologique.

## 2.1 Articles avec facteur d'impact

Un résumé des articles avec facteur d'impact est donné dans le tableau 2.1.

1. Nicolas Verzelen, *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury. Approximating spatial interactions in a model of forest dynamics as a means of understanding spatial patterns. *Ecological Complexity*, in press.
2. Mélanie Zetlaoui, *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen. Robustness of the estimators of transition rates for stage-classified matrix models. *Computational Statistics and Data Analysis*, in press.
3. Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard* (2006). Simulation study of dissimilarity between point process. *Computational Statistics*, **21**(3), in press.
4. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen (2006). Estimation of the density of a clustered point pattern using a distance method. *Environmental and Ecological Statistics*, **13**(3), in press.
5. Mélanie Zetlaoui, *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen (2006). Asymptotic distribution of stage-grouped population models. *Mathematical Biosciences*, **200**(1):76–154.
6. Olivier Flores, Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard* (2006). Local disturbance, forest structure and dispersal effects on saplings distributions

TAB. 2.1 – *Résumé des articles avec facteur d'impact. Les données sont d'après l'édition 2004 de l'ISI Web of Knowledge, sauf celles indiquées par une astérisque qui sont d'après l'édition 2005.*

| Journal | Facteur d'impact | Quantile | Catégorie | Nb. | Rang d'auteur |
|---|---|---|---|---|---|
| Math. Biosci. | 1.699 | 12/52 | Math., int. appl. | 1 | 2/3 |
| Ecol. Model. | 1.652 | 41/107 | Ecology | 2 | 1/2, 1/2 |
| Forest Ecol. Manag. | 1.522 | 5/34 | Forestry | 2 | 7/7, 1/3 |
| Genet. Resour. Crop Evol. | 1.461 | 9/50 | Agronomy | 1 | 2/7 |
| Can. J. Forest Res. | 1.446 | 7/34 | Forestry | 1 | 1/3 |
| Ecol. Complex. | 1.409* | 55/112* | Ecology | 1 | 2/3 |
| Ann. Forest Sci. | 1.407 | 8/34 | Forestry | 4 | 3/8, 2/3, 1/2, 2/4 |
| Ecoscience | 1.175 | 60/107 | Ecology | 1 | 1/3 |
| Forest Sci. | 1.107 | 12/34 | Forestry | 2 | 1/3, 1/3 |
| Acta Œcol. | 1.034 | 67/107 | Ecology | 1 | 3/3 |
| Comput. Stat. Data An. | 1.022 | 23/77 | Stat. & prob. | 1 | 2/3 |
| J. Arid. Environ. | 0.722 | 78/107 | Ecology | 1 | 2/4 |
| Agroforest. Syst. | 0.707 | 18/34 | Forestry | 1 | 3/3 |
| Afr. J. Ecol. | 0.416 | 93/107 | Ecology | 1 | 1/7 |
| Appl. Math. Lett. | 0.414 | 118/162 | Math., appl. | 1 | 1/2 |
| Environ. Ecol. Stat. | 0.339 | 63/77 | Stat. & prob. | 1 | 1/2 |
| Comput. Stat. | 0.205 | 73/77 | Stat. & prob. | 1 | 2/2 |
| | | | Total | 23 | |

of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest. *Acta Œcologica*, **29**(2):141-154.

7. Haby Sanou, *Nicolas Picard*, Peter N. Lovett, Mahamadou Dembélé, Adama Korbo, Dalla Diarisso, Jean-Marc Bouvet (2006). Phenotypic variation of agromorphological traits of the shea tree, Vitellaria paradoxa C.F Gaertn, in Mali. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **53**(1):145-161.
8. Fadiala Dembélé, *Nicolas Picard*, Moussa Karembé, Philippe Birnbaum (2006). Tree vegetation patterns along a gradient of human disturbance in the Sahelian area of Mali. *Journal of Arid Environments*, **64**(2):284–297.
9. Sylvie Gourlet-Fleury, Lilian Blanc, *Nicolas Picard*, Plinio Sist, Jan Dick, Robert Nasi, Mike D. Swaine, Eric Forni (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science*, **62**(8):785-796.
10. *Nicolas Picard*, Katell Guéguen, Haroun Abdoulaye, Dalla Diarisso, Moussa Karembé, Philippe Birnbaum, Robert Nasi (2005). Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African Journal of Ecology*, **43**(3):201–207.
11. Sylvie Gourlet-Fleury, Guillaume Cornu, Sébastien Jésel, Hélène Dessard, Jean-Gaël Jourget, Lilian Blanc, *Nicolas Picard* (2005). Using models for predicting recovery and assessing tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management*, **209**(1-2):69-85.
12. *Nicolas Picard*, Amadou M. Kouyaté, Hélène Dessard (2005). Tree density estimation using a distance method in Mali savanna. *Forest Science*, **51**(1):7-18.
13. *Nicolas Picard*, Yves Nouvellet, Malick Ladji Sylla (2004). Relationship between plot size and the variance of the density estimator in West African savannas. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**(10):2018-2026.
14. *Nicolas Picard*, Moussa Karembé, Philippe Birnbaum (2004). Species-area curve and point processes. *Écoscience*, **11**(1), 45-54.
15. Bokary Allaye Kelly, Jean-Marc Bouvet, *Nicolas Picard* (2004). Size class distribution and spatial pattern of *Vitellaria paradoxa* in relation to farmers' practices in Mali. *Agroforestry systems*, **60**(1):3-11.
16. Plinio Sist, *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury (2003). Sustainable cutting cycle and yields in a lowland mixed dipterocarp forest of Borneo. *Annals of Forest Science*, **60**(8):803-814.

17. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen, Yann Guédon (2003). Modelling forest dynamics with a second-order matrix model. *Forest Ecology and Management*, **180**(1-3):389-400.
18. *Nicolas Picard*, Alain Franc (2003). Are ecological groups of species optimal for forest dynamics modelling? *Ecological Modelling*, **163**(3):175-186.
19. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen, Alain Franc (2002). Modeling forest dynamics with a combined matrix/individual-based model. *Forest science*, **48**(4):643-652.
20. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen (2002). La corrélation spatiale entre la surface terrière des arbres et leur accroissement est-elle un bon indicateur de la compétition? *Annals of Forest Science*, **59**(1):41-51.
21. Anne Ferment, *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury, Christopher Baraloto (2001). A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forest Science*, **58**(8):877-891.
22. *Nicolas Picard*, Alain Franc (2001). Aggregation of an individual-based space-dependent model of forest dynamics into distribution-based and space-independent models. *Ecological Modelling*, **145**(1):69-84.
23. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen (2000). Estimation of the envelope of a point set with loose boundaries. *Applied Mathematics Letters*, **13**(7):13-18.

## 2.2 Autres articles

1. *Nicolas Picard*, Laurent Gazull, Vincent Freycon (2006). Finding optimal route for harvesting tree access. *International Journal of Forest Engineering*, **17**(2), in press.
2. *Nicolas Picard*, Moussa Ballo, Fadiala Dembélé, Denis Gautier, Maguette Kaïré, Moussa Karembé, Ali Mahamane, Raphaël Manlay, Daouda Ngom, Mama Ntoupka, Saïdou Ouattara, Patrice Savadogo, Louis Sawadogo, Josiane Seghieri, Daniel Tiveau (2006). Évaluation de la productivité et de la biomasse des savanes sèches africaines : l'apport du collectif SAVAFOR. *Bois et Forêts des Tropiques*, **60**(288):75–80.
3. *Nicolas Picard*, Moussa Ballo, Denis Gautier (2006). Mesure des houppiers d'arbres de savane soudanienne par photogrammétrie. *Bois et Forêts des Tropiques*, **60**(287):71-73.
4. Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard* (2006). Inference of the interactions between two tree species from their spatial distribution. *Revista Brasileira*

*de Estatistica*, **65**(223):61-81.

5. Sylvie Gourlet-Fleury, Guillaume Cornu, Hélène Dessard, *Nicolas Picard*, Plinio Sist (2004). Forest dynamics models for practical management issues. *Bois et Forêts de Tropiques*, **280**(2):41-52.
6. *Nicolas Picard*, Alain Franc (2004). Approximating spatial interactions in a model of forest dynamics. *Forest Biometry, Modelling and Information Sciences*, **1**(4):91-103.
7. Gaëlle Lahoreau, *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury (2002). Grouping species to model forest dynamics: a case study of a forest in the Central African Republic. *Bois et Forêts des Tropiques*, **271**(1):89-100.
8. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen, Alain Franc (2001). Spatial pattern induced by asymmetric competition: a modelling approach. *Natural Resource Modeling*, **14**(1):147-175.
9. *Nicolas Picard* (2000). Dynamique forestière tropicale. Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution. *Bois et Forêts des Tropiques*, **265**(3):73-75.

## 2.3 Ouvrages et chapitres d'ouvrages

1. Denis Gautier, Didier Bazile, *Nicolas Picard* (2006). Interactions between Sahelo-soudanian savannas and parklands in space and time: How it affects biomass and biodiversity in regards to stakeholder strategies. *In*: J. Mistry and A. Berardi (Eds.), *Savannas and Dry Forests: Linking People with Nature*, Ashgate, London, chapitre 9, pp.227-240.
2. Wassim Jaziri, *Nicolas Picard*, Laurent Gazull (2005). Heuristics for building forest roads. *In:* W. L. Filho, J. M. Gomez, C. Rautenstrauch (Eds.), *Second International ICSC Symposium on Information Technologies in Environmental Engineering (ITEE'2005)*, Shaker Verlag, Herzogenrath, pp.57-69.
3. Hélène Dessard, *Nicolas Picard*, Raphaël Pélissier, Frédérique Collinet-Vautier. Spatial patterns of the most abundant tree species (2004). *In*: S. Gourlet Fleury, J.-M. Guehl and O. Laroussinie (Eds.), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*, Elsevier, Paris, Part IV, Chapter 1, pp.177-190.
4. Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard* (2004). Growth behaviour of trees and relationship with some descriptors of the environment. *In*: S. Gourlet Fleury, J.-M. Guehl and O. Laroussinie (Eds.), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a*

*long-term experimental research site in French Guiana*, Elsevier, Paris, Part IV, Chapter 4, pp.229-253.

5. *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury, Vincent Favrichon (2004). Modelling the forest dynamics at Paracou: the contributions of five models. *In*: S. Gourlet Fleury, J.-M. Guehl and O. Laroussinie (Eds.), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*, Elsevier, Paris, Part IV, Chapter 6, pp.281-296.
6. *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury, Plinio Sist (2003). Using process-dependent groups of species to model the dynamics of a tropical rainforest. *In*: A. Amaro, D. Reed and P. Soares (Eds.), *Modelling Forest Systems*, CAB International Publishing, Wallingford, Chapter 21, p.237-248.
7. Sylvie Gourlet-Fleury, Guillaume Cornu, Hélène Dessard, *Nicolas Picard*, Plinio Sist (2002). Forest dynamics models in French Guiana to answer practical forest management issues. *In*: C. Sabogal and J.N.M. Silva (Eds.), *Integrated Management of Neotropical Rain Forests by Industries and Communities: Applying Research Results, Involving Stakeholders and Defining Policy*, CIFOR and Embrapa Amazonia Oriental, Belém, Brazil, p.101-113.
8. Plinio Sist, Jean-Guy Bertault, *Nicolas Picard* (2002). Why minimum diameter cutting alone cannot fit with RIL objectives. *In*: T. Enters, P.B. Durst, G.B. Applegate, P.C.S. Kho and G. Man (Eds.), *Applying Reduced Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management*, FAO, Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand, RAP Publication n° 2002/14, p.65-74.
9. Alain Franc, Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard* (2000). *Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes*. ENGREF, Nancy. 312 p.
10. Alain Franc, *Nicolas Picard* (1999). Aggregation and disaggregation between individual-based and distribution-based models: a case study on Paracou experimental plots, French Guiana. *In*: C. Kleinn and M. Köhl (Eds.), *Long-Term Observations and Research in Forestry*, CATIE, Turrialba, Costa Rica, p.159-175.

## 2.4 Communications orales à des colloques et séminaires

1. Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard*. Étude de distances entre essences forestières basées sur des dissimilarités entre nuages de points. Caractérisation et analyse de l'hétérogénéité dans les systèmes biologiques, XXVI$^{e}$ séminaire de la Société Francophone de Biologie Théorique, Saint-Flour, 18-21 juin 2006.
2. Mélanie Zetlaoui, Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard*. Robustesse des estimateurs des taux de transition d'un modèle matriciel structuré en classes d'état. 38$^{e}$ Journées de Statistique de la Société Française de Statistique, Clamart, 29 mai-2 juin 2006.
3. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen. Estimation de la densité d'un nuage de points par une méthode par distance ; application aux savanes d'Afrique de l'ouest. 38$^{e}$ Journées de Statistique de la Société Française de Statistique, Clamart, 29 mai-2 juin 2006.
4. *Nicolas Picard*. Relation entre des modèles de dynamique forestière tropicale fonctionnant à des niveaux de description différents. Croissance, Amélioration, Qualité des bois, 9$^{e}$ réunion annuelle (CAQ9), Paris, 20-21 mars 2006.
5. *Nicolas Picard*. Le point sur l'évaluation de la biomasse et de la productivité. Atelier « Estimation de la biomasse et de la productivité des formations forestières en zone sèche », Bamako, Mali, 19–27 octobre 2005.
6. Wasim Jaziri, *Nicolas Picard*, Laurent Gazull. Heuristics for building forest roads. *Second International ICSC Symposium on Information Technologies in Environmental Engineering (ITEE'2005)*, Otto von Guericke Universität, Magdeburg, Germany, September 25–27, 2005.
7. Laurent Saint-André, *Nicolas Picard*. Comment faire pour ? Construire des tarifs de cubages, biomasses, minéralomasse. Séminaire biomasse de l'INRA, Nancy, 16 septembre 2005.
8. Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard*, Guillaume Cornu, Hélène Dessard. Forest dynamics modelling for the sustainable management of tropical moist forests. XXII$^{th}$ *IUFRO World Congress*, Brisbane, Australia, 8–13 August 2005.
9. Alain Franc, *Nicolas Picard*. Two examples of (nearly) perfect aggregation in modelling non disturbed tropical rainforests. *90th Annual Meeting of the Ecological Society of America (ESA'05) and IX International Congress of Ecology (INTECOL)*, Montréal, Canada, 7–12 August 2005.

10. *Nicolas Picard*. Simulation de peuplements forestiers (tropicaux) à l'aide de processus ponctuels marqués. Séminaire du vendredi de l'Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM), INRA, Avignon, 29 avril 2005.
11. *Nicolas Picard*. Mise au point d'une méthode d'estimation de la productivité des savanes maliennes. Bilan du projet RFO6 à mi-parcours. Séminaire du jeudi de l'UPR37, CIRAD, Montpellier, 7 avril 2005.
12. *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury, Nicolas Verzelen. Agrégation de modèles de dynamique forestière tropicale. Séminaire du mercredi du CEFE, CEFE, Montpellier, 6 avril 2005.
13. *Nicolas Picard*. Simulation of (tropical) forest stands using marked point processes. Séminaire du groupe spatial de l'INA-PG et de l'université d'Orsay, INA-PG, Paris, 16 mars 2005.
14. Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard*. Étude de distances entre essences forestières basées sur des dissimilarités entre nuages de points. Conférences du groupe de travail maths-bio de l'École Normale Supérieure de Paris, ENS, Paris, 28 février 2005.
15. Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard*. Calcul d'interactions entre espèces forestières à partir de leur distribution spatiale. Séminaire international d'aridoculture et cultures oasiennes. Djerba (Tunisie) November 22-25, 2004. Actes publiés dans un numéro spécial de la *Revue des Régions Arides*, 2004, pp.569-573.
16. Bokary Allaye Kelly, Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard*, Jean-Marc Bouvet. Impact of farmers practices on ecological processes of *Vitellaria paradoxa* (shea tree) in the parkland of southern Mali. *Meeting the Challenge: Silvicultural Research in a Changing World*, IUFRO Division 1 Conference, Montpellier, France, June 14-18, 2004.
17. Sylvie Gourlet-Fleury, Guillaume Cornu, Sébastien Jésel, Hélène Dessard, Jean-Gaël Jourget, Lilian Blanc, *Nicolas Picard*. Using models for predicting recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests. *Meeting the Challenge: Silvicultural Research in a Changing World*, IUFRO Division 1 Conference, Montpellier, France, June 14-18, 2004.
18. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen. Étude de distances entre essences forestières basées sur des dissimilarités entre nuages de points. Séminaire du groupe de travail sur les statistiques spatiales du laboratoire de mathématiques d'Orsay. Paris, INA-PG, 25 novembre 2003.
19. Denis Gautier, Didier Bazile, *Nicolas Picard*, Bernard Mallet. The coevolution of sahelian savanna and parkland: Is it occuring? *Tropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Ecology, Environment and De-*

*velopment*, International Conference, Edinburgh Centre for Tropical Forests, Edinburgh, 14-20 September 2003.

20. Avner Bar-Hen, *Nicolas Picard*, Yann Guédon. Modèles d'Usher d'ordre 2. Réunion du GDR CoReV. Paris, INA-PG, 17 janvier 2002.
21. *Nicolas Picard*, Sylvie Gourlet-Fleury, Plinio Sist. Splitting species groups between model components to model the dynamics of a tropical rainforest. *Reality, Models and Parameter Estimation – The Forestry Scenario*, IUFRO (units 4.01 and 4.11), Instituto Superior de Gestão, and Instituto Superior de Agronomia, Sesimbra, Portugal, 2-5 June 2002.
22. *Nicolas Picard*, Alain Franc. Are ecological groups of species optimal for forest dynamics modelling? *EuroWorkshop Functional Groupings of Tropical Trees: Simplifying Species Complexity as an Aid to Understanding Tropical Forests*, Edinburgh Centre for Tropical Forests, Heriot-Watt University, Edinburgh, UK, December 10-13, 2001.
23. Alain Franc, Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard*. Modelling tropical rainforest dynamics. *Forest Biometry, Modelling and Information Science*, IUFR0 4.11 Conference, University of Greenwich, Greenwich, June 25-29, 2001.
24. Alain Franc, *Nicolas Picard*. Agrégation spatiale et fonctionnelle en forêt tropicale humide : cas de la forêt de Paracou. *Les niveaux d'organisation en biologie : enjeux et perspectives*, XXIe Séminaire de la Société Française de Biologie Théorique, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris, 14-16 juin 2001.
25. Plinio Sist, Jean-Guy Bertault, *Nicolas Picard*. Why minimum diameter cutting alone cannot fit with RIL objectives? *International Conference on the Application of Reduced-Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management*, Kuching, February 26-March 1, 2001, Asia-Pacific Forestry Commission, FAO.
26. Sylvie Gourlet-Fleury, Guillaume Cornu, Hélène Dessard, *Nicolas Picard*, Plinio Sist. Forest dynamics models in French Guiana to answer practical forest management issues. *Integrated Management of Neotropical Rain Forests by Industries and Communities: Applying Research Results, Involving Stakeholders and Defining Policy*. IUFRO International Symposium, Belém, Pará, Brazil, December 4-7, 2000, sponsored by EMBRAPA, CIFOR and CATIE.
27. *Nicolas Picard*, Alain Franc. Deriving functional groups in tropical rainforest with perfect aggregation – Some methods and a case study in french Guiana. *Functional Groups: Concepts and Applications*, Montpellier, 25-26 September 2000, colloque organisé par la Société Française d'Écophysiologie et le Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolu-

tive (CEFE).

28. *Nicolas Picard*, Avner Bar-Hen. Découpage d'une parcelle forestière en placettes indépendantes. XXXII$^e$ *Journées de Statistique*, Société Française de Statistique, Fès, Maroc, 15-19 mai 2000, p.630-632.
29. *Nicolas Picard*. Agrégation en groupes d'espèces. Réunion du GDR CoReV. Paris, INA-PG, 24-25 février 2000.
30. *Nicolas Picard*. Passage d'un modèle arbre avec interactions indépendantes des distances à un modèle de distribution. Réunion du GRD CoReV. Paris, INA-PG, 25-26 novembre 1999.
31. *Nicolas Picard*. Mixing individual and distribution descriptions to model the dynamics of a tropical rain-forest. *Workshop on the Dynamics of Heterogeneous Stands. Dynamics, Structure and Function*. Paris, ECOFOR / ENGREF, September 30-October 1, 1999.
32. Alain Franc, *Nicolas Picard*. Aggregation and desaggregation between individual-based and distribution-based models – A case study on Paracou experimental plots, French Guiana. *Long-Term Observations and Researches in Forestry*, IUFRO - CATIE, Costa Rica, 23-26 février 1999.
33. *Nicolas Picard*, Alain Franc, Avner Bar-Hen. Spatial pattern induced by asymmetric competition: a modelling approach. *Alcalá 1st International Conference on Mathematical Ecology*, Alcalá de Henares, Espagne, 4-8 septembre 1998.
34. *Nicolas Picard*. Modèles de trouées et échelle de modélisation de la dynamique d'un peuplement hétérogène : état de l'art et quelques pistes. Séminaire d'ECOFOR, Seignosse, 2-6 juin 1997.
35. *Nicolas Picard*, Louis Houde. Caractérisation de répartitions bivariées. XXIX$^e$ *Journées de Statistiques*, ASU, Carcassone, 26-30 mai 1997, p.649-652.
36. *Nicolas Picard*. Structuration spatiale des essences forestières. Séminaire Silvolab, Kourou, 24-30 mars 1996.

# 3
# Encadrement d'étudiants

Résumé des encadrements :

- 1 thèse (en cours)
- 3 stages de DEA ou M2 recherche
- 2 stages de maîtrise
- 3 stages d'écoles d'ingénieurs (dont 1 stage de fin d'études)
- 3 comités de thèse

Les durées indiquées entre parenthèses correspondent au temps effectif pendant lequel j'ai encadré l'étudiant, pas forcément à la durée totale du stage lorsqu'il y a co-encadrement. À cela s'ajoutent divers appuis ponctuels à des thésards et stagiaires. Le plus significatif de ces appuis, qui s'est soldé par une publication, a été donné à Olivier Flores, alors en thèse au sein de l'équipe « Dynamique des forêts naturelles » du Cirad. La thèse d'Olivier Flores, intitulée « Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion », était dirigée par Sandra Lavorel avec un co-encadrement de Sylvie Gourlet-Fleury. Elle a été soutenue le 27 octobre 2005 à l'université de Montpellier 2.

*Publication* : Olivier Flores, Sylvie Gourlet-Fleury, *Nicolas Picard* (2006). Local disturbance, forest structure and dispersal effects on saplings distributions of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest. *Acta Œcologica*, **29**(2):141-154.

## 3.1 Thèses

**Mélanie Zetlaoui** (depuis décembre 2003). Sujet : estimation des intervalles de confiance des prédictions des modèles matriciels de dynamique forestière (modèle de Usher et modèle densité-dépendant), induits par la variabilité d'échantillonnage ; amélioration des estimateurs des probabilités de transition de ces modèles (robustesse, biais et variance). Thèse de doctorat de l'université de Paris 11-Orsay, école doctorale de mathématique. Co-direction Avner Bar-Hen (directeur principal) et Nicolas Picard.

*Publication* : Mélanie Zetlaoui, Nicolas Picard & Avner Bar-Hen. Robustness of the estimators of transition rates for stage-classified matrix models. *Computational Statistics and Data Analysis*, in press.

*Acte de colloque* : Mélanie Zetlaoui, Avner Bar-Hen & Nicolas Picard. Robustesse des estimateurs des taux de transition d'un modèle matriciel structuré en classes d'état. 38e Journées de Statistique de la Société Française de Statistique, Clamart, 29 mai-2 juin 2006.

## 3.2 Stages de DEA et M2

**Pierrette Chagneau** (2006, 4 mois). Optimisation sous contraintes spatiales ; application à la mise en place de parcelles permanentes de suivi des forêts tropicales humides. M2 recherche en biostatistiques, université Montpellier 2. Co-encadrement Frédéric Mortier et Nicolas Picard.

Pierrette Chagneau poursuit en thèse à partir de septembre 2006. Sa thèse s'intitule « Prédiction de la répartition spatiale de différents arbres en forêt tropicale humide à l'aide de processus ponctuels hétérogènes » et dépend de l'école doctorale Information, Structures, Systèmes de l'université Montpellier 2, sous la direction de Jean-Noël Bacro avec comme co-encadrants Frédéric Mortier et Nicolas Picard.

**Mélanie Zetlaoui** (2003, 3 mois). Stabilité des modèles d'Usher. DEA de statistiques, université Paris 11-Orsay. Co-encadrement Avner Bar-Hen et Nicolas Picard.

*Publication* : M. Zetlaoui, N. Picard & A. Bar-Hen (2006), Asymptotic distribution of stage-grouped models, *Mathematical Biosciences*, **200**(1):76–89.

**Gaëlle Lahoreau** (2001, 1 mois). Prise en compte de l'espace dans la modélisation de la dynamique herbe / arbre en savane – Étude théorique. DEA d'écologie, INA-PG. Co-encadrement Alain Franc et Nicolas Picard.

Gaëlle Lahoreau a poursuivi avec une thèse de doctorat intitulée « Survie des jeunes arbres en savane : impact du feu et de l'hétérogénéité environnementale » dans le laboratoire de biogéochimie et d'écologie des milieux continentaux de l'École Normale Supérieure de Paris, sous la direction de Jacques Gignoux. Elle a soutenu sa thèse le 16 décembre 2005.

## 3.3 Stages de maîtrise

**Nicolas Verzelen** (2004, 6 mois). Dégradation du modèle SELVA. Stage de maîtrise, École Normale Supérieure de Paris.

*Publication* : N. Verzelen, N. Picard & S. Gourlet-Fleury, Approximating spatial interactions in a model of forest dynamics as a means of understanding spatial patterns, *Ecological Complexity*, in press.

Nicolas Verzelen a poursuivi avec le DEA de statistiques de l'université Paris 11-Orsay et est actuellement inscrit en thèse de doctorat dans cette même université (laboratoire de mathématiques).

**Anne Ferment** (1999, 3 mois). Comparaison de différentes méthodes d'estimation de l'environnement lumineux et de description de la structure de la canopée. Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes, université Paris 11-Orsay. Co-encadrement Sylvie Gourlet-Fleury et Nicolas Picard.

*Publication* : A. Ferment, N. Picard, S. Gourlet-Fleury & C. Baraloto (2001) A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forest Science*, **58**(8):877-891.

Anne Ferment a poursuivi par un DESS et travaille actuellement pour une collectivité territoriale en Champagne.

## 3.4 Stages d'écoles d'ingénieurs

**Haroun Abdoulaye Adam** (2002, 8 mois). Typologie des formations soudaniennes en vue d'une estimation de leur productivité – Cas du plateau de Sokouna. Stage de fin d'études, Institut Polytechnique Rural de Katibougou (IPR/IFRA), Koulikoro, Mali. Co-encadrement Moussa Karembé et Nicolas Picard.

*Publication* : N. Picard, K. Guéguen, H. Abdoulaye, D. Diarisso, M. Karembé, P. Birnbaum, R. Nasi (2005). Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African Journal of Ecology*, **43**(3):201-207.

Haroun Abdoulaye travaille actuellement pour un ONG dans le Darfour tchadien.

**Katell Guéguen** (2002, 4 mois). Approche pédologique de la typologie des savanes soudaniennes en vue d'estimer leur productivité – Cas du terroir de Sokouna. Stage d'initiation à la recherche, École Supérieure d'Ingénieurs et de Techniciens Pour l'Agriculture (ESITPA), Rouen.

*Publication* : N. Picard, K. Guéguen, H. Abdoulaye, D. Diarisso, M. Karembé, P. Birnbaum, R. Nasi (2005). Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African Journal of Ecology*, **43**(3):201-207.

Katell Guéguen termine actuellement ses études à l'ESITPA.

**Gaëlle Lahoreau** (2000, 3 semaines). Modélisation de la dynamique d'un peuplement forestier avec un modèle à compartiments – Dispositif de M'baïki en République Centrafricaine. Stage du module INIP, Institut National Agronomique Paris-Grignon (INA-PG), Paris. Co-encadrement Sylvie Gourlet-Fleury et Nicolas Picard.

*Publication* : G. Lahoreau, N. Picard & S. Gourlet-Fleury (2002). Grouping species to model forest dynamics: a case study of a forest in the Central African Republic. *Bois et Forêts des Tropiques*, **271**(1):89-100.

## 3.5 Comités de thèse

**Matthieu Delcamp.** Sujet : caractérisation et utilisation de groupes fonctionnels d'arbres en forêt tropicale humide pour la prédiction de la dynamique forestière après perturbation ; étude comparée de la réponse de deux écosystèmes forestiers (guyanais et africain). Thèse de doctorat de l'université Montpellier 2. Directeur de thèse : Éric Garnier. Équipe d'acceuil : UPR n°37 du Cirad (Sylvie Gourlet-Fleury).

**Mélanie Zetlaoui.** Cf. ci-dessus.

**Marie-Ange Ngo Bieng** . Sujet : construction d'un modèle de structure permettant de passer de l'échelle de l'individu à celle du peuplement ; application aux peuplements mélangés pin sylvestre-chêne. Thèse de doctorat de l'ENGREF. Directeur de thèse : Jean-François Dhôte. Équipe d'acceuil : équipe LISC du Cemagref (François Goreaud) et équipe FOSFOR du Cemagref (R. Allain).

# Deuxième partie

# Synthèse des travaux de recherche et perspectives

*"En ce temps-là [...] il y avait sur les montagnes de grandes forêts, dont il reste encore aujourd'hui des témoignages visibles. Si, en effet, parmi les montagnes, il en est qui ne nourrissent plus que des abeilles, il n'y a pas bien longtemps qu'on y coupait des arbres propres à couvrir les plus vastes constructions, dont les poutres existent encore. Il y avait aussi beaucoup de grands arbres à fruits et le sol produisait du fourrage à l'infini pour le bétail. Il recueillait aussi les pluies annuelles de Zeus et ne perdait pas comme aujourd'hui l'eau qui s'écoule de la terre dénudée dans la mer."*

Platon, *Critias*, 111c

# Vers des modèles de dynamique forestière de plus en plus fins ?

Il peut y avoir plusieurs raisons de vouloir modéliser la dynamique d'une forêt naturelle tropicale. L'écologue y cherchera des éclairages pour mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème forestier ; le forestier y cherchera un outil pour quantifier la production et la productivité des peuplements ; le bio-mathématicien y cherchera des systèmes dynamiques aux propriétés curieuses et ayant une finalité appliquée. Pour ma part, ce sont principalement les deux dernières raisons qui ont guidé mon travail de recherche depuis 1996. Ayant choisi de travailler au Cirad, la finalité appliquée de mes travaux de recherche reste une priorité. Ces travaux doivent donc être abordés dans l'optique de la gestion des peuplements forestiers tropicaux, qui doit elle-même être replacée au sein des sciences forestières, principalement la dendrométrie (Pardé & Bouchon, 1988), avec son jargon, ses lois et ses techniques propres.

### De la table de production chinoise du 17e siècle pour les peuplements homogènes...

Évaluer la production des peuplements forestiers, c'est-à-dire la quantité de matière (bois, biomasse, feuillage...) produite depuis un instant d'origine, est essentiel pour la gestion durable de ces peuplements. C'est en fonction

de la production que seront raisonnés les prélèvements, de manière à assurer une évolution cyclique stationnaire de la ressource (la période du cycle étant la durée de rotation des forestiers). D'un point de vue économique la rentabilité de la filière en dépend, tandis que d'un point de vue écologique la conservation de l'écosystème forestier en dépend, les deux pouvant être liés *via* les critères de certification du bois. Dans les forêts tempérées, l'évaluation de la production des peuplements par les gestionnaires forestiers est une pratique ancienne : depuis le 17e siècle en Chine et depuis le 18e siècle en Europe centrale selon Stoyan & Penttinen (2000). Les forestiers se sont efforcés depuis longtemps de définir des invariants pour les peuplements homogènes (c'est-à-dire monospécifiques équiennes). Par ordre décroissant de généralité, on trouve ainsi :

- la loi de Eichhorn (1904) qui prédit, dans une zone climatique donnée, la production en fonction de la hauteur dominante du peuplement, indépendamment de la station et de la sylviculture ;
- les courbes de fertilité qui prédisent, dans une zone climatique donnée, la hauteur dominante du peuplement en fonction de son âge et de la station, indépendamment de la sylviculture ;
- les tables de production et diverses relations surface terrière–hauteur dominante ou surface terrière–âge, qui sont établies dans une zone climatique donnée en fonction de l'âge ou de la hauteur dominante, de la station et de la sylviculture.

Toutes ces relations peuvent être considérées comme des modèles de peuplement, dans la mesure où elles relient entre elles des caractéristiques du peuplement (âge, hauteur dominante, surface terrière, densité, etc.) Les tables de production sont l'outil de gestion de référence pour les peuplements homogènes, ce qui englobe la plupart des forêts européennes et les plantations en zone tropicale. Leur seule restriction est d'être tributaire d'une sylviculture : il y a en principe autant de tables de production qu'il y a de sylvicultures, et les tables publiées reposent généralement sur la sylviculture jugée optimale. Une alternative sont les tables de production généralisées, qui ne sont ni plus ni moins que des modèles de peuplement désagrégatifs capables de prédire l'évolution des caractéristiques globales du peuplement en fonction de la sylviculture appliquée.

### ... au « flight simulator » forestier d'aujourd'hui pour les peuplements hétérogènes

Tout ce panel d'outils de prédiction de la production, que l'on rassemblera désormais sous le nom de modèles de peuplement, se heurte aux forêts naturelles qui sont, sauf exception (comme certains peuplements d'okoumés

au Gabon par exemple), des peuplements hétérogènes, c'est-à-dire mélangés et/ou inéquiennes. Caractériser un peuplement forestier qui comporte plusieurs espèces et des arbres de tous âges et de toutes dimensions par des variables globales telles que la hauteur dominante ou la surface terrière n'a guère de sens, et il va de soi que des modèles plus détaillés que les modèles de peuplement sont alors nécessaires pour prédire la production. C'est pour cette raison que les premiers modèles individuels (Newnham, 1964) et de distribution (Usher, 1966) sont apparus dans les années 60 (Stoyan & Penttinen, 2000; Parrott & Lange, 2004). Ces modèles sont plus que des outils pour prédire la production : ils décrivent en fait la dynamique de la forêt, qui est généralement décomposée en trois étapes : recrutement, croissance et mortalité.

Depuis le travail de Munro (1974), il est habituel de classer les modèles de dynamique forestière selon le niveau de description du peuplement forestier auxquels ils se réfèrent (Dale *et al.*, 1985; Vanclay, 1994; Houllier, 1995; Franc *et al.*, 2000; Porté & Bartelink, 2002). On distingue ainsi :

- les modèles arbre (ou individu-centrés, qui est le qualificatif plus général utilisé en écologie) lorsque la trajectoire de chaque individu est décrite et prédite ;
- les modèles de distribution lorsque l'information relative à chaque individu est agrégée en une distribution à l'échelle de la population, par exemple des effectifs par classe de diamètre ;
- les modèles de peuplement, ou modèles arbre moyen, lorsque la distribution est elle-même réduite à un ou plusieurs de ses moments (typiquement la moyenne).

Cette classification n'est du reste par propre à la foresterie mais s'étend à l'écologie (DeAngelis & Gross, 1992; Gertsev & Gertseva, 2004), et plus généralement à tout système composé de populations et d'individus (Huston *et al.*, 1988). Indépendamment du niveau de description, les modèles peuvent être classés selon le type d'interactions pris en compte (Czárán & Bartha, 1992) : pas d'interactions, interactions indépendantes des distances, ou interactions dépendantes des distances. Depuis les années 70, le nombre de modèles de dynamique forestières de tous types a explosé. Une tendance s'est dessinée vers des modèles de plus en plus fins, avec le credo que la reproduction des processus de dynamique forestière avec le plus détails possibles permettrait de mieux prédire l'évolution des forêts (Bossel, 1991). Aux indices de compétition pour la lumière ont ainsi succédé les modèles de transfert radiatif (Pacala *et al.*, 1993; Courbaud, 1997), aux probabilités de mourir a succédé la description des chutes des arbres et des ouvertures de la canopée (Bossel & Krieger, 1991), etc. Le point d'aboutissement de cette vision serait

l'adaptation à la forêt d'un « flight simulator », intégrant réalisme poussé et interactivité (Hauhs *et al.*, 2003; Parrott & Lange, 2004). Simultanément des détracteurs à cette approche réductionniste sont apparus, soulignant la complexité atteinte par les modèles et la difficulté à les utiliser de façon efficiente. L'intérêt des modèles individu-centrés n'a cependant jamais été remis en cause, tant ils ont permis d'identifier des nœuds dans la compréhension du fonctionnement de l'écosystème forestier. Quoi qu'il en soit, le débat dépasse largement la foresterie et concerne plus généralement les modèles en écologie (Grimm, 1999; Van Nes & Marten Scheffer, 2005).

### Où placer le curseur du niveau de description ?

La question du choix du niveau de description des peuplements tropicaux pour les modèles de dynamique forestière a été le fil conducteur de mes travaux de recherche depuis 1996. Ma position aujourd'hui est que les modèles de distribution sont suffisamment détaillés dans l'optique, sinon de gestion, du moins de prédiction de la production forestière tropicale. Cette position, à contre-courant peut-être de l'opinion majoritaire chez les modélisateurs forestiers, découle de plusieurs résultats. Il y a tout d'abord des considérations très appliquées, résultant de la confrontation avec les pratiques d'aujourd'hui des gestionnaires forestiers tropicaux et de comparaisons de modèles. Ces résultats appliqués feront l'objet du premier chapitre. Il y a ensuite des considérations plus théoriques, issues de la théorie de l'agrégation. Celles-ci feront l'objet des deux chapitres suivants, où l'on verra comment passer de l'individu à la distribution (agrégation) ou de la distribution à l'individu (désagrégation). Les deux derniers chapitres développent des méthodes de modélisation qui découlent du choix de la distribution comme niveau de description. Un chapitre est consacré au traitement de la diversité spécifique, qui est particulièrement élevée dans les forêts tropicales, tandis que le dernier chapitre s'attarde sur les modèles de distribution.

# 1
# Le principe de parcimonie

Mes travaux au Cirad m'ont amené, en collaboration avec des collègues ou des étudiants, à développer différents modèles de dynamique forestière que ce soit en Guyane française sur le site de Paracou (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004, 2005b), en République Centrafricaine sur le site de M'baïki (Lahoreau *et al.*, 2002) ou en Indonésie sur le site de Strek (Sist *et al.*, 2003b), afin de répondre à des question appliquées de gestion. La perspective appliquée de gestion était également la motivation centrale du projet qui m'a conduit en expatriation au Mali de 2000 à 2004, mais dans le cas de ce projet malien les retards du financement ne nous ont pas permis d'atteindre l'étape de la modélisation. Ces résultats appliqués, dont quelques exemples sont présentés succinctement dans ce chapitre, ont alimenté trois idées : (*i*) les modèles de distribution sont les plus proches formellement des formules utilisées aujourd'hui par les gestionnaires forestiers ; (*ii*) ils permettent, d'un point de vue technique, de répondre aux questions soulevées par les gestionnaires forestiers ; et (*iii*) leurs prédictions sont de qualité comparable à celles de modèles plus détaillés.

## 1.1 Adéquation avec les pratiques des gestionnaires

Force est de constater aujourd'hui que, à de rares exceptions près, les gestionnaires de la forêt tropicale n'utilisent pas de modèles de dynamique forestière au sens où l'entendent les modélisateurs (la situation étant moins

tranchée dans le monde tempérée ; Peng, 2000). On pourrait s'étendre longuement sur les raisons de cette non-utilisation : les gestionnaires obéissent à une logique purement économique, et l'investissement dans l'appropriation d'un modèle de dynamique forestière ne leur semble pas rentable ; il n'y a pas de contrainte légale pour forcer l'utilisation de modèles (comme il y en a pour les diamètres minimum d'exploitabilité par exemple) ; il y a un blocage psychologique, les gestionnaires ne « croyant » pas aux modèles ; etc. Quoi qu'il en soit, expliciter précisément les raisons de la non-utilisation des modèles est hors de notre propos.

Il faut de plus rester modeste quant à l'apport des modèles de dynamique forestière dans la gestion durable des forêts tropicales : la prédiction de la production forestière n'est qu'un petit bout de la chaîne de traitements correspondant à l'aménagement forestier. Les gains de précision éventuels dans les prédictions des modèles doivent ainsi être mis en vis-à-vis des approximations faites dans le reste de la chaîne de traitements.

La gestion actuelle des forêts tropicales peut être ramenée à un problème à trois variables : l'intensité d'exploitation (en partie contrainte par le diamètre minimum d'exploitabilité de chaque espèce), la durée de rotation, et le stock de bois reconstitué à la fin de chaque rotation. Les aménagistes aujourd'hui, dans la plupart des cas, prédisent la troisième de ces variables en fonction des deux premières à l'aide de formules dites « de reconstitution du stock », qui sont soit explicites comme la formule de l'aménagement pilote intégré de Dimako au Cameroun (Durrieu de Madron *et al.*, 1998), soit cachées au sein de logiciels d'aménagement forestier comme Tiama (1999). Ces formules de reconstitution du stock prédisent le stock de bois au-dessus du diamètre minimum d'exploitabilité (DME) en fonction du stock compris entre le diamètre minimum d'inventaire (DMI) et le DME : un décalage de la distribution diamétrique s'opère du fait de la croissance en diamètre tandis qu'une partie des effectifs disparaît par mortalité. Le recrutement n'est pas pris en compte, de sorte que les projections ne peuvent être faite qu'à moyen terme (le temps que le DMI rejoigne le DME). Ces formules de reconstitution du stock peuvent être vues comme des modèles de distribution très simplifiés où tout est constant : la vitesse de croissance en diamètre est constante, le taux de mortalité est constant, et le flux de recrutement est nul. Dans cette vision des choses, les gestionnaires forestiers font, comme Monsieur Jourdain, des modèles sans le savoir.

Les modèles de distribution sont ainsi très proches formellement des formules utilisées aujourd'hui par les gestionnaires forestiers. Ils paraissent alors comme les plus à même de lever le blocage « psychologique » des gestionnaires, en se présentant comme des outils mathématiques très apparentés à ceux dont les gestionnaires sont familiers.

## 1.2 Les modèles de distribution peuvent tester des scénarios d'exploitation

Dans le contexte actuel où la gestion des forêts tropicales est ramenée à un problème à trois variables (intensité d'exploitation, durée de rotation, stock de bois), les modèles de distribution permettent de tester différents scénarios d'exploitation afin de répondre à des questions telles que : quelles combinaisons d'intensité de coupe et de durée de rotation assure la durabilité de la ressource ? Quel scénario maximise le volume de bois extrait annuellement en moyenne sur une rotation ? À titre d'exemple, la figure 1.1 présente les réponses à ces questions que nous avons obtenues à l'aide d'un modèle matriciel calibré sur le dispositif de Strek en Indonésie (Sist *et al.*, 2003b). Ce modèle matriciel a pour spécificité d'être densité-dépendant (les probabilités de transition et les taux de recrutement dépendent de la surface terrière totale), de comporter trois groupes d'espèces (espèces pionnières, diptérocarpacées sauf les espèces du genre *Vatica*, et les autres espèces y compris le genre *Vatica*), d'avoir un taux de mortalité accru après exploitation pour tenir compte des dégâts collatéraux d'exploitation, et d'avoir des paramètres estimés par régression sur données répétées (les parcelles du dispositif sont suivies de façon longitudinale dans le temps).

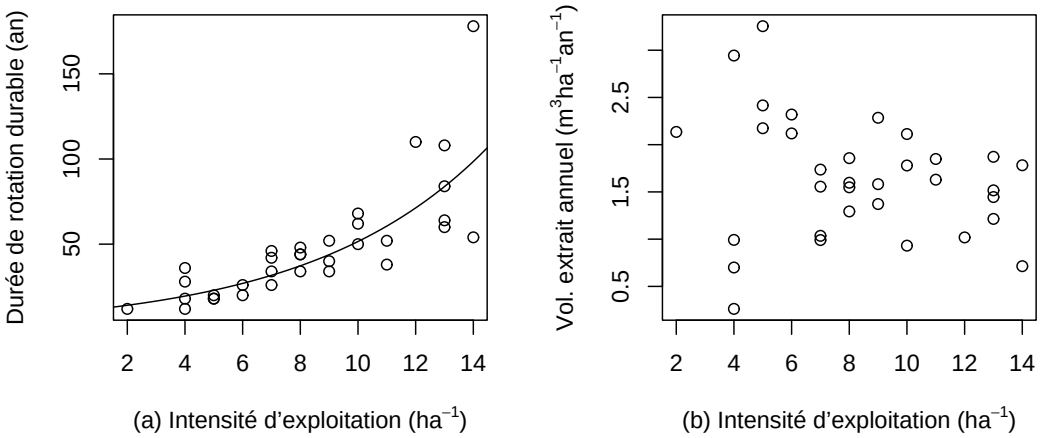



FIG. 1.1 – *(a) Durée de rotation durable (*i.e. *qui assure un renouvellement durable de la ressource) en fonction de l'intensité d'exploitation, et (b) volume de diptérocarpacées extrait annuellement (moyenne sur une rotation) en fonction de l'intensité d'exploitation, pour la durée de rotation durable donnée dans le graphique (a). Chaque point représente la prédiction obtenue à l'aide d'un modèle matriciel densité-dépendant en prenant comme état initial une des placettes du dispositif de Strek en Indonésie (Sist* et al.*, 2003b).*

La figure 1.1 montre que la durée de rotation durable augmente avec l'intensité d'exploitation, alors que le volume annuel extrait reste approximativement constant (une intensité d'exploitation plus forte étant compensée par une durée de rotation durable plus longue). Elle montre que le système sylvicole TPTI en vigueur en Indonésie, basé sur une durée de rotation de 35 ans, n'est compatible qu'avec une intensité d'exploitation modérée d'au plus 8 tiges par hectare, alors même que le TPTI prévoit l'exploitation de toutes les tiges des essences commerciales de plus de 50 cm de diamètre à 1 m 30, ce qui représente une intensité d'exploitation moyenne plus forte (Sist *et al.*, 2003a,c).

Les prédictions du modèle peuvent bien entendues être remises en cause selon le degré de fiabilité que l'on accorde au modèle, mais cela ne remet pas en cause l'adéquation du niveau de description utilisé avec les besoins des gestionnaires. En outre, le niveau de description de la distribution est cohérent avec les données d'inventaire récoltées par les aménagistes.

## 1.3 Qualité des prédictions

Il a été dit que le niveau de description des modèles n'avait pas nécessairement à être mis en adéquation avec les pratiques des gestionnaires, le modèle pouvant être une boîte noire semblable à une voiture, le modélisateur étant le mécanicien et l'utilisateur n'ayant pas besoin de savoir ce qu'il y a dans le moteur. Mais des interrogations surviennent tout de même si la 2CV va aussi vite que la Ferrari ou est aussi confortable que la Rolls Royce. Le choix du niveau de description doit donc aussi être guidé par le principe de parcimonie. À titre d'exemple, les figures 1.2 et 1.3 comparent les prédictions de deux modèles calibrés indépendamment l'un de l'autre sur le même jeu de données, l'un étant un modèle arbre (Selva, Gourlet-Fleury, 1997) et l'autre un modèle matriciel (modèle de Favrichon, 1995 ou StoMat).

La figure 1.2 montre l'évolution après exploitation d'une parcelle du dispositif de Paracou en Guyane française, que ce soit l'évolution observée ou celles prédites par les modèles. Les deux modèles sous-estiment la réaction du peuplement, le décalage étant même plus marqué pour le modèle arbre que pour le modèle matriciel. Le point ici n'est pas tant de dire que le modèle matriciel fait de meilleures prédictions que le modèle arbre (sur d'autres parcelles du dispositif, c'est l'inverse), que de souligner que la qualité des prédictions des deux modèles est semblable. De même la figure 1.3 compare l'évolution prédite du nombre de tiges d'angélique (*Dicorynia guianensis*) de plus de 60 cm de diamètre à 1 m 30 dans un scénario d'exploitation avec une rotation de 42 ans, selon les modèles Selva (modèle arbre) et StoMat (modèle

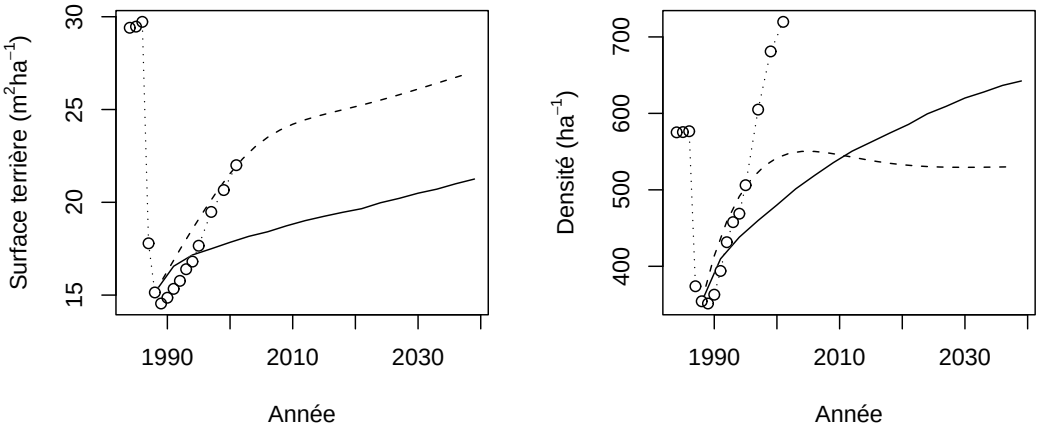



FIG. 1.2 – *Évolution de la surface terrière et de la densité d'arbres : la ligne pointillée et les points sont les évolutions observées à Paracou en Guyane française entre 1984 et 2001 sur la parcelle 8, qui a subi une exploitation après l'inventaire de 1986 ; la ligne en tirets retrace l'évolution prédite par le modèle matriciel de Favrichon (1995) ; la ligne pleine retrace l'évolution prédite par le modèle Selva de Gourlet-Fleury (1997). Les deux modèles prennent l'état de la parcelle 8 en 1988 comme état initial. Figure adaptée des figures 3 et 4 (p.289–290) de Picard* et al. *(2004a).*

matriciel). Les prédictions des deux modèles sont très voisines.

Dans la mesure où les deux modèles font des prédictions de qualité semblable, le rasoir d'Occam tranche en faveur du plus simple. Les résultats que nous avons obtenus en comparant les prédictions de modèles indépendants ne montrent ainsi aucune nécessité d'utiliser des modèles plus détaillés que les modèles de distribution.

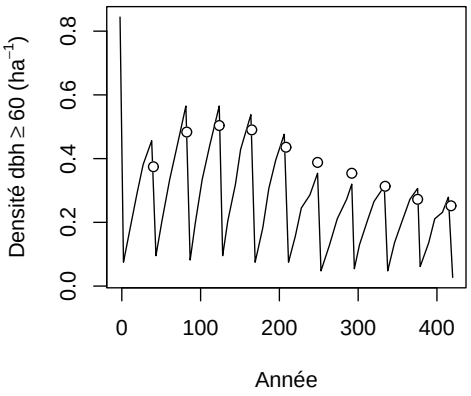



FIG. 1.3 – *Évolution prédite du nombre de tiges d'angélique (Dicorynia guianensis) de plus de 60 cm de diamètre à 1 m 30 dans un scénario d'exploitation avec une rotation de 42 ans : les points sont les prédictions du modèle matriciel StoMat (Gourlet-Fleury* et al.*, 2004) en fin de cycle,* i.e. *juste avant exploitation) ; la ligne pleine retrace l'évolution prédite par le modèle Selva (Gourlet-Fleury, 1997). L'état initial est l'état stationnaire de Selva. Figure adaptée de la figure 7 de Gourlet-Fleury* et al. *(2005b).*

# 2

# Agrégation

## De l'individu à la distribution

Une fois le constat fait que modèles arbre et modèles de distribution font des prédictions de qualité comparable, il se pose la question du lien théorique entre modèle arbre et modèle de distribution. Cette question s'est en fait posée au département forêts du Cirad antérieurement au constat, dès que le modèle matriciel de Favrichon (1995) et le modèle arbre de Gourlet-Fleury (1997) ont été disponibles sur le site de Paracou en Guyane. J'ai étudié ce lien théorique dès ma thèse de doctorat, dans le cadre de la théorie de l'agrégation telle que définie par Iwasa *et al.* (1987, 1989); Gard (1988); Ritchie & Hann (1997). Cette théorie ne fournit pas tant des résultats théoriques utiles à la démarche qu'un cadre conceptuel servant de base aux réflexions. En particulier il s'est avéré très utile de replacer chaque calcul dans un diagramme d'agrégation ou de désagrégation tel que ceux présentés dans les figures 2.1, 3.1, 4.2 ou 5.2.

L'agrégation de modèle a donc au départ été utilisée pour raisonner de façon théorique le choix du niveau de description du modèle : si un modèle individuel s'avère équivalent (dans le sens : l'agrégation est parfaite) à un modèle de distribution, le rasoir d'Occam suggère de s'en tenir au modèle de distribution. Cette première préoccupation rejoint du reste la raison pour laquelle l'agrégation de modèles a à l'origine été développée en foresterie : il s'agissait, dans le contexte des tables de production généralisées, de fournir au gestionnaire forestier un ensemble hiérarchisé de modèles permettant de passer de façon cohérente d'un niveau de description à un autre (Daniels & Burkhart, 1988). Dans cette optique, c'est d'ailleurs avant tout la

désagrégation qui a été utilisée pour prédire l'évolution de caractéristiques détaillées du peuplement à l'aide d'un système dynamique reposant sur des caractéristiques agrégées du peuplement (Ritchie & Hann, 1997). Les niveaux connectés par les modèles désagrégatifs sont le niveau distribution et le niveau peuplement (figure 5.2), ou le niveau arbre et le niveau peuplement (Pienaar & Harrison, 1988; Zhang *et al.*, 1993; Dhôte, 1994; McTague & Stansfield, 1994; Somers & Nepal, 1994).

D'autres utilités de l'agrégation nous sont ensuite apparues : (*i*) elle aide à comprendre le fonctionnement d'un modèle individuel complexe (Van Nes & Marten Scheffer, 2005), et (*ii*) elle permet de calibrer plus facilement les modèles individuels complexes en explicitant la relation entre les processus calibrés au niveau individuel et les propriétés émergentes (au sens de Edson *et al.*, 1981; Reuter *et al.*, 2005) à l'échelle de la population. Le premier point se réfère à une stratégie d'analyse des modèles complexes, pour identifier ce qui, dans un modèle individuel complexe, est nécessaire pour maintenir ses capacités prédictives (Deutschman, 1996). Le rôle de l'espace a souvent été mis en question : les interactions spatialisées conduisent-elles à des comportements qui seraient impossibles à reproduire autrement ? Confondant le modèle complexe avec la réalité, certains auteurs ont même posé le problème en termes d'identification des processus nécessaires au fonctionnement de l'écosystème forestier (Pacala & Deutschman, 1995). Plus généralement, l'approche est de simplifier un modèle complexe, par morceaux ou dans son intégralité, pour en comprendre le fonctionnement (Murray, 2001; Van Nes & Marten Scheffer, 2005).

Quant au second point, l'agrégation d'un modèle individuel en modèle de distribution pourra permettre par exemple de comprendre le lien entre les caractéristiques individuelles prises en compte dans le modèle individuel et la distribution diamétrique qui en émerge. Il n'est en effet pas aisé de prédire le comportement collectif qui va émerger d'un ensemble de règles fixées au niveau individuel. Cette compréhension des propriétés émergentes est d'autant plus importante que les modèles individuels, bien que calibrés au niveau de l'individu, sont le plus souvent validés ou vérifiés au niveau collectif de la population.

## 2.1 Une question d'espace ?

### Diagramme d'agrégation

Les deux niveaux de description considérés du peuplement forestier sont l'individu (description détaillée) et la distribution (description agrégée). Je

laisse de côté la question de l'espèce qui sera abordée ultérieurement. À l'échelle individuelle, le peuplement est décrit par un $N$-uplet $(\mathbf{z}_1(t), \ldots, \mathbf{z}_N(t))$ de caractéristiques individuelles au temps $t$, où $N$ est le nombre d'arbre dans le peuplement, et $\mathbf{z} \in \mathbf{R}^n$ où $n$ est le nombre de variables individuelles. Celles-ci incluent des variables de taille (diamètre, hauteur...), notées $\mathbf{x}$, plus éventuellement, dans le cas des modèles spatialisées, les coordonnées spatiales $\mathbf{q} \in \mathbf{R}^2$ des arbres. À l'échelle de la distribution, le peuplement est décrit par une distribution continue $f(\mathbf{x},t)$ sur les variables de taille, telle que $f(\mathbf{x},t)\, d\mathbf{x}$ est le nombre d'arbres ayant les caractéristiques $\mathbf{x} \pm d\mathbf{x}$ au temps $t$. On part d'emblée sur une distribution continue et non pas discrète parce que le formalisme mathématique s'y prête mieux, que ce soit pour définir l'opérateur d'agrégation ou pour définir le modèle au niveau de la distribution (les modèles matriciels sont cantonnés aux distributions univariées). L'opérateur d'agrégation $\alpha$ associe à un échantillon $\{\mathbf{z}_1, \ldots, \mathbf{z}_N\}$ d'individus un estimateur de la distribution de leurs variables de taille. Pour faire un trait sur les questions de variabilité d'échantillonnage, on considère que $N \to \infty$ (en pratique, $N \gg 1$). Prendre un nombre d'arbres infini permet aussi de justifier qu'il y a réduction de dimension entre l'espace de départ $\mathbf{R}^{nN}$ et l'espace d'arrivée des fonctions de distribution. Dans la limite $N \to \infty$, les deux espaces sont de dimension infinie mais l'espace d'arrivée est plus dense que l'espace de départ puisqu'à une distribution donnée correspond une infinité de populations. Le diagramme d'agrégation est représenté dans la figure 2.1 et la question que je me suis posée est de déduire le modèle de distribution du modèle individuel de manière à rendre l'erreur d'agrégation aussi faible que possible (Iwasa *et al.*, 1987, 1989; Ritchie & Hann, 1997).

$$\begin{tikzcd}
\text{Niveau arbre :} & (\mathbf{z}_1(0), \ldots, \mathbf{z}_N(0)) \arrow[r, "\text{modèle arbre}"] \arrow[d, "\alpha"'] & (\mathbf{z}_1(t), \ldots, \mathbf{z}_N(t)) \arrow[d, "\alpha"] \\
\text{Niveau distribution :} & f(\mathbf{x},0) \arrow[r, "\text{modèle de distribution}"'] & f(\mathbf{x},t)
\end{tikzcd}$$

FIG. 2.1 – *Diagramme d'agrégation d'un modèle arbre en un modèle de distribution.*

### Cas des modèles indépendants des distances

Dans le cas des modèles arbre indépendants des distances ($\mathbf{z} \equiv \mathbf{x}$), un résultat diffus dans la littérature est que l'agrégation est parfaite dans la

limite $N \to \infty$ (Suzuki & Umemura, 1974; Kohyama, 1989, 1991; Clark, 1991; Hara & Wyszomirski, 1994; Uchmański & Grimm, 1996). Ce résultat n'est pas à proprement parler nouveau dans la mesure où il fait appel à des méthodes anciennes, mais il nous a néanmoins été nécessaire au départ de rassembler ces différents éléments diffus en un tout cohérent. Dans le cas d'un modèle de croissance déterministe de la forme :

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{a}(\mathbf{x},L) \tag{2.1}$$

où $L$ est un indice de compétition indépendant des distances, nous avons clarifié que l'agrégation consiste à passer de l'observation des trajectoires individuelles à l'observation des flux traversant chaque section de l'espace des phases, puis à établir une équation de conservation sur chaque volume de l'espace des phases (Franc *et al.*, 2000; Picard & Franc, 2001). On obtient alors une équation de Liouville (ou équation de transport ; Gardiner, 1985, p.53) :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\nabla.(\mathbf{a}f)$$

La première partie du raisonnement est la même que celle qui, en mécanique des fluides, consiste à passer du point de vue de Lagrange (suivi des trajectoires individuelles) au point de vue d'Euler (suivi d'un champ de vitesse dans l'espace des phases). Pour tenir compte de la mortalité, il faut rajouter un processus de Markov par saut ; on obtient alors l'équation de transport avec puits :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\nabla.(\mathbf{a}f) - mf \tag{2.2}$$

où $m$ est le taux de mortalité. Le recrutement intervient comme une condition aux limites :

$$\mathbf{a}\, f(.,t) = \mathbf{r}(t)$$

en tout point de la bordure du support de la densité $f$.

Le même raisonnement tient, sous certaines conditions, pour les modèle stochastiques. Reprenons le modèle arbre précédent auquel on ajoute un terme stochastique :

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{a}(\mathbf{x},L) + \mathrm{diag}(\boldsymbol{\alpha}\mathbf{w}(t))$$

où $\boldsymbol{\alpha}$ est une matrice $n \times n$ de terme général $\alpha_{ij}$, et $\mathbf{w}(t)$ est une matrice symétrique de terme général $w_{ij}(t)$ telle que les $w_{ij}(t) \equiv w_{ji}(t)$ sont des bruits blancs indépendants (c'est-à-dire $w_{ij}(t)\,dt = dW_{ij}(t)$ où $W_{ij}$ est un processus de Wiener ou mouvement brownien). L'équation doit être comprise comme

une équation différentielle stochastique d'Ito (Gardiner, 1985, chapitre 4). Le pendant au niveau de la distribution de ce modèle individuel est l'équation différentielle de Chapman-Kolmogorov :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = \frac{1}{2}\,{}^{\mathrm{t}}\nabla(\mathbf{B}f)\nabla - \nabla.(\mathbf{a}f) - mf \tag{2.3}$$

où la matrice $\mathbf{B}$ a sur sa $i^{\mathrm{e}}$ et sa $j^{\mathrm{e}}$ colonne ($i \neq j$) le terme $\alpha_{ij}\alpha_{ji}$ et a comme $i^{\mathrm{e}}$ élément de sa diagonale principale $\sum_k \alpha_{ik}^2$. Les éléments de la matrice $\mathbf{B}$ s'interprètent facilement si on remarque que, $x_i$ étant le $i^{\mathrm{e}}$ élément du vecteur $\mathbf{x}$ des variables de taille et $\Delta x_i$ sont accroissement pendant un pas de temps infinitésimal $\Delta t$ :

$$\begin{aligned}
\mathrm{Cov}(\Delta x_i, \Delta x_j) &= \sum_k \sum_{k'} \alpha_{ik}\alpha_{jk'}\mathrm{Cov}(W_{ki}(\Delta t), W_{k'j}(\Delta t)) \\
&= \begin{cases} \alpha_{ij}\alpha_{ji}\Delta t & \text{si } i \neq j \\ \sum_k \alpha_{ik}^2 \Delta t & \text{si } i = j \end{cases}
\end{aligned}$$

La matrice $\mathbf{B}$ est ainsi la limite lorsque $\Delta t$ tend vers zéro du rapport de la matrice de variance-covariance de $\Delta\mathbf{x}$ sur $\Delta t$. Ce résultat est valable pour une gamme de modèles stochastiques beaucoup plus large que le modèle à base de bruits blancs présenté ici ; il suffit en fait que le processus stochastique vérifie les conditions de continuité de Lindeberg (Gardiner, 1985).

### Reformulation de l'indice de compétition

Le paragraphe précédent établit la correspondance entre les équations individuelles (de croissance, de mortalité et de recrutement) et le modèle à base d'EDP qui décrit l'évolution de la distribution résumant les caractéristiques individuelles. Les équations individuelles dépendent éventuellement d'un indice de compétition indépendant des distances $L$. Pour boucler la boucle, il reste à exprimer $L$ non plus en fonction des caractéristiques individuelles $\mathbf{x}_i$ mais en fonction de la distribution $f$. Cela requiert de faire apparaître $L$ comme un estimateur empirique d'une quantité $\mathcal{L}(f)$ qui sera alors le pendant de $L$ dans le modèle de distribution.

Différents indices de compétition apparaissent dans les modèles arbre auxquels nous avons été confrontés. Un indice qui revient souvent est, à titre d'exemple, le nombre $L$ d'arbres de diamètre supérieur à l'arbre sujet ou la surface terrière cumulée des arbres de diamètre supérieur à l'arbre sujet :

$$L(D; \{D_1, \ldots, D_N\}) = \sum_{k=1}^{N} h(D_k)\,\mathbf{I}(D_k > D)$$

avec $h(D_k) = 1$ dans le premier cas et $h(D_k) = \frac{\pi}{4} D_k^2$ dans le second. $L/N$ est un estimateur empirique de l'espérance de $h(D')\mathbf{I}(D' > D)$, le diamètre $D'$ étant tiré au hasard dans la population. Donc, d'après le théorème central limite, il converge en probabilité lorsque $N \to \infty$ vers $\int h(x)\,\mathbf{I}(x > D)\, f(x)/N\, dx$ (la densité $f$ est divisée par $N$ pour la normaliser à un). D'où :

$$\mathcal{L}(D; f) = \int_D^\infty h(x)\, f(x)\, dx$$

Dans la mesure où l'agrégation d'un modèle individuel indépendant des distances en un modèle de distribution est parfaite, l'agrégation d'un modèle individuel dépendant des distances en un modèle de distribution se ramène à la question du rôle de l'espace : si les interactions spatialisées peuvent être transformées en interactions non spatialisées sans changer les prédictions du modèle, alors l'agrégation en un modèle de distribution sera parfaite. Comment transformer des interactions spatialisées en interactions non spatialisées sera l'objet du prochain paragraphe. On continuera, par abus de langage, à parler d'agrégation pour cette transformation, bien qu'il n'y ait pas changement de niveau de description dans ce cas (modèle arbre dans les deux cas).

## 2.2 Comment s'affranchir de l'espace

Transformer des interactions spatialisées en interactions non spatialisées n'est pas une mince affaire. Nous avons été amenés à creuser quatre approches plus ou moins emboîtées les unes dans les autres.

### « **Re-modélisation** »

Une première méthode pour s'affranchir des interactions spatialisées consiste à utiliser le modèle dépendant des distances comme un générateur de données, et à calibrer un modèle indépendant des distances sur les données simulées (Acevedo *et al.*, 1995, 1996; García, 2003; Wilson, 1996, 1998). Il s'agit là d'une méthode aussi empirique que générale, qui peut en fait s'appliquer à tout type d'agrégation. Cette méthode ne porte apparemment pas de nom dans la littérature, et nous la baptisons ici « re-modélisation ». Nous n'avons utilisé cette approche que dans le cadre de la méthode *ad hoc* présentée ci-dessous.

### Approximation du champ moyen

L'approximation du champ moyen est une méthode héritée de la physique statistique (Balian, 1993) et qui a diffusé dans l'écologie (Durrett & Levin, 1994; Pacala & Levin, 1997; Berec, 2002). Elle consiste à remplacer la variable d'interaction dépendante des distances $L$ par sa moyenne spatiale $L_\infty$ :

$$L_\infty(\mathbf{x};\{\mathbf{x}_1,\ldots,\mathbf{x}_N\}) = \frac{1}{\nu(A)}\int_A L(\mathbf{x},\mathbf{q};\{(\mathbf{x}_1,\mathbf{q}_1),\ldots,(\mathbf{x}_N,\mathbf{q}_N)\})\,d\mathbf{q}$$

où $\mathbf{x}$ désigne, rappelons-le, les variables de taille, $\mathbf{q}$ les coordonnées spatiales, et $A$ représente le domaine d'étude de surface $\nu(A)$. L'approximation du champ moyen repose sur une hypothèse forte, à savoir que le champ des interactions est spatialement constant, de sorte que les interactions locales sont égales aux interactions globales. Prenons l'exemple de l'indice de compétition pour la croissance du modèle Selva (Gourlet-Fleury, 1997), qui représente la densité d'arbres de diamètre supérieur à celui de l'arbre sujet dans un rayon $R$ autour de ce dernier :

$$L_R(D,\mathbf{q}) = \frac{1}{\pi R^2}\sum_{i=1}^{N}\mathbf{I}(\|\mathbf{q}-\mathbf{q}_i\|\leq R)\,\mathbf{I}(D_i>D) \tag{2.4}$$

L'approximation du champ moyen conduit à (Picard & Franc, 2004) :

$$\begin{aligned} L_\infty(D) &= \frac{1}{\pi R^2\,\nu(A)}\sum_{i=1}^{N}\mathbf{I}(D_i>D)\int_A \mathbf{I}(\|\mathbf{q}-\mathbf{q}_i\|\leq R)\,d\mathbf{q} \\ &= \frac{1}{\nu(A)}\sum_{i=1}^{N}\mathbf{I}(D_i>D) \end{aligned} \tag{2.5}$$

qui représente la densité, à l'échelle de la population, des arbres de diamètre supérieur à $D$. Des exemples plus complexes peuvent être trouvés dans Pacala & Deutschman (1995); Picard & Franc (2001); Berec (2002).

Une autre façon de réaliser l'approximation du champ moyen consiste à faire tendre la portée du voisinage d'interaction vers l'infini (Lesne, 1996; Pacala & Levin, 1997; Berec, 2002). L'approximation du champ moyen s'interprète alors comme la situation où chaque arbre interagit avec tous les arbres du peuplement. Pour reprendre l'exemple de Selva, on peut montrer que pour toute distance $h>R$ :

$$(1-R/h)^2\,L_{h-R}(D,\mathbf{q}) \leq \int_A U_h(\mathbf{s},\mathbf{q})\,L_R(D,\mathbf{s})\,d\mathbf{s} \leq (1+R/h)^2\,L_{h+R}(D,\mathbf{q})$$

où $U_h(.,\mathbf{q})$ est la distribution uniforme sur le disque de rayon $h$ centré en $\mathbf{q}$ (mais tout noyau de lissage bidimensionnel conduirait à une inégalité semblable). Lorsque $h \to \infty$, le terme central converge vers la moyenne spatiale de $L$ tandis que les bornes inférieures et supérieures convergent vers $\lim_{R\to\infty} L_R$, ce qui prouve ce qui vient d'être dit.

L'approximation du champ moyen est facile à mettre en œuvre en termes de calculs, mais les prédictions du modèle arbre indépendant des distances ainsi obtenu s'écartent le plus souvent de celles du modèle dépendant des distances (Pacala & Deutschman, 1995; Picard & Franc, 2001, 2004).

### Méthode des moments

L'approximation du champ moyen faillit souvent à agréger les interactions spatialisées car les hypothèses sous-jacentes sont trop simplificatrices. La méthode des moments (aussi appelée fermeture des moments, ou équations des moments ; dans le cas d'un espace discrétisé en une grille de cellules, cette méthode est connue sous le nom d'approximation par paires) est une alternative qui requiert des hypothèses moins fortes. Cette méthode, comme le champ moyen, est issue de la physique statistique avant d'essaimer en écologie (Bolker & Pacala, 1997, 1999; Bolker *et al.*, 2000; Dieckmann *et al.*, 1997, 2000; Levin & Pacala, 1997; Pacala & Levin, 1997; Law & Dieckmann, 1998, 1999; Law *et al.*, 2003). Dans cette méthode, un état prédit par le modèle au temps $t$ est vue comme une réalisation d'un processus ponctuel ergodique (Cressie, 1993). L'hypothèse d'ergodicité permet de confondre la moyenne spatiale sur une prédiction du modèle avec l'espérance sur toutes les réalisations possibles du modèle. De plus le processus ponctuel est supposé homogène et isotrope. La méthode des moments a principalement été utilisée pour des modèles théoriques et démographiques, c'est-à-dire que les individus naissent et meurent mais ne sont pas décrits par leur taille (absence de croissance). Une exception est le modèle Sortie, mais Pacala & Deutschman (1995) ont fait dans leurs calculs, sans que cela ne soit dit explicitement, une approximation qui les ramènent en fait au champ moyen. Notre apport a été d'étendre le principe de cette méthode à des modèles structurés par taille (Picard & Franc, 2001), ce qui revient à adjoindre au processus ponctuel une marque.

Sans entrer dans les détails, les calculs consistent à discrétiser l'espace en une grille de cellules infinitésimales, à faire un bilan des flux entrant et sortant de chaque cellule (comme au chapitre 5), puis à prendre l'espérance de chacun des termes de l'équation de conservation. Si $N(\mathbf{q},\mathbf{x})$ est le nombre (aléatoire) d'individus de taille $\mathbf{x} \pm \Delta\mathbf{x}$ dans la cellule de taille infinitésimale de surface $\Delta\mathbf{q}$ centrée sur $\mathbf{q}$ (de sorte que $\lim_{\Delta\mathbf{q}\to 0} \frac{1}{\Delta\mathbf{q}} \mathrm{E}[N(\mathbf{q},\mathbf{x})]$ est l'intensité

du processus ponctuel marqué sous-jacent), alors la méthode des moments amène à calculer l'espérance du flux :

$$\mathrm{E}[\mathbf{a}(\mathbf{x},L)\, N(\mathbf{q},\mathbf{x})]$$

Les calculs se sont avérés en pratique inextricables pour des modèles réalistes du fait (*i*) de la non-linéarité (le cas échéant) de la vitesse de croissance $\mathbf{a}$ et (*ii*) de la dépendance du voisinage de compétition servant au calcul de $L$ en $\mathbf{q}$ vis-à-vis des valeurs de $N$ sur les points aux alentours de $\mathbf{q}$. Dans certains cas simplifiés cependant, les calculs peuvent être menés à leur terme. L'équation de conservation de l'intensité (moment d'ordre 1) du processus dépendra alors d'un moment d'ordre 2 du processus. On pourra de la même manière calculer (les calculs sont plus compliqués encore) une équation d'évolution de ce moment d'ordre 2, qui dépendra d'un moment d'ordre 3, et ainsi de suite. Pour « fermer » les moments, soit on négligera les moments à partir d'un certain ordre, soit on reliera de façon empirique les moments d'un ordre donné aux moments d'ordre inférieur.

La méthode des moments s'est avérée performante dans des situations où le champ moyen faillissait. Mais son application reste limitée à des cas relativement simples (vitesse de croissance linéaire, forme adéquate de l'indice de compétition) où les calculs sont réalisables.

### Méthode *ad hoc*

La méthode *ad hoc* que nous avons développée (directement ou indirectement par l'encadrement d'étudiants ; Picard & Franc, 2004; Verzelen, 2004) est intermédiaire entre la méthode des moments et la méthode de « remodélisation » : elle emprunte à la méthode des moments ses hypothèses de calcul mais utilise des relations empiriques calées sur des données simulées lorsque les calculs butent sur un point de blocage. Elle consiste à remplacer toute équation individuelle par son espérance sur l'ensemble des réalisations possibles d'un processus ponctuel marqué, supposé ergodique, homogène et isotrope, dont les réalisations sont les prédictions du modèle arbre dépendant des distances. Ainsi l'équation de croissance individuelle (2.1) sera remplacée par :

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathrm{E}[\mathbf{a}(\mathbf{x},L)]$$

La non-linéarité éventuelle de $\mathbf{a}$ sera circonvenue en faisant un développement limité à l'ordre 2 par rapport à $L$ :

$$\mathrm{E}[\mathbf{a}(\mathbf{x},L)] \simeq \mathbf{a}(\mathbf{x},\mathrm{E}(L)) + \frac{\mathrm{Var}(L)}{2}\,\frac{\partial^2\mathbf{a}}{\partial L^2}(\mathbf{x},\mathrm{E}(L))$$

Enfin la variance de $L$ sera supposée être reliée à son espérance par une relation puissance (Fairfield Smith, 1938; Taylor, 1961). Il ne reste alors plus qu'à calculer $\mathrm{E}(L)$.

Reprenons l'exemple de l'indice de compétition pour la croissance (2.4) de Selva :

$$\mathrm{E}(L_R) = \frac{1}{\pi R^2} \sum_{i=1}^{N} \mathrm{E}[\mathbf{I}(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}_i\| \leq R)\, \mathbf{I}(D_i > D)]$$

Comme les fonctions indicatrices valent zéro ou un, l'espérance de leur produit est égale à la probabilité que $\|\mathbf{q} - \mathbf{q}'\|$ soit inférieur à $R$ et que $D'$ soit supérieur à $D$, où $(D,\mathbf{q})$ est l'arbre sujet (fixé) et $(D',\mathbf{q}')$ est un arbre pris au hasard. Comme la position des arbres n'est pas indépendante de leur diamètre, cette probabilité ne se ramène pas à un produit de probabilités. On introduit alors :

$$\gamma(D) = \frac{\Pr(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}'\| \leq R \,|\, D' > D)}{\Pr(\|\mathbf{q} - \mathbf{q}'\| \leq R)} \tag{2.6}$$

La probabilité du numérateur est relative au processus ponctuel marqué (et dépend donc des diamètres) tandis que la probabilité du dénominateur est relative au processus ponctuel non marqué (et ne dépend donc pas des diamètres). En toute rigueur $\gamma$ dépend également de la position $\mathbf{q}$ de l'arbre sujet, mais l'hypothèse d'homogénéité spatiale du processus ponctuel permet d'effacer cette dépendance. La fonction $\gamma$ quantifie la compétition exercée par le peuplement sur un arbre de diamètre $D$ : si les diamètres sont indépendants des positions des arbres (hypothèse d'étiquetage aléatoire ; Goreaud & Pélissier, 2003), alors $\gamma = 1$. Si le nombre d'arbres plus grands que l'arbre sujet dans son voisinage est plus élevé que sous l'hypothèse d'étiquetage aléatoire, alors $\gamma > 1$ et la compétition subie par l'arbre sujet est plus forte que la « moyenne ». L'introduction de $\gamma$ dans $\mathrm{E}(L_R)$ conduit à :

$$\mathrm{E}[L_R(D,\mathbf{q})] = \gamma(D)\, \frac{K(R)}{\pi R^2}\, L_\infty(D)$$

où $K$ est la fonction $K$ de Ripley (Cressie, 1993; Stoyan & Stoyan, 1994) du processus ponctuel non marqué sous-jacent, et $L_\infty$ est l'expression (2.5) de l'indice de compétition obtenue par l'approximation du champ moyen. Ce calcul met en évidence une nouvelle interprétation de l'approximation du champ moyen : celle-ci consiste à supposer qu'il n'y a pas de structure spatiale, c'est-à-dire $(i)$ que les arbres sont répartis selon un processus de Poisson homogène et $(ii)$ que les diamètres sont indépendants des positions des arbres (étiquetage aléatoire). L'hypothèse $(i)$ implique $K(R) = \pi R^2$ tandis que l'hypothèse $(ii)$ implique $\gamma(D) = 1$, et on retrouve alors l'expression de l'indice de compétition obtenue par l'approximation du champ moyen.

Pour finir, les fonctions $\gamma$ et $K$ sont estimées de façon empirique à partir de données simulées par le modèle arbre dépendant des distances.

D'autres exemples de calculs par la méthode *ad hoc* figurent dans le rapport de stage de Verzelen (2004) que j'ai encadré. Il apparaît dans chaque cas une fonction semblable à $\gamma$ qui caractérisent la compétition *via* la relation entre diamètres et positions des arbres. La méthode *ad hoc* s'est avérée efficace dans des situations où l'approximation du champ moyen faillissait (Picard & Franc, 2004).

## 2.3 Perspectives

Dans les situations auxquelles nous avons été confrontées, l'approximation du champ moyen ou, au pire, la méthode *ad hoc* ont toujours permis de s'affranchir des interactions spatialisées sans que les capacités prédictives du modèle arbre dépendant des distances soient affectées. Lorsque les interactions sont de longue portée, l'approximation du champ moyen fait l'affaire (Picard & Franc, 2004; Verzelen, 2004). Dans le cas d'interactions à courte portée, l'espace se comporte comme un tampon atténuateur de la compétition : au fur et à mesure que les arbres croissent, leur répartition spatiale devient de plus en plus régulière, ce qui limite l'intensité de l'indice de compétition. Cet effet rétro-actif de la compétition sur la répartition spatiale des arbres est aussi bien prédit par les modèles arbre dépendant des distances qu'observé dans la nature (Ford & Diggle, 1981; Picard *et al.*, 2001; Neeff *et al.*, 2005). Il est traduit, dans la méthode *ad hoc*, par la fonction $\gamma$ qui décroît lorsque le diamètre augmente et prend des valeurs inférieures à un pour les gros diamètres.

Cependant la littérature offre nombre d'exemples où les interactions spatialisées ne peuvent pas circonvenues par les méthodes connues. Ces exemples présentent souvent des bifurcations liées à de la percolation (Bascompte & Solé, 1996; Matlack & Monde, 2004).

### Des méthodes d'agrégation moins approximatives

Une première perspective consiste donc à rechercher des méthodes plus performantes pour s'affranchir de l'espace. De nouvelles méthodes peuvent être recherchées du côté de la physique statistique. Des méthodes comme la hiérarchie BBGKY (du nom de ses auteurs : Born, Bogoliubov, Green, Kirkwood, et Yvon) ou la re-normalisation peuvent paraître séduisantes, mais elle s'appliquent dans des situations assez particulières (ondes de choc dans les gaz pour la première, états critiques lors de transitions de phases pour la

seconde). Établir un parallèle entre un peuplement forestier et des situations aussi pathologiques serait un exercice acrobatique. Des améliorations des méthodes existantes pourraient être tirées des avancées de la théorie des processus ponctuels marqués, notamment en ce qui concerne la relation entre la position des points et leur marque (Penttinen, 2004; Schlather *et al.*, 2004).

### Si l'environnement est hétérogène

Les méthodes d'agrégation présentées ici ont une limitation qu'il est facile d'identifier : les équations du système dynamique doivent être autonomes vis-à-vis des coordonnées spatiales, ce qui signifie notamment que l'environnement doit être spatialement homogène. Dès lors que l'environnement est hétérogène et que l'on introduit une représentation spatialisée de cette hétérogénéité (une carte des sols par exemple), les équations deviennent non autonomes vis-à-vis des coordonnées spatiales et les méthodes d'agrégation ne sont plus valides. Cette limitation n'a pas réellement été une contrainte dans le cas des modèles auxquels nous avons été confrontés, car ces modèles ont été calibrés sur des données issues de parcelles permanentes de taille limitée (de l'ordre d'un hectare), et aucune variable externe hétérogène n'a eu à être introduite pour expliquer la dynamique.

Cette limitation soulève toutefois la question de l'échelle. L'hypothèse d'homogénéité de l'environnement, qui a du sens quand on travaille à l'échelle d'une parcelle permanente d'un hectare, n'est pas compatible avec les besoins des aménagistes qui gèrent des concessions dont la surface peut faire plusieurs centaines de milliers d'hectares. Une règle de trois des prédictions d'un modèle arbre sur un hectare par rapport à la superficie de la concession n'a pas de sens, mais faire tourner un modèle arbre dépendant des distances sur cent mille hectares n'est pas non plus possible. Le changement d'échelle a du reste été une motivation pour le développement des méthodes d'agrégation, un modèle simplifié déduit d'un modèle complexe servant à prédire l'évolution du peuplement sur de grandes surfaces (Fulton, 1991; Acevedo *et al.*, 1995, 1996; Lischke *et al.*, 1998; García, 2003).

La solution que nous retenons pour l'instant est de se placer à une échelle suffisamment fine pour réaliser l'agrégation, de sorte que l'environnement puisse être considéré comme homogène. La question de gérer une vaste zone d'étude hétérogène se déplace alors vers la question des modèles de distribution spatialisés, que nous aborderons au chapitre 5.

On pourrait même envisager d'agréger à l'échelon supérieur les modèles de distribution en modèles de peuplement. À l'échelle de la concession en effet, une information suffisante pour le gestionnaire est le volume par hectare des essences commerciales, indépendamment de leur structure diamétrique.

Cette agrégation du niveau distribution au niveau peuplement renvoie dans la littérature aux liens entre modèles de trouées (« gap models ») et modèles de succession tels que définis par Horn (1975) ou Shugart *et al.* (1973) (modèles matriciels ou modèles à base d'équations aux dérivées partielles, les variables d'état étant les effectifs des espèces).

# 3

# Désagrégation

## De la distribution et de la répartition spatiale à l'individu

La méthode *ad hoc* d'agrégation a souligné le lien intime qu'il y a entre les caractéristiques spatiales du peuplement (répartition spatiale des arbres, relations diamètre–position des arbres) et la forme de la compétition entre arbres résumée par un indice de compétition : la répartition spatiale définit la relation entre la position des arbres et leur diamètre, ce qui influence la valeur des indices de compétition, ce qui influence la croissance, la mortalité et le recrutement, d'où résulte une nouvelle configuration de la répartition spatiale. Ce lien rétro-actif, qui a été utilisé pour agréger, peut également être exploité pour désagréger un modèle arbre indépendant des distances en un modèle arbre dépendant des distances. Dans cette perspective, on dissocie la dynamique temporelle et les caractéristiques spatiales (figure 3.1) : l'évolution temporelle est définie par un modèle arbre indépendant des distances, et l'opérateur de désagrégation $\alpha^{-1}$ reconstitue une description spatialisée du peuplement à partir de sa description non spatialisée.

La désagrégation d'une description non spatialisée en une description spatialisée est aussi connue comme sous le nom de simulation de peuplement virtuel (Goreaud *et al.*, 2004; Stoyan & Penttinen, 2000). Ses applications sont multiples : permettre l'utilisation dans le cadre de la gestion d'une forêt dont les données d'inventaire sont non spatialisées de modèles arbre dépendant des distances (Goreaud *et al.*, 2004) ; étudier par simulation le comportement de modèles arbre dépendant des distances, ce qui nécessite de pouvoir simuler des états initiaux réalistes (Berec, 2002; Goreaud *et al.*, 2004) ; dans un contexte bien différent, celui de l'inventaire des forêts, étudier les propriétés

$$
\begin{tikzcd}
\text{Description spatialisée :} & \{(\mathbf{x}_1(0),\mathbf{q}_1(0)),\ldots,(\mathbf{x}_N(0),\mathbf{q}_N(0))\} \arrow[d, "\alpha"'] & \{(\mathbf{x}_1(t),\mathbf{q}_1(t)),\ldots,(\mathbf{x}_N(t),\mathbf{q}_N(t))\} \\
\text{Description non spatialisée :} & \{\mathbf{x}_1(0),\ldots,\mathbf{x}_N(0)\} \arrow[r, "\text{modèle arbre indépendant des distances}"'] & \{\mathbf{x}_1(t),\ldots,\mathbf{x}_N(t)\} \arrow[u, "\alpha^{-1}"]
\end{tikzcd}
$$

FIG. 3.1 – *Diagramme d'agrégation d'une description spatialisée du peuplement en une description non spatialisée. L'opérateur $\alpha$ est simplement la projection de* $(\mathbf{x},\mathbf{q})$ *en* $\mathbf{x}$*, où* $\mathbf{x}$ *désigne les variables de taille de l'arbre et* $\mathbf{q}$ *ses coordonnées spatiales. Le problème est de définir l'opérateur de désagrégation* $\alpha^{-1}$*.*

d'estimateurs des caractéristiques du peuplement (Picard *et al.*, 2005b).

Dans l'optique de la désagrégation, la répartition spatiale des arbres n'est plus vue comme la résultante d'une dynamique mais, par un renversement des perspectives, comme une indicatrice des processus de la dynamique forestière. La désagrégation commence donc par un jeu d'inférence des processus de la dynamique à partir de la répartition spatiale des arbres.

## 3.1 La répartition spatiale, indicatrice des processus de la dynamique ?

Utiliser les répartitions spatiales des essences forestières pour en tirer des informations sur leur comportement dynamique est la première question de recherche à laquelle j'ai été confrontée (Picard, 1996; Picard & Bar-Hen, 2002; Bar-Hen & Picard, 2006a,b). La caractérisation des répartitions spatiales des plantes est du reste une question très ancienne et documentée dans la littérature (pour ne citer que quelques ouvrages en écologie : Greig-Smith, 1964; Pielou, 1969; Patil *et al.*, 1971; Upton & Fingleton, 1985; Dale, 1999). Une multitude d'outils mathématiques ont été développés (quadrats de taille fixe ou variable, méthodes de distances...), avant que n'émerge la théorie des processus ponctuels (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Cressie, 1993; Stoyan & Stoyan, 1994). L'utilisation des processus ponctuels en foresterie a connu un essor croissant depuis le début des années 90 (Penttinen *et al.*, 1992; Moeur, 1993; Sekretenko & Gavrikov, 1998; Stoyan & Penttinen, 2000; Goreaud,

2000; Parrott & Lange, 2004), et a d'abord été utilisée pour caractériser les répartitions spatiales des arbres (pour ne citer que quelques exemples relatifs aux forêts tropicales : Forman & Hahn, 1980; Pélissier, 1998; Forget *et al.*, 1999; Condit *et al.*, 2000).

D'un point de vue purement mathématique, inférer la méthode de simulation d'une répartition spatiale à partir de son observation est une question sans espoir, pour la simple et bonne raison qu'un même processus admet plusieurs façons d'être simulé. L'exemple le plus classique est celui des processus de Neyman-Scott, qui sont simulés en plaçant des points parents, puis des points enfants autour des points parents. Or un processus de Neyman-Scott est un processus de Cox (Møller & Waagepetersen, 2004), et peut donc aussi être simulé en générant un champ d'intensité puis, conditionnellement à cette intensité, un processus de Poisson inhomogène. Dès lors que définir un processus biologique consiste à plaquer une interprétation biologique sur un mécanisme de simulation, alors inférer un processus biologique à partir d'une répartition spatiale est également une question sans espoir. Pour reprendre l'exemple précédent, les processus de Neyman-Scott sont souvent interprétés comme des modèles pour la dispersion des enfants autour de leurs parents, donc reflétant la dynamique interne de la population. Les processus de Cox, quant à eux, sont souvent interprétés comme des modèles pour des environnements hétérogènes, donc reflétant des facteurs exogènes de la dynamique de la population. On ne pourra jamais faire la différence entre les deux en se limitant aux outils mathématiques. Il est nécessaire d'adjoindre des hypothèses biologiques, par exemple sur la relation entre les mécanismes biologiques et les échelles spatiales auxquelles elles se manifestent (Picard, 1996; Kelly *et al.*, 2004; Bar-Hen & Picard, 2006a,b).

Dans le cadre du projet au Mali, l'étude de la répartition spatiale des arbres a été à la base de la caractérisation de la végétation (Picard *et al.*, 2005a). Elle nous a surtout été utile pour élaborer une stratégie d'inventaire forestier, que ce soit pour estimer la richesse spécifique (Picard *et al.*, 2004b), ou la densité par une méthode de distances (Picard *et al.*, 2005b) ou de quadrats (Picard *et al.*, 2004c).

## 3.2 Le peuplement virtuel

Nous revenons à présent à la question de la désagrégation proprement dite, c'est-à-dire à la question de la définition de l'opérateur $\alpha^{-1}$ de la figure 3.1. Cette partie est essentiellement prospective : elle présente l'état d'avancée de recherches en cours, qui ont fait l'objet de deux communications orales mais pas de publication écrite.

### Position du problème

La question se pose en ces termes : étant donné une liste $\{\mathbf{x}_1, \ldots, \mathbf{x}_N\}$ de caractéristiques de taille individuelles, ou même étant donné la distribution $f(\mathbf{x})$ des caractéristiques individuelles et le nombre $N$ d'arbres, comment construire une description spatialisée $\{(\mathbf{x}_1, \mathbf{q}_1), \ldots, (\mathbf{x}_N, \mathbf{q}_N)\}$ du peuplement ? La solution que nous envisageons passe par la définition d'un processus ponctuel marqué dont les paramètres sont estimables à partir des informations $\{\mathbf{x}_1, \ldots, \mathbf{x}_N\}$ ou $f$ disponibles. Le calage du modèle suppose que l'on ait des peuplements de référence pour lesquels la description spatialisée est disponible : le processus ponctuel marqué sera alors défini de manière à être cohérent avec la répartition spatiale observée sur les peuplements de référence. Cette méthode de désagrégation suppose que les relations définies à partir des peuplements de référence restent valides pour les peuplements dont on ne dispose que d'une description non spatialisée.

La cohérence entre le processus ponctuel et les peuplements de référence sera évaluée sur la base de la capacité du processus ponctuel à reproduire (1) la répartition spatiale des arbres, (2) la distribution des tailles, et (3) la dépendance entre les tailles et la position des arbres. Le premier point peut être mis en œuvre en vérifiant que l'intensité du processus est égale à la densité des arbres et qu'un moment d'ordre 2 du processus (fonction $K$ de Ripley ou fonction de corrélation de paires, par exemple ; Cressie, 1993) est compatible avec son estimation sur le peuplement de référence. Le second point consiste simplement à vérifier que la distribution simulée est cohérente avec celle observée sur le peuplement de référence. Le troisième point est le plus délicat. Diverses fonctions ont été proposées pour caractériser la structuration spatiale de la marque d'un processus ponctuel marqué (Schlather, 2001; Parrott & Lange, 2004). Toutefois ces fonctions sont souvent difficiles à interpréter (Parrott & Lange, 2004), et il nous semble plus simple d'utiliser pour caractériser la relation entre la taille des arbres et leur position la fonction $K$ de Ripley conditionnelle sachant que l'arbre a une taille supérieure à un seuil, voire même la fonction $\gamma$ définie par (2.6) (Picard & Bar-Hen, 2002).

### Modélisation par des processus ponctuels marqués

La simulation d'un peuplement virtuel passe ainsi par l'utilisation d'un processus ponctuel marqué pour modéliser une répartition spatiale observée. La modélisation proprement dite de répartitions spatiales d'arbres par des processus ponctuels est le plus souvent limitée aux positions des arbres, modélisées par des processus non marqués (Rathbun & Cressie, 1994; Moeur,

1997; Batista & Maguire, 1998; Neeff *et al.*, 2005). Les processus les plus couramment adoptés pour modéliser des répartitions agrégées sont les processus de Cox, et plus précisément les processus de Neyman-Scott, de Cox log-normal ou de Cox « shot noise » (Brix & Chadoeuf, 2002; Møller & Waagepetersen, 2004), tandis que les processus de Gibbs ont la préférence pour les répartitions régulières (Møller & Waagepetersen, 2004; Neeff *et al.*, 2005). La modélisation de répartitions spatiales d'arbres par des processus ponctuels marqués semble une préoccupation récente (Kokkila *et al.*, 2002; Penttinen, 2004), même si des constructions empiriques plus anciennes existent (Pielou, 1960; Hanus *et al.*, 1998).

Une façon simple de définir un processus ponctuel marqué est de superposer un processus ponctuel non marqué sur un champ aléatoire indépendant ; la marque d'un point est alors la valeur du champ à sa position :

$$\Psi = \bigcup_{\mathbf{q} \in \Phi} [\mathbf{q}, Z(\mathbf{q})]$$

où $\Phi$ est un processus ponctuel non marqué, $Z$ un champ aléatoire indépendant de $\Phi$, et $\Psi$ le processus ponctuel marqué résultant de la superposition des deux. Cette construction est appelé marquage géostatistique, marquage externe, ou modèle de champ aléatoire (Schlather, 2002; Penttinen, 2004), et Schlather *et al.* (2004) a proposé un test pour voir si la position des points d'un processus ponctuel marqué est indépendante de leur marque. Cette construction a l'avantage d'être facile à simuler et modéliser, puisque la position des arbres et leur taille sont traitées séparément. La structuration spatiale des tailles est alors typiquement décrite par un variogramme, modélisée par une fonction de covariance, et simulée par une méthode de simulation de champ aléatoire (Schlather, 1999; Lantuéjoul, 2002).

Cependant dans les peuplements forestiers auxquels nous avons eu affaire, que ce soit en Guyane (forêt tropicale humide) ou au Mali (forêt tropicale sèche), le diamètre des arbres n'est pas indépendant de leur position. De plus la répartition spatiale des arbres ne présente pas qu'un seul mode de répartition (tout agrégé ou tout régulier) : la répartition spatiale, toutes espèces confondues, est régulière à petites distances et agrégée à grandes distances (Picard *et al.*, 2001). La régularité est liée aux gros arbres tandis que l'agrégation est liée aux petits arbres (Picard & Bar-Hen, 2002). Comme on l'a vu, cette structuration spatiale peut s'expliquer par la compétition. Une façon de définir un processus ponctuel marqué reproduisant les répartitions observées serait alors de construire un modèle arbre dépendant des distances simplifié à l'extrême, considéré comme un processus ponctuel dynamique (Rathbun & Cressie, 1994), et qui mimerait l'effet rétro-actif de la compétition sur la répartition spatiale.

## 3.3 Perspectives

Définir une famille de processus ponctuels marqués capable de reproduire les caractéristiques d'un peuplement forestier tout en offrant suffisamment de souplesse pour s'adapter à différents types de peuplement reste une gageure. Les processus ponctuels dynamiques qui miment la compétition inter-arbres seraient une solution, mais d'une part le temps de calcul pour réaliser une simulation reste long et, d'autre part, l'estimation de leurs paramètres reste problématique (ce problème n'étant du reste pas indépendant de la longueur des temps de calculs). Les processus de Gibbs pourraient offrir une alternative intéressante, si tant est que la modélisation de l'agrégation à grandes distances ne pose pas de problèmes (Møller & Waagepetersen, 2004).

Une question laissée par ailleurs en suspens est celle de la diversité spécifique. L'espèce peut être vue comme une marque discrète. De nombreux outils ont été développés pour analyser les processus ponctuels bivariés (fonction $K$ intertype de Ripley, fonction $J$, etc. ; van Lieshout & Baddeley, 1999; Goreaud & Pélissier, 2003; Bar-Hen & Picard, 2006a). En forêt tropicale, l'analyse des interactions entre répartitions spatiales des espèces deux à deux conclut le plus souvent à l'indépendance (Dessard *et al.*, 2004). Or l'indépendance deux à deux ne signifie pas que les $s$ espèces sont indépendamment réparties. On observe du reste en forêt tropicale des interactions entre les répartitions spatiales de groupes d'espèces, ou entre la répartition spatiale d'une espèce et la répartition spatiale des autres espèces. La modélisation par un processus ponctuel multivarié des répartitions spatiales des espèces renvoie en fin de compte à la création de groupes d'espèces (prochain chapitre), la formation des groupes devant être raisonnée ici en fonction des caractéristiques des répartitions spatiales des espèces et de leurs interactions (Loussier, 2003).

# 4
# Groupes d'espèces

Introduire la diversité spécifique dans les modèles de dynamique forestière ne pose en principe pas de problème : il suffit de démultiplier les jeux de paramètres par le nombre d'espèces. Cependant le nombre d'espèces dans les forêts tropicales humides est considérable (Whitmore, 1998). De plus la répartition des individus entre les espèces n'est pas uniforme : peu d'espèces sont abondantes et une grande majorité d'espèces sont rares. Typiquement, si on range les espèces par ordre décroissant d'abondance, le nombre d'individus par espèce décroît de manière exponentiel en fonction du rang. Cette grande richesse spécifique pose rapidement des problèmes d'estimation des paramètres, d'autant plus gênants que les espèces sont rares (donc les tailles d'échantillons petites).

Pour contourner cette difficulté et augmenter la taille des échantillons utilisés pour estimer les paramètres spécifiques aux espèces, la solution couramment adoptée consiste à former des groupes d'espèces. Cette astuce de modélisation rejoint du reste une préoccupation des écologues, à savoir justifier la biodiversité des forêts tropicales humides (Barot & Gignoux, 2004). Les groupes d'espèces formés pour les modèles ont ainsi pu contribuer au débat sur la redondance des fonctions écologiques des espèces, le « saint Graal » des écologues étant de trouver des groupes fonctionnels d'espèces, c'est-à-dire des groupes d'espèces ayant la même fonction écologique au sein de l'écosystème forestier (Gitay *et al.*, 1999; Gourlet-Fleury *et al.*, 2005a).

Mon point de vue est beaucoup plus pragmatique : pourquoi et comment faire des groupes d'espèces pour les modèles de dynamique forestière ? D'un

point de vue combinatoire, le nombre de façon de former $g$ groupes d'espèces à partir de $s$ espèces est le nombre de Stirling de deuxième espèce, noté $S_s^g$ (Abramowitz & Stegun, 1964, p.824). À $g$ fixé, $S_s^g \sim g^s/g!$ lorsque $s \to \infty$, c'est-à-dire que $S_s^g$ croît extrêmement rapidement. Pour les valeurs de $s$ et $g$ couramment rencontrées, on ne peut pas envisager en pratique de passer en revue tous les groupes possibles. Des méthodes heuristiques sont donc utilisées pour former les groupes d'espèces.

Lorsque j'ai eu à construire des modèles de dynamique pour les forêts tropicales, j'ai utilisé certaines de ces méthodes heuristiques pour construire des groupes d'espèces. Dans un second temps, je me suis demandé si la formation de groupes ne pouvait pas être systématisée par l'utilisation de critères à optimiser, partant du principe que la formation de groupes est aussi une forme d'agrégation de modèle.

## 4.1 Création de groupes d'espèces

Cette partie résume les résultats d'un travail de synthèse bibliographique (Gourlet-Fleury *et al.*, 2005a) et mon expérience dans la formation de groupes d'espèces pour les modèles (Lahoreau *et al.*, 2002; Picard *et al.*, 2003b; Sist *et al.*, 2003b).

### L'individu statistique est l'espèce

La façon la plus immédiate de former des groupes d'espèces est d'utiliser un critère de dissimilarité entre espèces afin de regrouper les espèces les plus semblables. Cette démarche peut être suivie indépendamment du modèle de dynamique forestière en construction, dès lors que le critère de dissimilarité ne fait pas intervenir les équations du modèle. Le critère de dissimilarité peut même ne pas être formalisé, s'il s'appuie sur une connaissance écologique d'expert. On retrouve alors tous les découpages d'espèces dits « subjectifs » (Gitay *et al.*, 1999), dont le plus marquant partitionne les espèces entre pionnières et non-pionnières (Swaine & Whitmore, 1988). Le critère de dissimilarité peut aussi être arbitraire, par exemple lorsque les espèces sont regroupées en catégories commerciales (Wan Razali, 1986; Vanclay, 1989; Boscolo & Vincent, 1998; Sist *et al.*, 2003b). Mais le plus souvent, quand il s'agit de construire un modèle de dynamique forestière, le critère de dissimilarité s'appuie sur des caractéristiques spécifiques liées aux processus modélisés : chaque espèce sera décrite par un ensemble de variables qui caractérisent sa croissance, sa mortalité et son recrutement, et le critère de dissimilarité sera défini à partir de ces variables. Former des groupes d'es-

pèces se ramènent alors à analyser un tableau $s$ espèces $\times p$ variables, et la méthode de référence est la classification automatique (Favrichon, 1994; Collinet, 1997; Köhler & Huth, 1998; Finegan *et al.*, 1999; Köhler *et al.*, 2000; Huth & Ditzer, 2001; Köhler *et al.*, 2001; Lahoreau *et al.*, 2002; Phillips *et al.*, 2002). Dans cette approche, les groupes sont formés indépendamment du modèle (et souvent antérieurement au modèle). Les variables utilisées pour la classification automatique peuvent être des statistiques descriptives d'échantillons d'arbres (par exemple l'accroissement diamétrique moyen et son quantile à 95 % pour caractériser la croissance), ou bien des paramètres issus d'un modèle arbre préliminaire (par exemple les coefficients d'une régression linéaire des accroissements diamétriques individuels par rapport à un indice de compétition ; Lortet, 1998; Picard *et al.*, 2003b). Dans tous les cas, la question de la pertinence des variables spécifiques utilisées pour définir l'indice de dissimilarité par rapport au modèle en construction reste en suspens.

### L'individu statistique est l'arbre

Une autre approche pour construire des groupes d'espèces consiste à raisonner au niveau de l'arbre. Un modèle individuel est ajusté et le raisonnement s'appuie sur les résidus de ce modèle pour former les groupes. Cette approche a l'avantage de faire ressortir les variances intra- et inter-espèces et de s'appuyer dessus pour former les groupes. La décision de fusionner deux espèces ou deux groupes d'espèces au sein d'un même groupe est relativement simple : le modèle avec effet espèce s'écrit typiquement

$$Y_{si} = f(X_{si}; \boldsymbol{\theta} + \boldsymbol{\alpha}_s) + \varepsilon_{si}$$

où $Y_{si}$ est la variable à expliquer du $i^{\text{e}}$ individu de la $s^{\text{e}}$ espèce, $X$ est la variable explicative, $\varepsilon$ est le résidu, $\boldsymbol{\theta}$ est le vecteur des paramètres du modèle $f$ pour l'espèce 1, et $\boldsymbol{\alpha}_s$ (avec $\boldsymbol{\alpha}_1 = \mathbf{0}$) est l'effet de l'espèce 2 sur les valeurs des paramètres. Tester si les deux espèces doivent être réunies au sein du même groupe revient à tester $\boldsymbol{\alpha}_2 = \mathbf{0}$, ce qui revient par exemple à faire un test de Fisher-Snedecor dans le cas du modèle linéaire (Vanclay, 1991). Lorsqu'il y a plus de deux espèces, tester un effet espèce global n'est pas plus compliqué, mais le problème de la partition des espèces en groupes se pose dès lors que l'hypothèse nulle $\boldsymbol{\alpha}_s = \mathbf{0}$ pour tout $s$ est rejetée. Comme cela a été dit précédemment, on ne peut pas envisager de passer en revue toutes les façons de grouper les espèces du fait du très grand nombre de possibilités.

Différentes méthodes ont alors été proposées pour construire les groupes à partir de comparaisons deux à deux : Vanclay (1991, 1992) utilise une méthode séquentielle où les espèces sont examinées par ordre d'abondance dé-

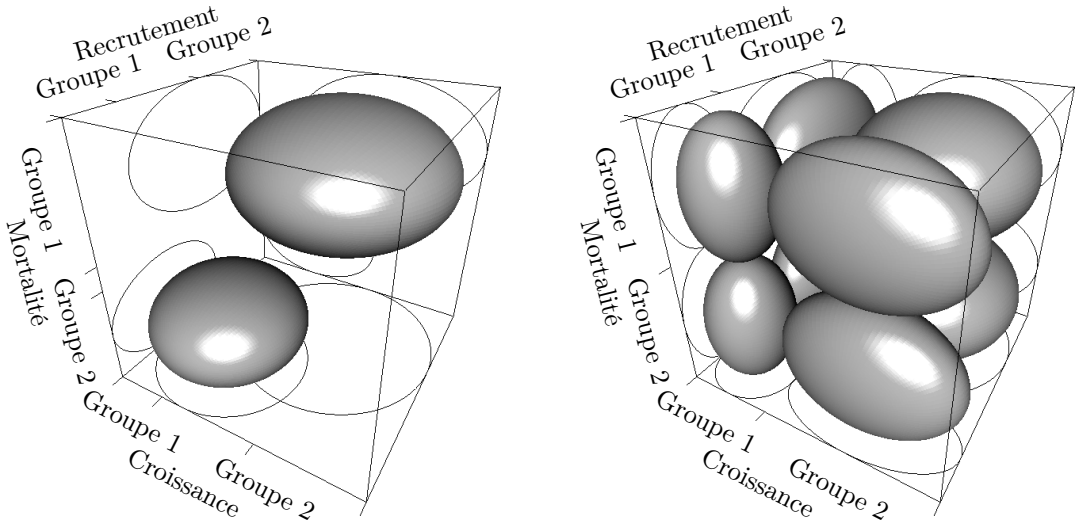
croissante, et où toute espèce significativement différente des groupes déjà formés devient élément fondateur d'un nouveau groupe ; Gourlet-Fleury (1997) et Gourlet-Fleury & Houllier (2000) utilisent une méthode itérative assez semblable à celle de Vanclay mais où de plus, à chaque itération, le modèle $f$ est modifié au sein de chaque groupe pour se conformer au mieux aux données observées dans ce groupe.

Cette façon de former des groupes au niveau de description de l'arbre mêle ainsi intimement le processus de formation des groupes et l'ajustement de modèles individuels. Elle s'oppose en cela aux méthodes présentées au paragraphe précédent, où la formation des groupes se faisait indépendamment du modèle de dynamique forestière. C'est pourquoi l'approche présentée dans ce paragraphe a été utilisée pour des modèles arbre. Son utilisation dans le cadre de modèle de distribution nécessiterait de passer par l'ajustement de modèles statistiques tels que la régression logistique. En outre l'approche présentée dans ce paragraphe a l'avantage, par rapport à celle du paragraphe précédent, que le nombre de groupes d'espèces est un résultat du processus de formation des groupes et n'a pas à être fixé *a priori*.

### Groupes globaux et groupes de processus

Jusqu'à présent nous n'avons pas précisé comme s'articulent les groupes d'espèces vis-à-vis des processus modélisés de la dynamique forestière. Nous distinguerons trois composantes : croissance, recrutement et mortalité. Deux approches peuvent être suivies, qui sont schématisées sur la figure 4.1 (Gourlet-Fleury *et al.*, 2005a) : (a) des groupes globaux sont construits dans l'espace des variables de croissance $\times$ variables de mortalité $\times$ variables de recrutement ; (b) des groupes de processus sont construits séparément dans chacun de ces trois espaces. Confrontons l'approche par groupes globaux où $g$ groupes sont formés à l'approche par groupes de processus où $g$ groupes sont formés pour chacune des trois composantes de la dynamique forestière. Dans le premier cas chaque espèce est rattachée à un groupe, c'est-à-dire que le découpage en groupes est défini comme une surjection $\phi$ de $\{1,\ldots,s\}$ dans $\{1,\ldots,g\}$, où $s$ est le nombre d'espèces. Dans le second cas chaque espèce est rattachée à un triplet de groupes, c'est-à-dire que le découpage en groupe est défini comme une application $\psi$ de $\{1,\ldots,s\}$ dans $\{(1,1,1),(1,1,2),\ldots,(g,g,g)\}$. Un même individu, selon qu'il est soumis au module recrutement, croissance ou recrutement, bascule donc d'un groupe dans un autre. Contrairement à $\phi$, $\psi$ n'est pas nécessairement surjective puisqu'on n'est pas assuré que chaque combinaison de groupes de processus sera représenté par une espèce. L'ensemble $\psi(\{1,\ldots,s\})$ des combinaisons observées parmi celles possibles dépendra des relations entre les trois com-

posantes de la dynamique forestière : plus les relations seront fortes, plus les combinaisons observées seront restreintes et plus l'approche par groupes de processus se rapprochera de l'approche par groupes globaux (Gourlet-Fleury *et al.*, 2005a).




(a) (b)

FIG. 4.1 – *Formation de deux groupes d'espèces (a) dans l'espace formé par l'axe de croissance × l'axe de mortalité × l'axe de recrutement, (b) séparément sur chacun des axes. Dans ce cas de figure chaque composante (croissance, mortalité, recrutement) est caractérisée par une variable.*

En termes de nombre de paramètres à estimer, il est important de noter que les deux approches conduisent au même nombre de paramètres : si $n_c$, $n_r$ et $n_m$ sont les nombres de paramètres à estimer pour respectivement les modules de croissance, recrutement et mortalité, dans les deux cas de figure le nombre total de paramètres à estimer est $(n_c + n_r + n_m)g$. L'approche par groupes de processus aboutit ainsi, à nombre de paramètres à estimer égal, à une description de la diversité spécifique plus fine que l'approche par groupes globaux, puisque ce sont potentiellement $g^3$ comportements au lieu de $g$ qui sont décrits.

L'approche par groupes globaux a souvent été coïncidente avec les méthodes de découpage utilisant l'espèce comme unité statistique, tandis que l'approche par groupes de processus était coïncidente avec les méthodes utilisant l'arbre comme unité statistique. La raison en est simplement que la classification automatique est souvent appliquée à un tableau de variables

composites (variables de croissance, de mortalité ou de recrutement), tandis que des modèles individuels différents sont ajustés pour chacune des trois composantes de la dynamique forestière. Mais rien n'empêche de procéder autrement, comme nous avons pu le montrer en construisant des groupes de processus à l'aide de classifications automatiques (Picard *et al.*, 2003b).

## 4.2 Critères pour former des groupes d'espèces

Les différentes recettes pour former des groupes d'espèces ne présument en rien de leur impact sur les prédictions du modèle : les méthodes d'agrégation utilisant l'espèce comme unité statistique laisse en suspens la question de la pertinence des variables spécifiques retenues pour agréger les espèces, tandis que les méthodes utilisant l'arbre comme unité statistique, bien qu'offrant des critères d'évaluation au niveau individuel, n'offrent pas de critère d'évaluation au niveau du peuplement. C'est pourquoi j'ai cherché, en collaboration avec des collègues, à reformuler la question de l'agrégation en groupes d'espèces comme un problème d'optimisation d'un critère dépendant des prédictions du modèle.

### Minimisation de l'erreur d'agrégation

Dans un premier temps, j'ai considéré le découpage en groupes d'espèces comme une agrégation sur un espace de paramètres, et ai cherché à minimiser l'erreur d'agrégation résultante. Je résume ici cette approche, qui a été développée dans Picard & Franc (2003), en termes aussi généraux que possible. Soit $\mathbf{x}_{it}$ l'état des arbres de l'espèce $i$ du peuplement forestier au temps $t$. Dans le cas des modèles de distribution par exemple, $\mathbf{x}_{it}$ sera la distribution diamétrique de l'espèce $i$ au temps $t$. Soit $E \ni \mathbf{x}$ l'espace des phases. L'état du peuplement au temps $t$ est défini par la collection des $\mathbf{x}_{it}$ et appartient à $s \times E$, où $s$ est le nombre d'espèces. Soit $\boldsymbol{\theta}_i$ les paramètres spécifiques de l'espèce $i$ ; le modèle de dynamique forestière au niveau espèce peut être vu comme une famille d'opérateurs $U_t(\boldsymbol{\theta}_1, \ldots, \boldsymbol{\theta}_s)$ indexée par le temps qui fait passer de $\{\mathbf{x}_{10}, \ldots, \mathbf{x}_{s0}\}$ à $\{\mathbf{x}_{1t}, \ldots, \mathbf{x}_{st}\}$. L'opérateur d'agrégation, noté $\alpha_\psi$, opère sur $\{\mathbf{x}_{1t}, \ldots, \mathbf{x}_{st}\}$ qu'il transforme en $\{\mathbf{X}_{1t}, \ldots, \mathbf{X}_{gt}\}$, où $g$ est le nombre de groupes d'espèces et $\mathbf{X}_{jt}$ décrit l'état des arbres du groupe d'espèces $j$ au temps $t$. L'opérateur d'agrégation dépend de la surjection $\psi$ de $\{1, \ldots, s\}$ dans $\{1, \ldots, g\}$ qui définit le découpage en groupes. Par exemple, si $\mathbf{x}_{it}$ est la distribution diamétrique de l'espèce $i$ au temps $t$,

$$\mathbf{X}_{jt} = \sum_{i \in \psi^{-1}(j)} \mathbf{x}_{it}$$

Le modèle de dynamique forestière au niveau groupe d'espèces s'écrit $U_t(\boldsymbol{\Theta}_1, \ldots, \boldsymbol{\Theta}_s)$, où $\boldsymbol{\Theta}_j$ est le vecteur des paramètres spécifiques au groupe d'espèces $j$. Concrètement, le paramètre $\boldsymbol{\Theta}_j$ du $j^{\text{e}}$ groupe d'espèces est celui estimé à partir du jeu de données qui rassemble toutes les espèces de $\psi^{-1}(j)$. Dans certains cas simples, on peut en déduire une relation explicite entre $\boldsymbol{\Theta}_j$ et les $\boldsymbol{\theta}_i$, $i \in \psi^{-1}(j)$ (Picard & Franc, 2003). Le diagramme d'agrégation résultant est présenté dans la figure 4.2. On pourra remarquer que la dimension de l'espace de départ $s \times E$ est la même que celle de l'espace d'arrivée $g \times E$, ce qui peut sembler en contradiction avec la théorie de l'agrégation. En fait c'est le nombre de paramètres qui a été réduit, et une façon de lever la contradiction est de considérer les paramètres comme des variables d'état qui restent constantes, de sorte que l'on passe d'un espace de dimension $\dim(E) + s$ à un espace de dimension inférieure $\dim(E) + g$ (Picard & Franc, 2003).

$$\begin{tikzcd}
\text{Niveau espèces :} & \{\mathbf{x}_{10}, \ldots, \mathbf{x}_{s0}\} \arrow[r, "U_t(\boldsymbol{\theta}_1, \ldots \boldsymbol{\theta}_s)"] \arrow[d, "\alpha_\psi"'] & \{\mathbf{x}_{1t}, \ldots, \mathbf{x}_{st}\} \arrow[d, "\alpha_\psi"] \\
\text{Niveau groupes d'espèces :} & \{\mathbf{X}_{10}, \ldots, \mathbf{X}_{gt}\} \arrow[r, "U_t(\boldsymbol{\Theta}_1, \ldots \boldsymbol{\Theta}_g)"'] & \{\mathbf{X}_{1t}, \ldots, \mathbf{X}_{gt}\}
\end{tikzcd}$$

FIG. 4.2 – *Diagramme d'agrégation correspondant à la formation de groupes d'espèces.*

L'agrégation est parfaite si le diagramme est commutatif. Dans le cas contraire on introduit l'erreur d'agrégation (O'Neill & Rust, 1979) :

$$e(t) = \|[U_t(\boldsymbol{\Theta}_1, \ldots \boldsymbol{\Theta}_g) \circ \alpha_\psi - \alpha_\psi \circ U_t(\boldsymbol{\theta}_1, \ldots \boldsymbol{\theta}_s)](\{\mathbf{x}_{10}, \ldots, \mathbf{x}_{s0}\})\|$$

où $\|.\|$ est une norme de $g \times E$. Cette erreur représente l'écart au temps $t$ entre les prédictions du modèle basé sur des groupes d'espèces et celles du modèle basé sur toutes les espèces, l'agrégation en groupes étant faite *a posteriori*. Lorsque $g = s$ (un groupe est une espèce), $\psi$ et $\alpha_\psi$ sont l'identité, $\boldsymbol{\Theta}_i$ s'identifie à $\boldsymbol{\theta}_i$, et l'erreur d'agrégation atteint sa valeur minimale (zéro). L'erreur d'agrégation constitue un critère pour évaluer un découpage en groupes $\psi$ : plus $e(t)$ est petit, moins l'agrégation en groupes d'espèces n'a d'impact sur les prédictions du modèle. On pourrait ainsi sur la base de ce critère comparer les différentes méthodes présentées au paragraphe 4.1.

On peut également utiliser l'erreur d'agrégation $e(t)$ comme critère à optimiser et rechercher à l'aide d'un algorithme d'optimisation combinatoire

celle des surjections $\psi$ qui, parmi les $S_s^g$ possibilités, minimise $e(t)$. Cette approche a été suivie dans Picard & Franc (2003) en utilisant un algorithme de recuit simulé et en se plaçant à l'état stationnaire ($t \to \infty$). Soit $e_{\min}(g)$ l'erreur d'agrégation minimale obtenue avec un découpage en $g$ groupes (il va de soi que $e_{\min}(s) = 0$). Le graphe de $e_{\min}(g)$ en fonction de $g$ peut servir de support pour décider du nombre de groupes d'espèces à former (voir figure 4.3 comme exemple tiré de Picard & Franc, 2003).

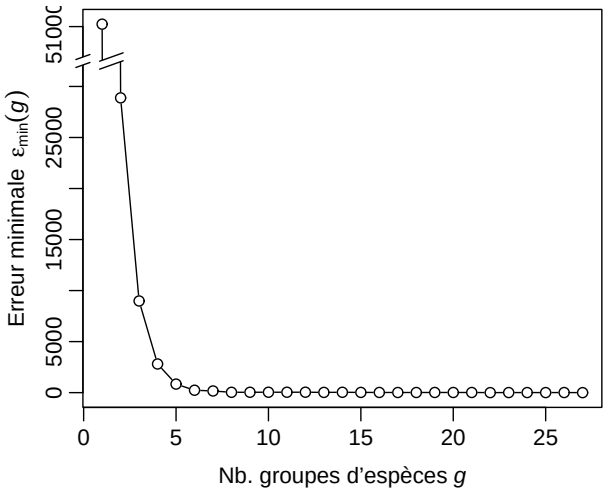



FIG. 4.3 – *Erreur d'agrégation minimale en fonction du nombre de groupes d'espèces $g$, pour un modèle à base d'EDP de la forêt guyanaise à Paracou (Picard & Franc, 2003). Le nombre total d'espèces est $s = 27$. L'erreur d'agrégation minimale chute brutalement jusqu'à $g = 6$. L'axe des $y$ est coupé pour permettre la représentation du premier point.*

### Maximisation du gain de précision

L'erreur d'agrégation est un critère qui fait fi de l'incertitude d'estimation des paramètres : les valeurs des $\boldsymbol{\theta}_i$ et des $\boldsymbol{\Theta}_j$ sont fixées. Ce critère n'a donc de sens en toute rigueur que si les caractéristiques des espèces sont bien connues. Dans ce cas l'intérêt de former des groupes d'espèces est limité, la puissance des ordinateurs actuels étant telle que simuler $s$ espèces ou $g$ groupes d'espèces ne change pas la donne en termes de temps de calcul ou d'algorithmes numériques. L'intérêt des groupes d'espèces, comme nous l'avons dit au début, est lié à l'estimation des paramètres spécifiques, puisque la taille d'échantillon pour un groupe d'espèces sera la somme des tailles d'échantillon des espèces qui le compose. Ma réflexion a donc évo-

lué, dans un second temps, vers un critère tenant compte de la variabilité d'échantillonnage. Cette partie est plus prospective et présente des pistes de recherche que j'ai seulement commencé à explorer.

On considère désormais que les paramètres spécifiques sont des estimateurs construits sur des échantillons, donc des vecteurs aléatoires $\widehat{\boldsymbol{\theta}}_i$ et $\widehat{\boldsymbol{\Theta}}_j$. Les prédictions du modèles sont donc elles-mêmes des variables aléatoires, le modèle étant stochastique (stochasticité liée à l'échantillonnage). Soit $\mathbf{X}_{jt}$ l'espérance de l'état prédit pour le groupe d'espèces $j$ par le modèle qui fonctionne au niveau de l'espèce :

$$\{\mathbf{X}_{1t},\ldots,\mathbf{X}_{gt}\} = \mathrm{E}\Big\{[\alpha_\psi \circ U_t(\widehat{\boldsymbol{\theta}}_1,\ldots,\widehat{\boldsymbol{\theta}}_s)](\{\mathbf{x}_{10},\ldots,\mathbf{x}_{s0}\})\Big\}$$

et soit $\widehat{\mathbf{X}}_{jt}$ l'état (aléatoire) prédit pour le groupe d'espèces $j$ par le modèle qui fonctionne au niveau des groupes d'espèces :

$$\{\widehat{\mathbf{X}}_{1t},\ldots,\widehat{\mathbf{X}}_{gt}\} = [U_t(\widehat{\boldsymbol{\Theta}}_1,\ldots,\widehat{\boldsymbol{\Theta}}_g) \circ \alpha_\psi](\{\mathbf{x}_{10},\ldots,\mathbf{x}_{s0}\})$$

L'erreur d'agrégation :

$$e(t) = \Big\|\mathrm{E}\Big(\{\widehat{\mathbf{X}}_{1t},\ldots,\widehat{\mathbf{X}}_{gt}\}\Big) - \{\mathbf{X}_{1t},\ldots,\mathbf{X}_{gt}\}\Big\|$$

est ainsi égale à la norme du biais $\mathbf{B}_{jt} = \mathrm{E}(\widehat{\mathbf{X}}_{jt}) - \mathbf{X}_{jt}$. Or ce n'est pas tant le biais qui nous intéresse que l'erreur quadratique. On est donc amené à introduire un nouveau critère tel que :

$$\begin{aligned} e^*(t) &= \Big|\{\ldots,\mathrm{E}[{}^t(\widehat{\mathbf{X}}_{jt} - \mathbf{X}_{jt}).(\widehat{\mathbf{X}}_{jt} - \mathbf{X}_{jt})],\ldots\}\Big| \\ &= \Big|\{\ldots,\mathrm{Var}(\widehat{\mathbf{X}}_{jt}) + {}^t\mathbf{B}_{jt}.\mathbf{B}_{jt},\ldots\}\Big| \end{aligned}$$

où $\mathrm{Var}(\widehat{\mathbf{X}}_{jt}) = \mathrm{E}[{}^t(\widehat{\mathbf{X}}_{jt} - \mathrm{E}(\widehat{\mathbf{X}}_{jt})).(\widehat{\mathbf{X}}_{jt} - \mathrm{E}(\widehat{\mathbf{X}}_{jt}))]$, « . » est un produit scalaire de $E$ et $|\,.\,|$ est une norme de $g\mathbf{R}$. Contrairement à l'erreur d'agrégation qui atteint sa valeur minimale en l'absence d'agrégation (un groupe est une espèce), $e^*(t)$ n'atteint pas forcément sa valeur minimale pour $g = s$ du fait du terme de variance : un découpage des espèces en groupes peut entraîner une diminution de la variance qui compense et même au-delà le biais engendré par ce découpage, ce qui justifierait le fait même de réaliser des groupes d'espèces.

Là encore le critère $e^*(t)$ peut être utilisé pour comparer différentes méthodes de création de groupes d'espèces ou, dans une optique d'optimisation combinatoire, pour rechercher le découpage $\psi$ qui minimise ce critère.

## 4.3 Perspectives

La création de groupes d'espèces peut ainsi être ramenée à un problème d'optimisation combinatoire d'un critère $e^*(t)$ (erreur quadratique) ou $e(t)$ (erreur d'agrégation ou biais). Cette approche n'est pas pour autant la panacée. D'une part des modalités pratiques de mise œuvre de cette approche restent à être définies : quelle norme de l'espace $E$ choisit-on ? Quel opérateur d'agrégation adopte-t-on ? Quel temps $t$ et quel état initial du peuplement prend-on comme référence ? (on pourrait également envisager de minimiser une quantité telle que $\int_0^\infty e(t)\,dt$). D'autre part la chaîne de calculs nécessaire pour calculer une valeur de $e(t)$ pour un découpage $\psi$ donné peut s'avérer très lourde pour peu que le modèle de dynamique forestière soit complexe, en particulier si le seul recours pour calculer les espérances et les variances est d'utiliser leur expression empirique sur un grand nombre de simulations du modèle. Or les algorithmes numériques d'optimisation combinatoire (typiquement recuit simulé ou algorithme génétique) requièrent un tel calcul à de nombreuses reprises. Le temps de calcul nécessaire pour trouver le découpage $\psi$ optimal peut alors s'avérer prohibitif. Une dernière raison qui n'est pas la moindre est que les groupes d'espèces ainsi obtenus peuvent s'avérer incohérents vis-à-vis des tempéraments écologiques connus des espèces (Picard & Franc, 2003).

Les méthodes heuristiques pour former des groupes d'espèces comme celles exposées dans le paragraphe 4.1 sont donc plus que jamais d'actualité. De nouvelles méthodes pourraient être testées. Par exemple, pour mieux comprendre la relation entre groupes globaux et groupes de processus, on pourrait envisager de faire des classifications automatiques sur des groupes de variables indépendantes en en comparant les résultats avec une classification automatique sur l'ensemble des variables. Des tests pourraient être développés pour tester la relation entre deux classifications en groupes d'espèces. Une question qui reste en suspens également, lorsque l'unité statistique est l'espèce, est la détermination du nombre de groupes à créer.

Ces méthodes supposent que les données relatives à chaque espèce sont suffisamment abondantes. En amont de la question de la formation des groupes reste donc la question du traitement à réserver aux espèces rares. Celles-ci incluent les espèces avec de très petits effectifs, et n'excluent pas les espèces pour lesquelles une partie des variables caractéristiques sont données manquantes. Plusieurs stratégies sont possibles : rassembler ces espèces dans un groupe fourre-tout, les ignorer, ou les rattacher (par des méthodes à définir) à des groupes existants. Une alternative qui fait son chemin consiste à utiliser des « proxies » (Gourlet-Fleury *et al.*, 2005a), c'est-à-dire des variables faciles à mesurer qui viendraient en substitut des données manquantes

ou peu abondantes (par exemple un « proxy » de la vitesse de croissance en diamètre est la densité du bois, les bois étant d'autant plus denses que la vitesse de croissance est lente). Presque tout reste à être fait dans ce domaine, et notamment évaluer l'impact de ces différentes stratégies sur les prédictions du modèle.

Enfin le problème pourrait être posé différemment à sa base en considérant l'espèce non plus comme une variable qualitative mais en considérant une densité continue d'espèces, ce qui revient à remplacer la collection $\boldsymbol{\theta}_1, \ldots, \boldsymbol{\theta}_s$ des paramètres spécifiques des espèces par une densité $f(\boldsymbol{\theta})$ telle que $f(\boldsymbol{\theta})\, d\boldsymbol{\theta}$ est le nombre d'espèces dont les caractéristiques sont $\boldsymbol{\theta} \pm d\boldsymbol{\theta}$. Les espèces en forêt tropicale humide sont suffisamment nombreuses pour que ce formalisme ait un sens. De plus les caractéristiques des espèces se structurent plus en continuums qu'en paquets distincts (cf. Gourlet-Fleury, 1997, figure 4.14 p.124 comme un exemple parmi tant d'autres). Enfin ce formalisme serait facile à utiliser avec des modèles de distribution à base d'équations aux dérivées partielles.

# 5
# Les modèles de distribution

Les modèles de distribution décrivent la dynamique du peuplement par des flux (de croissance, de mortalité) entrant et sortant de chaque partie du support de la distribution (figure 5.1). Ils résultent donc d'une équation de conservation sur chacune de ces parties, le recrutement intervenant comme une condition aux limites. Selon que la distribution est discrète ou continue, on obtiendra des modèles à base d'équations aux dérivées partielles (EDP) ou des modèles matriciels. Le support est généralement unidimensionel (et correspond au diamètre des arbres), mais sans aucune perte de généralité il peut être multidimensionel (voir Picard & Franc, 2001 pour un exemple bivarié, avec une distribution par rapport au diamètre et à la hauteur des arbres).

Cette définition exclut les modèles comme ceux de Alder (1979); Borders *et al.* (1987); Knoebel & Burkhart (1991); Nepal & Somers (1992); Lindsay *et al.* (1996); Tang *et al.* (1997) qui reconstruisent la distribution (typiquement diamétrique) à partir de paramètres ou de moments de la distribution. Dans ces modèles, c'est l'évolution temporelle des paramètres ou des moments qui est modélisée, et non pas celle de la distribution elle-même. Ces modèles sont donc en fait des modèles de peuplement (au sens de la définition donnée p.29) couplés à un opérateur de désagrégation permettant de passer du niveau du peuplement au niveau de la distribution (figure 5.2).

Les modèles à base d'EDP et les modèles matriciels ont curieusement eu des implications différentes en foresterie : autant les modèles matriciels ont été très utilisés, autant l'utilisation des EDP est restée assez marginale. La

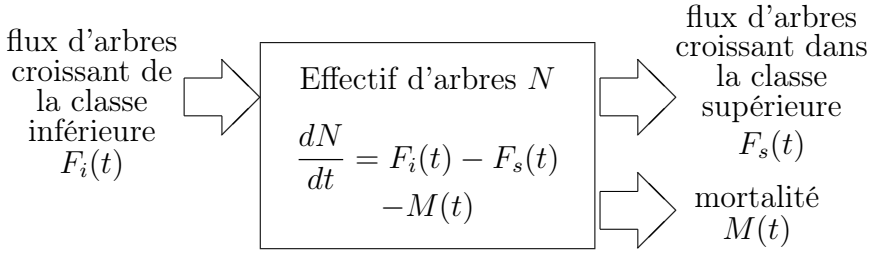



FIG. 5.1 – *Flux entrant et sortant d'une partie du support de la distribution qui décrit le peuplement. Dans le cas d'une distribution diamétrique par exemple, le rectangle représente un intervalle de diamètres.*

$$\begin{tikzcd}
\text{Niveau distribution :} & f(.,\theta_t) & f(.,\theta_{t'}) \\
\text{Niveau peuplement :} & \theta_t \arrow[u, "\alpha^{-1}"] \arrow[r, "\text{modèle}"'] & \theta_{t'} \arrow[u, "\alpha^{-1}"']
\end{tikzcd}$$

FIG. 5.2 – *Modèle de peuplement désagrégatif : $f$ est la distribution qui dépend de paramètres ou moments $\theta$ ; le modèle prédit l'évolution entre les instants $t$ et $t' > t$ de ces paramètres ou moments ; $\alpha^{-1}$ est un opérateur de désagrégation qui donne la distribution $f$ en fonction de ses paramètres ou moments.*

simplicité du formalisme matriciel (aussi bien d'un point de vue théorique que d'un point de vue pratique, pour programmer des simulations), et sa parenté avec des concepts utilisés couramment par les forestiers (cf. § 1.1), expliquent probablement le « succès » des modèles matriciels. Ce succès reste tout relatif, puisque cette même simplicité des modèles matriciels motive leur mise au rebut par bon nombre de chercheurs en foresterie. Je résumerai tout d'abord les résultats que j'ai obtenus sur les modèles à base d'EDP et les modèle matriciels, avant de m'attarder sur un point qui me semble important : le lien entre ces deux types de modèles de distribution.

## 5.1 Équations aux dérivées partielles

### Population structurée en taille

Lorsque la distribution est continue, l'évolution de sa densité est traduite par une équation aux dérivées partielles. Le passage de l'équation de conservation sur un intervalle (figure 5.1) à cette EDP est une conséquence du

théorème de la divergence (García Vidal, 1974; Evans, 1998). Nous avons vu page 40 comment une EDP apparaît comme le résultat de l'agrégation d'un modèle arbre : une équation de transport avec puits (EDP d'ordre 1) apparaît par agrégation d'un modèle arbre indépendant des distances déterministe, tandis qu'une équation différentielle de Chapman-Kolmogorov (EDP d'ordre 2) apparaît par agrégation d'un modèle arbre stochastique. La matrice $\mathbf{B}$ de l'équation (2.3) est symétrique semi-définie positive. En termes de flux entrant et sortant de chaque partie du support de la distribution, elle représente une diffusion liée à une incertitude sur les vitesses de croissance. En termes d'agrégation d'un modèle arbre, elle s'interprète comme la matrice de variance-covariance des vitesses de croissance (Picard, 1999, p.165–166 ; Franc *et al.*, 2000, p.64). Il faut de plus avoir à l'esprit que la vitesse de croissance peut dépendre de la distribution $f$ *via* un indice de compétition, de sorte que les EDP (2.2) ou (2.3) ne sont pas forcément linéaires (voir Kohyama, 1989, 1991; Picard & Franc, 2001, 2004 pour des exemples).

Le terme « équation différentielle de Chapman-Kolmogorov » renvoie à l'équation maîtresse d'un processus de Markov en temps continu. On peut ainsi voir l'équation (2.3) comme le résumé d'évolutions stochastiques d'individus indépendants dans une population de taille infinie (chaque évolution individuelle étant décrite par un processus de Makov) par un modèle déterministe sur la fonction de distribution pour la population. Ce raisonnement, qui est fréquent en physique statistique (Maurer, 2005; Pottier, 2000), constitue d'ailleurs le point d'entrée des modèles de distribution continue dans Franc *et al.* (2000, § 2.3).

Des rares exemples d'utilisation des modèles à base d'EDP en foresterie sont Gazel (1983); Kohyama (1989) pour les EDP d'ordre 1, et Suzuki & Umemura (1974); Hara & Wyszomirski (1994); García (1983); Kohyama (1991) pour les EDP d'ordre 2. Pour notre part, nous avons utilisé ce type de modèles dans deux circonstances : soit comme le résultat de l'agrégation d'un modèle arbre, afin d'évaluer l'erreur d'agrégation (Picard & Franc, 2001, 2004) ; soit pour calibrer simplement une partie d'un modèle arbre complexe, en ramenant l'ensemble du modèle excepté cette partie à une EDP (Picard *et al.*, 2002).

### Population structurée en taille et en âge

Les modèles à base d'EDP qui viennent d'être présentés se réfèrent à une population structurée en taille. Ces modèles se généralisent également aux peuplements structurés spatialement en une mosaïque de cellules d'âge et de distribution en taille différents (Kohyama, 1993) : le peuplement est alors décrit par deux densités $g$ et $f$ ; $g(t,\tau)$ est la distribution en âge $\tau$ des cellules

au temps $t$, tandis que $f(t,\tau,.)$ est la distribution en âge et en taille des arbres de la forêt. L'évolution de $g$ et $f$ est décrite par un système d'EDP tel que (en l'absence de diffusion) :

$$\begin{aligned} \frac{\partial g}{\partial t} &= -\frac{\partial g}{\partial \tau} - \gamma g \\ \frac{\partial f}{\partial t} &= -\frac{\partial f}{\partial \tau} - \nabla.(\mathbf{a}f) - mf \end{aligned}$$

où $\gamma$ est le taux de « disparition » des cellules. Ce modèle est en fait une transcription en EDP des modèles arbres de type modèle de trouées (« gap model » ; Franc *et al.*, 2000), qui sont le point de départ de mon travail de thèse (Picard *et al.*, 2001). Les modèles de trouées décrivent le peuplement forestier comme une mosaïque de cellules qui parcourent un cycle sylvigénétique allant de la trouée (zone dénuée de végétation arborée due à la mort d'un individu dominant) à la végétation climacique en passant par les différents stades de la succession végétale. La « disparition » d'une cellule correspond donc en fait à son retour au point de départ du cycle sylvigénétique, ce qui est exprimé par une condition aux limites en $\tau = 0$.

### Perspectives pour les modèles à base d'EDP

L'intérêt des EDP réside dans les facilités de calcul analytique qu'elles offrent et dans les liens qu'elles entretiennent avec les autres types de modèles (modèles matriciels, modèles individuels...) Les EDP peuvent ainsi être utilisées en substitut de modèles plus complexes pour faire des prédictions analytiques. Par exemple la distribution diamétrique stationnaire d'un peuplement dont les individus, décrits par leur diamètre $D$, poussent indépendamment les uns des autres à la vitesse $a$, meurent avec un taux $m$, et sont recrutés au diamètre $D_0$ avec un taux $r$, est la distribution exponentielle :

$$f(D) = \frac{r}{a} \exp\Big(-\frac{m}{a}(D - D_0)\Big)$$

L'EDP permet ainsi de comprendre la relation entre les caractéristiques individuelles (croissance constante, taux de mortalité constant) et la propriété émergente de leur distribution diamétrique au niveau de la population. La distribution exponentielle est connue pour être caractéristique de peuplements forestiers naturels (cette propriété est connue en foresterie comme la loi de de Liocourt, Pardé & Bouchon, 1988), et cet exemple permet de préciser la relation entre le paramètre de la loi exponentiel ($\lambda = m/a$) ou la densité d'individus ($N = r/m$) et les caractéristiques individuelles. Lorsque $a$ et $m$ sont fonctions du diamètre, toutes sortes de formes peuvent être obtenues pour

la distribution diamétrique stationnaire, et ce calcul est parfois utilisé pour diagnostiquer des anomalies de recrutement chez les espèces (Gazel, 1983; Condit *et al.*, 1998; Lykke, 1998).

Une autre perspective serait de développer des modèles de distribution spatialisés. La distribution dépendrait en plus du diamètre (ou plus généralement des variables de taille) des coordonnées spatiales, et donnerait la distribution diamétrique de la population en chaque lieu (Picard & Franc, 2001). Cette approche serait donc pertinente à l'échelle régionale. Elle n'a à notre connaissance pas été tentée, bien que des modèles de réaction-diffusion aient été développés en écologie (Holmes *et al.*, 1994).

## 5.2 Modèles matriciels

Les modèles matriciels ont été très utilisés en foresterie comme modèle de production forestière (pour se restreindre aux forêts tropicales humides : Mendoza & Setyarso, 1986; Osho, 1991; Favrichon, 1995, 1996, 1998a; Favrichon & Young Cheol, 1998; Ingram & Buongiorno, 1996; Boscolo *et al.*, 1997; Boscolo & Vincent, 1998; Spathelf & Durlo, 2001 ; ou sèches : Hoffmann, 1999; Namaalwa *et al.*, 2005). Nous avons aussi contribué à cette utilisation en développant en collaboration avec des collègues ou des étudiants plusieurs modèles matriciels (Lahoreau *et al.*, 2002; Sist *et al.*, 2003b; Gourlet-Fleury *et al.*, 2004).

### Modèles de Usher et dérivés

Les modèles matriciels reposent sur une représentation discrète de la distribution et du temps. En pratique en foresterie, il s'agit le plus souvent de la distribution diamétrique discrétisée en classes de diamètre (mais voir Lamar & McGraw, 2005 pour un exemple avec des classes de surface de houppier). Chaque cellule représentée dans la figure 5.1 correspond ainsi à une classe de diamètre. Le modèle de Usher *stricto sensu* (Usher, 1966, 1969, 1981) repose sur quatre hypothèses (Favrichon, 1998b) :

1. hypothèse d'indépendance : les trajectoires des arbres sont indépendantes entre elles ;
2. hypothèse de Markov : l'évolution entre les instants $t$ et $t+1$ ne dépend que de l'état à l'instant $t$ ;
3. hypothèse d'Usher : à chaque pas de temps, un individu peut soit rester dans la même classe, soit passer dans la classe supérieure, soit mourir (un arbre ne peut pas rétrograder de classe ou passer plusieurs classes d'un coup) ;

4. hypothèse de stationnarité : les probabilités de passage et les fécondités sont indépendantes du temps.

Les hypothèses 1 à 3 permettent d'écrire que le flux entrant est proportionnel à l'effectif dans la classe inférieure et que le flux sortant est proportionnel à l'effectif dans la classe. La quatrième hypothèse signifie que les probabilités de transition sont indépendantes du temps. Un tel modèle est linéaire et ses propriétés mathématiques sont bien connues (Caswell, 2001). En particulier la population a asymptotiquement un taux de croissance malthusien $\lambda$ et une distribution diamétrique stationnaire asymptotique $w$.

Chacune des quatre hypothèses du modèle de Usher *stricto sensu* peut être relâchée ou durcie et, à la suite du travail de Favrichon (1995), nous avons exploré les conséquences du relâchement de ces hypothèses. On continuera à parler de modèle de Usher lorsque les hypothèses 1–3 sont respectées. L'hypothèse d'indépendance ne peut pas être relâchée totalement car c'est elle qui permet de résumer les trajectoires individuelles par une évolution de leur distribution. On peut cependant l'exprimer sous une forme conditionnelle en tenant compte de l'hypothèse de Markov, ce qui permet d'introduire des indices de compétition indépendants des distances (modèles densité-dépendants) : conditionnellement à l'état du peuplement au temps $t$, les évolutions des arbres entre les instants $t$ et $t+1$ sont indépendantes. Nous avons aussi exploré la possibilité de construire un modèle hybride où l'évolution des arbres dans les jeunes stades est décrite par un modèle matriciel qui fournit un flux de recrutement à un modèle arbre (Picard *et al.*, 2002).

L'hypothèse de Markov peut être relâchée en supposant que l'évolution d'un arbre entre les instants $t$ et $t+1$ dépend des états aux instants $t$, $t-1$, $\ldots$, $t-p$. Dans le cas de Paracou, nous avons ainsi mis en évidence que l'hypothèse de Markov est valide pour les gros arbres (diamètre supérieur à 30 cm) et ne l'est pas pour les petits (Picard *et al.*, 2003a). Cependant l'écart entre les prédictions du modèle matriciel d'ordre 1 et celles du modèle matriciel d'ordre 2 étaient insignifiantes.

L'hypothèse d'Usher peut être relâchée en autorisant des flux entre classes non voisines, ou d'une classe vers une classe inférieure (Solomon *et al.*, 1986; Lamar & McGraw, 2005). Le modèle général, où toutes les transitions entre classes sont autorisées, est le modèle de Lefkovitch (Lefkovitch, 1965; van Groenendael *et al.*, 1988). L'hypothèse d'Usher peut également être durcie en interdisant à un individu de rester dans la même classe ; on obtient alors le modèle de Leslie (1945) qui est utilisé en biologie animale pour décrire des populations structurées par âge plutôt que par taille.

Enfin l'hypothèse de stationnarité peut être relâchée en autorisant les coefficients de la matrice de transition à varier au cours du temps. Le système

reste autonome si les coefficients sont reliées à un indice de compétition global tel que l'effectif total ou la surface terrière totale, qui se calcule en fonction du vecteur d'effectif. On obtient alors un modèle matriciel non linéaire (ou densité-dépendant ; Cushing, 1988; Lin & Buongiorno, 1997). Le système est non-autonome lorsque les coefficients de la matrice de transition dépendent explicitement du temps. Souvent dans ce cas, ce n'est pas une dépendance déterministe qui est introduite, mais plutôt les coefficients de la matrice de transition sont tirés de manière aléatoire à chaque pas de temps selon une loi donnée (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004, 2005b). Le modèle bascule alors dans la stochasticité (stochasticité environnementale en l'occurrence ; Rivot, 2003), qui rend compte de la variabilité temporelle.

### Les modèles matriciels comme chaîne de Markov

De même qu'un modèle à base d'EDP peut être vu comme le résumé par la distribution d'un processus de Markov, un modèle matriciel peut être vu comme le résumé par la distribution à l'échelle de la population d'une chaîne de Markov à l'échelle individuelle (Bruner & Moser, 1973; Roberts & Hruska, 1986). Les états de la chaîne sont les classes de diamètre $\mathcal{C}$. La figure 5.3 représente à droite la chaîne de Markov correspondant à un modèle de Usher, au recrutement près.

Un peuplement de $N$ arbres correspond dans cette construction à $N$ chaînes de Markov indépendantes. De façon équivalente, conditionnellement au nombre $N_i$ d'arbres dans la classe $i$ au temps $t$, les flux $(F_{i\to i}, F_{i\to i+1}, F_{i\to\dagger})$ d'arbres qui restent dans la classe $i$, qui passent dans la classe $i+1$ ou qui meurent entre les instants $t$ et $t+1$, suivent une loi multinomiale de paramètres $(N_i, p_{ii}, p_{ii+1}, p_{i\dagger})$ (figure 5.3, à droite). Le flux de recrutement issu de la classe $i$, conditionnellement à $N_i$, suit une loi de Poisson. La stochasticité ainsi introduite est « démographique » (Fontez, 1996; Rivot, 2003) ; elle joue un rôle d'autant plus important que la population est de petite taille et prend donc toute son importance lorsque l'on s'intéresse aux phénomènes d'extinction (Renault, 2001).

Nous avons étendu le modèle d'Usher, qui correspond à une chaîne de Markov d'ordre 1, en considérant une chaîne de Markov d'ordre 2 (Picard *et al.*, 2003a). Si $\mathcal{C}_t$ est l'état d'un arbre au temps $t$, c'est-à-dire en l'occurrence sa classe de diamètre, la chaîne d'ordre $p$ peut être vue comme une chaîne d'ordre 1 dont les états sont $(\mathcal{C}_{t-p+1}, \ldots, \mathcal{C}_t)$ (figure 5.3, à gauche, pour $p = 2$).

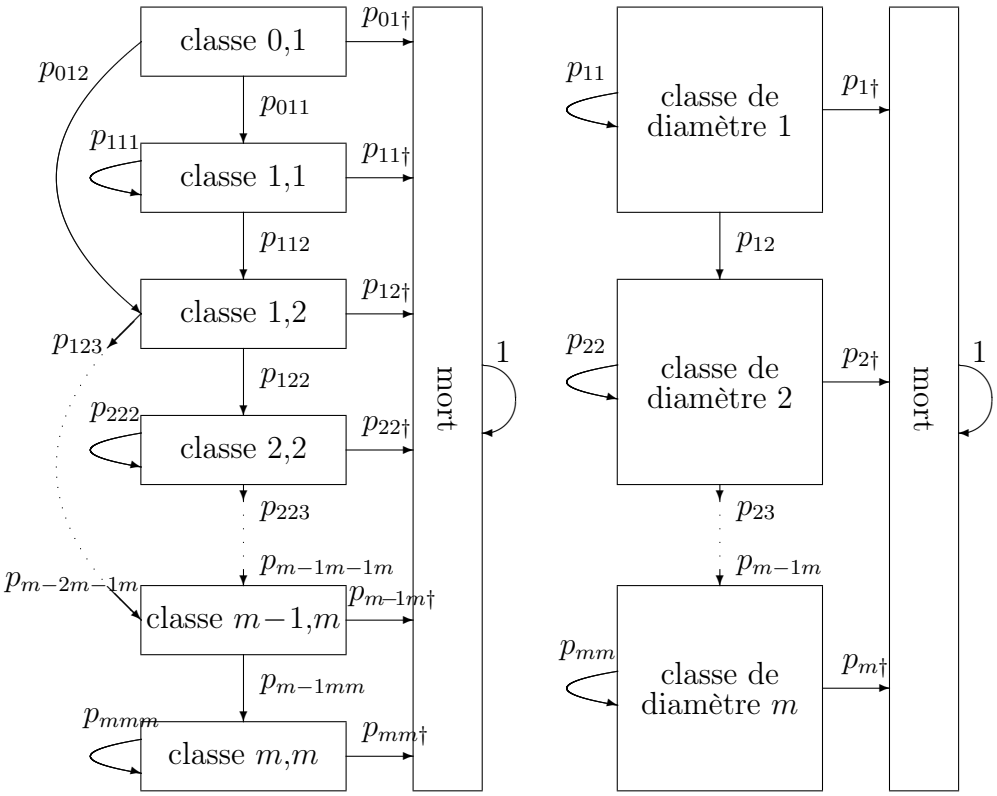



FIG. 5.3 – *Diagrammes des chaînes de Markov correspondant aux modèles matriciels : à droite, chaîne de Markov d'ordre 1 ; soit $\mathcal{C}_t$ la classe d'un arbre au temps $t$ ; à gauche, chaîne de Markov d'ordre 2 représentée comme une chaîne $(\mathcal{C}_{t-1}, \mathcal{C}_t)$ d'ordre 1.*

### Perspectives pour les modèles matriciels

Bon nombre de questions relatives aux modèles matriciels restent en suspens. Le premier point est l'estimation des coefficients de la matrice de transition. Les paramètres d'un modèle d'Usher *stricto sensu* sont le plus souvent estimés par les estimateurs du maximum de vraisemblance, dans le cadre d'un modèle statistique qui est précisé par exemple dans le stage de Zetlaoui (2003) que j'ai co-encadré. Pour les modèles matriciels densité-dépendants, une procédure en deux étapes est le plus souvent suivie (Favrichon, 1995; Solomon *et al.*, 1986) : estimateurs du maximum de vraisemblance calculés sur des parcelles de densités contrastées, puis régression de ces estimations par rapport à la densité. Des méthodes alternatives existent cependant (Michie & Buongiorno, 1984), en particulier si la distribution diamétrique stationnaire

est connue : les probabilités de passage et les probabilités de mourir peuvent alors se déduire les unes des autres par des relations en cascade (Houde & Ledoux, 1995; Ingram & Buongiorno, 1996; Lahoreau *et al.*, 2002). Un estimateur alternatif à l'estimateur du maximum de vraisemblance pour les probabilités de passage s'écrit (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004, 2005b) :

$$\hat{p}_{ii+1} = \frac{1}{\delta_i} \frac{\sum_{k=1}^{N} \Delta D_k \, \mathbf{I}(D_k \in \mathcal{C}_i)}{\sum_{k=1}^{N} \mathbf{I}(D_k \in \mathcal{C}_i)} \tag{5.1}$$

où $\delta_i$ est la largeur de la $i^{\text{e}}$ classe de diamètre $\mathcal{C}_i$, $\mathbf{I}(p)$ est la fonction indicatrice de la proposition $p$ ($= 1$ si $p$ est vraie et 0 sinon), et $D_k$ et $\Delta D_k$ sont respectivement le diamètre et l'accroissement diamétrique du $k^{\text{e}}$ arbre dans une population qui en compte $N$. Cet estimateur requiert cependant davantage d'information (en l'occurrence les accroissements diamétriques) que l'estimateur du maximum de vraisemblance. Il reste à comparer les efficiences de ces différents estimateurs, et éventuellement à en proposer de plus efficients.

L'estimation des paramètres du modèle matriciel ne peut pas être dissociée de la question de la stochasticité liée à l'échantillonnage : à partir du moment où les coefficients de la matrice de transition sont des estimateurs, c'est-à-dire des variables aléatoires, les prédictions du modèle sont elles-mêmes des variables aléatoires (Houllier & Lebreton, 1986; Houllier *et al.*, 1989; Zetlaoui, 2003). Il importe alors de relier les propriétés des prédictions du modèle aux caractéristiques de l'échantillon, pour répondre à des questions pratiques telles que : combien d'arbres faut-il mesurer en forêt pour prédire la distribution diamétrique stationnaire avec une erreur de 10 % au seuil de 5 % ? La stochasticité liée à l'échantillonnage a semble-t-il été largement oubliée par rapport aux stochasticité démographique et environnementales, alors même qu'elle peut se révéler plus importante qu'elles de plusieurs ordres de grandeur. Cette question est actuellement traitée par Mélanie Zetlaoui dans le cadre de sa thèse de doctorat, que je contribue à encadrer.

Plus généralement l'introduction de stochasticité dans les modèles matriciels, souhaitable pour fournir aux gestionnaires un intervalle de confiance autour des prédictions, doit être comprise dans ses différentes possibilités. Nous avons déjà vu les stochasticités démographiques, environnementales et liée à l'échantillonnage (Rivot, 2003). Zhou & Buongiorno (2004) et Rollin *et al.* (2005) ont par ailleurs introduit des « chocs » stochastiques qui s'ajoutent au vecteur des effectifs. On peut également envisager un modèle hiérarchique où les probabilités de transition sont tirées selon une loi donnée qui rend compte par exemple de la variabilité spatiale, et qui fonctionne comme un modèle d'Usher conditionnellement aux valeurs tirées.

La question de la taille d'échantillon nécessaire pour atteindre une certaine précision dans les prédictions débouche par ailleurs sur la question de la taille des parcelles de suivi permanentes qui fournissent les données de calibrage des modèles matriciels. Dans le cas des modèles d'Usher *stricto sensu*, cela se ramène à un question d'échantillonnage (éventuellement stratifié, en liaison avec un modèle matriciel hiérarchique, si le milieu est inhomogène), tandis que la question est plus complexe pour les modèles densité-dépendants où la taille de la parcelle détermine la variance de l'indice de compétition indépendant des distances.

Un autre axe de recherche est la compréhension des modèles matriciels densité-dépendants. Les propriétés théoriques de ces modèles étant insuffisamment connues (Cushing, 1988; Cushing & Zhou, 1994), la simulation reste souvent le seul recours. Ces modèles densité-dépendants montrent une grande diversité de comportement asymptotique, avec attraction vers un point d'équilibre, des états quasi-stationnaires pseudo-cycliques, etc. (Wikan, 1998; Caswell, 2001; Zhou & Buongiorno, 2004). La théorie des bifurcations pourrait être davantage appliquée à ces systèmes dynamiques.

Une dernière perspective est l'extension des modèles matriciels à des populations structurées également dans l'espace. On peut ainsi envisager de construire des modèles matriciels spatialisés (Neubert & Caswell, 2000; Lutscher & Lewis, 2003) ou des modèles matriciels pour méta-populations (Alvarez-Buylla & García-Barrios, 1993).

## 5.3 EDP et modèles matriciels

### Modèle matriciel comme schéma numérique d'une EDP

Pour calculer l'évolution de la densité $f$, et pour peu que la solution analytique de l'EDP n'ait pas pu être obtenue, on utilisera un schéma numérique. Dans le cas d'une distribution univariée, un schéma numérique explicite décentré à gauche de (2.2) s'écrit sous forme matricielle (Faurre, 1991; Press *et al.*, 1992) :

$$\mathbf{f}_{k+1} = \mathbf{A}_k \mathbf{f}_k + \mathbf{r}_k$$

où $\mathbf{f}_k$ est le vecteur des valeurs de $f$ au temps $k\tau$ en chaque point $i\delta$ de l'espace des phases ($i$,$k \in \mathbf{N}$, $\tau$ et $\delta$ étant des pas petits au regard des amplitudes des variations naturelles), $\mathbf{r}_k$ est un vecteur dont seul le premier terme est non nul, et $\mathbf{A}_k$ est une matrice dont seules la diagonale et la sous-diagonale sont non nulles. On reconnaît sous cette forme un modèle matriciel de type Usher. On peut même identifier les termes de la matrice $\mathbf{A}_k$ à des estimateurs des probabilités de transition d'un modèle d'Usher. Par exemple le $i^{\text{e}}$ terme

de la sous-diagonale de $\mathbf{A}_k$ s'écrit $\frac{\tau}{\delta} a_{i-1k}$ (où $a_{ik}$ est la valeur de la vitesse de croissance $a$ de l'équation (2.2) au point $i$,$k$ de la grille de discrétisation de l'espace et du temps) et s'identifie à l'estimateur (5.1) de la probabilité de passage des modèles de Usher. Si la vitesse de croissance $a$ dépend de la distribution $f$, le modèle matriciel correspondant est un modèle à coefficients densité-dépendants. Bien entendu, pour que cette interprétation ait un sens, il faut que les pas $\tau$ et $\delta$ soient bien choisis au regard des vitesses de croissance et des taux de mortalité.

### EDP comme limite d'un modèle matriciel

Inversement, l'EDP (2.2) peut être vue comme la limite d'un modèle matriciel de Usher lorsque le pas de temps et la largeur des classes de diamètre tendent vers zéro (Goodman, 1967; Keyfitz, 1967). Il suffit pour cela de voir le modèle de Usher comme une chaîne de Markov. Le raisonnement est alors le même que celui qui permet d'établir le processus de Wiener (ou mouvement brownien) comme la limite en temps continu et pour une taille de pas tendant vers zéro de la chaîne de Markov définie par une marche aléatoire en temps discret (Gardiner, 1985, p.70–72). De même que l'évolution de la densité de probabilité d'un processus de Wiener peut être décrite par une équation de Fokker-Planck, de même le processus de Markov en temps continu qui est la limite de la chaîne de Markov correspondant au modèle de Usher peut être décrit par une équation de Liouville (Gardiner, 1985). Cette équation de Liouville, ou équation de Fokker-Planck dont le terme de diffusion est nul, s'identifie à (2.2) au terme de mortalité près, dans le cas d'une distribution univariée. Ce raisonnement a été utilisé par exemple par Condit *et al.* (1998) ou, dans un contexte un peu différent, par Horn (1975) pour passer d'un modèle matriciel markovien de la succession forestière à un système d'EDP.

La limite en temps et espace continus d'un modèle de Usher est ainsi une EDP de degré 1. Cela reste vrai même si l'hypothèse de Markov des modèles de Usher est relâchée de manière à ce que la chaîne de Markov sous-jacente au modèle de Usher soit une chaîne de Markov d'ordre 2 (Picard *et al.*, 2003a).

### EDP ou modèle matriciel?

Le modèle de Usher peut être vu comme un schéma numérique pour résoudre numériquement l'EDP (2.2), et inversement l'EDP (2.2) peut être vue comme la limite en temps et espace continus d'un modèle de Usher. Le tout est de fixer les valeurs du pas de temps $\tau$ et de la largeur $\delta$ des classes de diamètre du modèle de Usher ou du schéma numérique de manière adéquate. Notre expérience des modèles matriciels et des schémas numériques

pour résoudre (2.2) nous a montré que les valeurs de $\tau$ et $\delta$ habituellement utilisés pour les modèles de Usher (un ou deux ans pour $\tau$, de l'ordre de 5 cm pour $\delta$) sont compatibles avec cette limite. En d'autres termes, les prédictions faites avec un schéma numérique qui utilise $\tau \approx 1$ an et $\delta \approx 5$ cm sont peu différentes des prédictions faites avec des valeurs plus petites. Ainsi, même si l'EDP (2.2) et le modèle d'Usher sont de nature mathématique très différentes, il n'y a pas forcément lieu, d'un point de vue pratique, de distinguer les prédictions faites avec le modèle d'Usher de celles faites avec un schéma numérique qui résoud l'EDP.

L'EDP a l'avantage d'être plus facile à manipuler d'un point de vue analytique. Le modèle d'Usher est plus pratique pour les simulations et peut être mis entre les mains d'un gestionnaire forestier. Notre attitude sera donc d'utiliser le cadre mathématique des EDP quand il s'agira de faire des développements théoriques (chapitre 2), tout en gardant à l'esprit que, d'un point de vue pratique, la résolution de cette EDP passe par un schéma numérique qui s'identifie à un modèle d'Usher. Ce passage d'un formalisme à l'autre reste toutefois limité, pour l'instant, à une distribution univariée.

# Et à présent ?

## Bilan

La recherche d'un niveau de description adéquat pour la modélisation des forêts tropicales naturelles en vue de la prédiction de leur production m'a amené à (*i*) développer des liens théoriques entre modèles de distribution et modèles arbre, et (*ii*) relâcher des hypothèses des modèles matriciels d'Usher. Le bilan du premier point est que, dans tous les cas auxquels j'ai été confrontés, il a été possible d'agréger la description individuelle, le nœud du problème étant en fait la simplification des interactions spatialisées en interactions non spatialisées. Au delà de ce lien, l'agrégation permet en fait d'expliciter la relation entre les règles individuelles (croissance, mortalité, recrutement) et les propriétés qui en émergent au niveau de la population (distribution diamétrique, répartition spatiale). Les implications de ce résultat concernent donc la compréhension du fonctionnement et la calibration des modèles arbre complexes. Le bilan du second point est plus nuancé : les résultats obtenus sont certes cohérents avec le comportement connu des peuplements forestiers, mais aucune amélioration notable des prédictions des modèles n'a été obtenue. Un acquis cependant est l'équivalence (en termes de prédictions) entre modèles matriciels et modèles à base d'EDP, permettant un aller-retour entre résultats numériques et résultats analytiques.

L'exploration de ces voies m'a conduit dans des chemins annexes comme la prise en compte de la diversité spécifique ou la relation entre les processus de la dynamique forestière et la répartition spatiale des arbres. Dans le premier cas, je me suis attaché à reformuler la question de la création des groupes d'espèces comme un problème d'agrégation. Dans le second cas, j'ai eu à cœur de montrer le lien rétro-actif entre les indices de compétitions dépendant des distances et la répartition spatiale des arbres.

En parallèle de ces recherches à consonance méthodologique, j'ai contribué à développer des modèles de dynamique forestière pour répondre à des questions appliquées de gestion forestière, que ce soit en Guyane française, en République Centrafricaine ou en Indonésie. Cette préoccupation de la dimension appliquée des résultats m'a aussi amené à travailler quatre ans au

Mali, dans un projet dont le bilan aujourd'hui touche à la caractérisation de la végétation des savanes et aux méthodes d'inventaire de ces formations.

### Perspectives

Un certain nombre de questions restent en suspens et je les ai évoquées tout au long de ce rapport en précisant le degré d'avancement de ma réflexion. Il convient à présent de les hiérarchiser pour définir l'ébauche d'un plan de travail. La question qui me paraît prioritaire est la variabilité induite par l'échantillonnage dans les prédictions des modèles matriciels. Une réponse théorique asymptotique (dans la limite où le nombre d'arbres tend vers l'infini) pour les modèles de Usher *stricto sensu* a été apportée par Zetlaoui (2003) dans le cadre de son stage de DEA que j'ai co-encadré. Il reste a étendre ce résultat aux modèles densité-dépendant, et à répondre à des questions qui en découlent telles que : quels sont les meilleurs (c'est-à-dire les plus efficients ou les plus robustes...) estimateurs des probabilités de transition des modèles matriciels (en particulier dans le cas de petits échantillons) ? Comment définir des intervalles de confiance autour des prédictions des modèles (en particulier si l'approximation asymptotique n'est pas valide) ? Combien d'arbres faut-il mesurer pour obtenir une précision donnée avec un risque $\alpha$, et quelle doit être la taille des parcelles de suivi permanentes ? Ces questions correspondent à des préoccupations actuelles pour la gestion des forêts dans le bassin du Congo. À plus long terme, la recherche devrait s'orienter vers les modèles matriciels spatialisés pour simuler l'évolution de la forêt sur des vastes superficies spatialement hétérogènes.

La seconde question par ordre de priorité est celle de la simulation de peuplements virtuels. Dans un premier temps, la question devrait être confinée à un peuplement « gris », c'est-à-dire sans tenir compte de la diversité spécifique. Il s'agit donc d'exploiter la compréhension que l'on a du lien rétro-actif entre la compétition et la répartition spatiale des arbres pour construire un processus ponctuel marqué basé sur un indice de compétition et capable de reproduire les répartitions spatiales observées, y compris la dépendance entre la position des arbres et leur diamètre. Dans un second temps, cette question devrait être étendue aux peuplements pluri-spécifiques.

Ceci renvoie à la troisième question qui me semble prioritaire : la construction de groupes d'espèces. Il reste à explorer la possibilité de construire des groupes d'espèces en se fondant sur un critère qui mesure l'erreur quadratique induite par l'agrégation en groupes d'espèces. Ce critère renvoie, comme dans la première des priorités listées ici, à une variabilité d'échantillonnage, que l'on cherche à réduire en regroupant les espèces, quitte à induire un biais. Cette troisième question ne pourra donc être traitée qu'après la première.

**Positionnement**

La réalisation de ce plan de travail suppose un positionnement adéquat. La double personnalité du Cirad, à la fois centre de recherche et acteur du développement, suppose une implication dans ces deux domaines. En particulier la composante « projets de développement » est significative dans les activités de chaque agent du Cirad. Pour ma part, cette intérêt pour les questions de développement devrait se traduire par un positionnement dans le bassin du Congo, plus précisément à l'Institut de Recherches en Écologie Tropicale (IRET) à Libreville au Gabon, à partir de novembre 2006. Ce positionnement permettrait un ancrage solide de mes travaux dans les préoccupations actuelles de la gestion des forêts du bassin du Congo, les deux étant en phase. Les deux thèmes de recherche prioritaires qui seront développés conjointement avec l'IRET sont :

- les parcelles permanentes de suivi de la végétation : comment les mettre en place à l'échelle du bassin du Congo ;
- la modélisation de la dynamique forestière.

Le premier de ces thèmes renvoie à la façon de stratifier la végétation à l'échelle d'une région continentale. D'un point de vue écologique, l'enjeu est d'évaluer les tendances d'évolution globale de la végétation en réponse, notamment, aux changements climatiques (Laurance *et al.*, 2004; Lewis *et al.*, 2004; Stephenson & van Mantgem, 2005). Du point de vue de l'aménagement, l'enjeu est de pouvoir évaluer l'impact de l'exploitation forestière à une échelle régionale. Ce travail s'appuiera notamment sur les données d'inventaire recueillies par les exploitants forestiers sur de vastes superficies (plusieurs millions d'hectares) afin de caractériser les forêts en grands types.

Le second de ces thèmes, identifié comme thème prioritaire dans le livre blanc sur les forêts tropicales humides (Guéneau, 2006), renvoie aux perspectives développés dans la section précédente. Un point clé sera l'articulation entre les deux thèmes de recherche, les données issues des parcelles permanentes devant servir à alimenter les modèles, et ces derniers devant en retour apporter des réponses aux questions qui ont motivé l'installation des parcelles.

Les thèmes de recherche qui seront développés avec l'IRET sont à même de susciter des travaux d'étudiants. La caractérisation de la végétation à une échelle régionale à partir de données d'inventaire et en lien avec des caractéristiques environnementales (substrat géologique, topographie, pluviométrie...) peut donner lieu à des travaux d'écologie. Les travaux de modélisation demandent une sensibilité plus aiguë aux mathématiques, mais sont en prise directe avec des questions appliquées d'écologie ou de gestion de la ressource.

# Bibliographie


Abramowitz, M. & Stegun, I.A. (1964) *Handbook of Mathematical Functions (with Formulas, Graphs, and Mathematical Tables)*. US Government Printing Office, Washington, DC. 57

Acevedo, M.F., Urban, D.L. & Ablan, M. (1995) Transition and gap models of forest dynamics. *Ecological Applications* **5**, 1040–1055. 42, 48

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. 42, 48

Alder, D. (1979) A distance-independent tree model for exotic conifer plantations in East Africa. *Forest Science* **25**, 59–71. 67

Alvarez-Buylla, E.R. & García-Barrios, R. (1993) Models of patch dynamics in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 201–204. 76

Balian, R. (1993) *Physique statistique*. Éditions de l'École polytechnique, Palaiseau. 43

Bar-Hen, A. & Picard, N. (2006a) Inference of the interactions between two tree species from their spatial distribution. *Revista Brasileira de Estatistica* **65**, 61–81. 51, 52, 55

Bar-Hen, A. & Picard, N. (2006b) Simulation study of dissimilarity between point process. *Computational Statistics* **21**, in press. 51, 52

Barot, S. & Gignoux, J. (2004) Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* **106**, 185–192. 56

Bascompte, J. & Solé, R.V. (1996) Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* **65**, 465–473. 47

Batista, J.L.F. & Maguire, D.A. (1998) Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management* **110**, 293–314. 54

Berec, L. (2002) Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling* **150**, 55–81. 43, 50

Bolker, B.M. & Pacala, S.W. (1997) Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical Population Biology* **52**, 179–197. 44

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**, 575–602. 44

Bolker, B.M., Pacala, S.W. & Levin, S.A. (2000) Moment methods for stochastic processes in continuous space and time. In: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity. Proceedings of Low-Dimensional Dynamics of Spatial Ecological Systems, 14-16 November 1996, Laxenburg, Austria* (Eds. U. Dieckmann, R. Law & J. A. J. Metz). Cambridge University Press, Cambridge, 388–411. 44

Borders, B.E., Souter, R.A., Bailey, R.L. & Ware, K.D. (1987) Percentile-based distributions characterize forest stand tables. *Forest Science* **33**, 570–576. 67

Boscolo, M., Buongiorno, J. & Panayotou, T. (1997) Simulating options for carbon sequestration through improved management of a lowland tropical rainforest. *Environment and Development Economics* **2**, 239–261. 71

Boscolo, M. & Vincent, J.R. (1998) *Promoting Better Logging Practices in Tropical Forests: A Simulation Analysis of Alternative Regulations*. Development Discussion Paper 652, The Harvard Institute for International Development, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA. 57, 71

Bossel, H. (1991) Modelling forest dynamics: moving from description to explanation. *Forest Ecology and Management* **42**, 129–142. 29

Bossel, H. & Krieger, H. (1991) Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling* **59**, 37–71. 29

Brix, A. & Chadoeuf, J. (2002) Spatio-temporal modelling of weeds by shot-noise $G$ Cox processes. *Biometrical Journal* **44**, 83–99. 54

Bruner, H.D. & Moser, J.W. (1973) A Markov chain approach to the prediction of diameter distributions in uneven-aged forest stands. *Canadian Journal of Forest Research* **3**, 409–417. 73

Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. 72, 76

Clark, J.S. (1991) Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. *Ecology* **72**, 1119–1137. 40

Collinet, F. (1997) *Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spa-*

*tiale*. PhD Thesis, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, France. 58

Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. & Yamakura, T. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* **288**, 1414–1418. 52

Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1998) Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* **152**, 495–509. 71, 77

Courbaud, B. (1997) *Modélisation de l'éclairement et de la croissance de l'épicéa (Picea abies L. Karst) en forêt irrégulière de montagne*. PhD Thesis, Université Claude Bernard - Lyon I / CEMAGREF. 29

Cressie, N. (1993) *Statistics for Spatial Data*. John Wiley & Sons, New York. 44, 46, 51, 53

Cushing, J.M. (1988) Non-linear matrix models and population dynamics. *Natural Resource Modeling* **2**, 539–580. 73, 76

Cushing, J.M. & Zhou, Y. (1994) The net reproductive number and stability in linear structured population models. *Natural Resource Modeling* **8**, 297–333. 76

Czárán, T. & Bartha, S. (1992) Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *Trends in Ecology and Evolution* **7**, 38–42. 29

Dale, M.R.T. (1999) *Saptial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 51

Dale, V.H., Doyle, T.W. & Shugart, H.H. (1985) A comparison of tree growth models. *Ecological Modelling* **29**, 145–169. 29

Daniels, R.F. & Burkhart, H.E. (1988) An integrated system of forest stand models. *Forest Ecology and Management* **23**, 159–177. 37

DeAngelis, D.L. & Gross, L.J., Eds. (1992) *Individual-Based Models and Approaches in Ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, New York. 29

Dessard, H., Picard, N. & Collinet-Vautier, F. (2004) Spatial patterns of the most abundant tree species. In: *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons Drawn from Paracou, a Long-Term Experimental Research Site in French Guiana* (Eds. S. Gourlet-Fleury, J. M. Guehl & O. Laroussinie). Elsevier, Paris, 177–190. 55

Deutschman, D.H. (1996) *Scaling from Trees to Forests: The Problem of Relevant Detail*. PhD Thesis, Cornell University, Ithaca, NY. 38

Dhôte, J.F. (1994) Hypotheses about competition for light and water in even-aged common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* **69**, 219–232. 38

Dieckmann, U., Herben, T. & Law, R. (1997) *Spatio-Temporal Processes in Plant Communities*. Interim Report IR-97-026, International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria. 44

Dieckmann, U., Law, R. & Metz, J.A.J., Eds. (2000) *The Geometry of Ecological Interactions – Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 44

Diggle, P.J. (1983) *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, London. 51

Durrett, R. & Levin, S.A. (1994) Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* **343**, 329–350. 43

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. 32

Edson, M.M., Foin, T.C. & Knapp, C.M. (1981) 'Emergent properties' and ecological research. *The American Naturalist* **118**, 593–596. 38

Eichhorn, F. (1904) Beziehungen zwischen Bestandshöhe und Bestandsmasse. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **80**, 45–49. 28

Evans, L.C. (1998) *Partial Differential Equations*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island. 69

Fairfield Smith, H. (1938) An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops. *Journal of Agricultural Science* **28**, 1–23. 46

Faurre, P. (1991) *Analyse, optimisation et filtrage numérique*. Éditions de l'École polytechnique, Palaiseau. 76

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. 58

Favrichon, V. (1995) *Modèle matriciel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*. PhD Thesis, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, France. 34, 35, 37, 71, 72, 74

Favrichon, V. (1996) Modélisation en forêt naturelle : les modèles à compartiments comme outils d'aide à l'aménagement forestier. *Bois et Forêts des Tropiques* **249**, 23–32. 71

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. 71

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**, 113–124. 71

Favrichon, V. & Young Cheol, K. (1998) Modelling the dynamics of a lowland mixed dipterocarp forest stand: Application of a density-dependent matrix model. In: *Silvicultural Research in a Lowland Mixed Dipterocarp Forest of East Kalimantan - The Contribution of STREK Project* (Eds. J. G. Bertault & K. Kadir). CIRAD-Forêt, Montpellier, France, and Ministry of Forestry Research and Development Agency (FORDA), Jakarta, Indonesia, and P.T. Inhutani 1, Jakarta, Indonesia, 229–248. 71

Finegan, B., Camacho, M. & Zamora, N. (1999) Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* **121**, 159–176. 58

Fontez, B. (1996) *La modélisation de la dynamique forestière : étude d'un modèle stochastique*. Mémoire de DEA de biostatistique, Université Montpellier 2. 73

Ford, E.D. & Diggle, P.J. (1981) Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany* **48**, 481–500. 47

Forget, P.M., Mercier, F. & Collinet, F. (1999) Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **15**, 301–313. 52

Forman, R.T.T. & Hahn, D.C. (1980) Spatial patterns of trees in a caribbean semievergreen forest. *Ecology* **61**, 1267–1274. 52

Franc, A., Gourlet-Fleury, S. & Picard, N. (2000) *Introduction à la modélisation des forêts hétérogènes*. ENGREF, Nancy. 29, 40, 69, 70

Fulton, M.R. (1991) A computationally efficient forest succession model: Design and initial tests. *Forest Ecology and Management* **42**, 23–34. 48

García, O. (1983) A stochastic differential equation model for the height growth of forest stands. *Biometrics* **39**, 1059–1072. 69

García, O. (2003) Dimensionality reduction in growth models: an example. *Forest Biometry, Modelling and Information Science* **1**, 1–15. 42, 48

García Vidal, O. (1974) *On mathematical stand models*. Tech. rep., Management section, Forestry Division, Santiago, Chile. Translated from "Sobre

modelos matemáticos de rodal", Informe Técnico No. 48, Instituto Forestal, Santiago, Chile, 1974. Translation by Katherine W. Burkhart, 1977. 69

Gard, T.C. (1988) Aggregation in stochastic ecosystem models. *Ecological Modelling* **44**, 153–164. 37

Gardiner, C.W. (1985) *Handbook of Stochastic Methods for Physics, Chemistry and the Natural Sciences*. Springer Verlag, Berlin, Germany. 40, 41, 77

Gazel, M. (1983) *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane*. Tech. rep., ONF, Direction régionale de Cayenne, Cayenne. 69, 71

Gertsev, V.I. & Gertseva, V.V. (2004) Classification of mathematical models in ecology. *Ecological Modelling* **178**, 329–334. 29

Gitay, H., Noble, I.R. & Connell, J.H. (1999) Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* **10**, 641–650. 56, 57

Goodman, L.A. (1967) On the reconciliation of mathematical theories of population growth. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A* **130**, 541–553. 77

Goreaud, F. (2000) *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. PhD Thesis, ENGREF, Nancy, France. 51

Goreaud, F., Loussier, B., Ngo Bieng, M.A. & Allain, R. (2004) Simulating realistic spatial structure for forest stands: a mimetic point process. In: *Proceedings of the Interdisciplinary Spatial Statistics Workshop 2004, December 2-3, 2004, Paris, France*. ENGREF and University of Paris I Panthéon-Sorbonne, Paris, France. 50

Goreaud, F. & Pélissier, R. (2003) Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* **14**, 681–692. 46, 55

Gourlet-Fleury, S. (1997) *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)*. PhD Thesis, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, France. 2 volumes. 34, 35, 36, 37, 43, 59, 66

Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M.D. & Forni, E. (2005a) Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* **62**, 785–796. 56, 57, 59, 60, 65

Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Dessard, H., Picard, N. & Sist, P. (2004) Forest dynamics models for practical management issues. *Bois et Forêts de Tropiques* **280**, 41–52. 31, 36, 71, 73, 75

Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jésel, S., Dessard, H., Jourget, J.G., Blanc, L. & Picard, N. (2005b) Using models for predicting recovery and assessing tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management* **209**, 69–85. 31, 36, 73, 75

Gourlet-Fleury, S. & Houllier, F. (2000) Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **131**, 269–289. 59

Greig-Smith, P. (1964) *Quantitative Plant Ecology*. Butterworths, London. 51

Grimm, V. (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* **115**, 129–148. 30

Guéneau, S. (2006) *Livre blanc sur les forêts tropicales humides. Aanalyses et recommendations des acteurs français*. La documentation française, Paris. 81

Hanus, M.L., Hann, D.W. & Marshall, D.D. (1998) Reconstructing the spatial pattern of trees from routine stand examination measurements. *Forest Science* **44**, 125–133. 54

Hara, T. & Wyszomirski, T. (1994) Competitive asymmetry reduces spatial effects on size-structure dynamics in plant populations. *Annals of Botany* **73**, 285–297. 40, 69

Hauhs, M., Knauft, F.J. & Lange, H. (2003) Algorithmic and interactive approaches to stand growth modelling. In: *Modelling Forest Systems* (Eds. A. Amaro, D. Reed & P. Soares). CAB International Publishing, Wallingford, 51–62. Proceedings of the IUFRO 4.01 and 4.11 Conference, Instituto Superior de Gestão and Instituto Superior de Agronomia, Sesimbra, Portugal, 2-5 June 2002. 30

Hoffmann, W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* **80**, 1354–1369. 71

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**, 17–29. 71

Horn, H.S. (1975) Markovian properties of forest succession. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Eds. M. L. Cody & J. M. Diamond).

Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 196–211. 49, 77

Houde, L. & Ledoux, H. (1995) Modélisation en forêt naturelle : stabilité du peuplement. *Bois et Forêts des Tropiques* **245**, 21–26. 75

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**, 273–282. 29

Houllier, F. & Lebreton, J.D. (1986) A renewal-equation approach to the dynamics of stage-grouped populations. *Mathematical Biosciences* **79**, 185–197. 75

Houllier, F., Lebreton, J.D. & Pontier, D. (1989) Sampling properties of the asymptotic behavior of age- or stage-grouped population models. *Mathematical Biosciences* **95**, 161–177. 75

Huston, M.A., DeAngelis, D.L. & Post, W.M. (1988) New computer models unify ecological theory. *BioScience* **38**, 682–691. 29

Huth, A. & Ditzer, T. (2001) Long-term impacts of logging in a tropical rain forest - a simulation study. *Forest Ecology and Management* **142**, 33–51. 58

Ingram, D. & Buongiorno, J. (1996) Income and diversity tradeoffs from management of mixed lowland dipterocarps in Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* **9**, 242–270. 71, 75

Iwasa, Y., Andreasen, V. & Levin, S.A. (1987) Aggregation in model ecosystems: I. Perfect aggregation. *Ecological Modelling* **37**, 287–302. 37, 39

Iwasa, Y., Levin, S.A. & Andreasen, V. (1989) Aggregation in model ecosystems: II. Approximate aggregation. *IMA Journal of Mathematics Applied in Medecine & Biology* **6**, 1–23. 37, 39

Kelly, B.A., Bouvet, J.M. & Picard, N. (2004) Size class distribution and spatial pattern of *Vitellaria paradoxa* in relation to farmers' practices in Mali. *Agroforestry systems* **60**, 3–11. 52

Keyfitz, N. (1967) Reconciliation of population models: matrix, integral equation and partial fraction. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A* **130**, 61–83. 77

Knoebel, B.R. & Burkhart, H.E. (1991) A bivariate distribution approach to modeling forest diameter distributions at two points in time. *Biometrics* **47**, 241–253. 67

Köhler, P., Ditzer, T. & Huth, A. (2000) Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* **16**, 591–602. 58

Köhler, P., Ditzer, T., Ong, R.C. & Huth, A. (2001) Comparison of measured and modelled growth on permanent plots in Sabahs rain forests. *Forest Ecology and Management* **144**, 101–111. 58

Köhler, P. & Huth, A. (1998) The effects of tree species grouping in tropical rainforest modelling: Simulations with the individual-based model Formind. *Ecological Modelling* **109**, 301–321. 58

Kohyama, T. (1989) Simulation of the structural development of warm-temperate rain forest stands. *Annals of Botany* **63**, 625–634. 40, 69

Kohyama, T. (1991) Simulating stationary size distribution of trees in rain forests. *Annals of Botany* **68**, 173–180. 40, 69

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. 69

Kokkila, T., Mäkelä, A. & Nikinmaa, E. (2002) A method for generating stand structures using Gibbs marked point process. *Silva Fennica* **36**, 265–277. 54

Lahoreau, G., Picard, N. & Gourlet-Fleury, S. (2002) Grouping species to model forest dynamics: a case study of a forest in the Central African Republic. *Bois et Forêts des Tropiques* **271**, 89–100. 31, 57, 58, 71, 75

Lamar, W.R. & McGraw, J.B. (2005) Evaluating the use of remotely sensed data in matrix population modeling for eastern hemlock (*Tsuga canadensis* L.). *Forest Ecology and Management* **212**, 50–64. 71, 72

Lantuéjoul, C. (2002) *Geostatistical simulation: models and algorithms*. Springer, Berlin. 54

Laurance, W.F., Oliveira, A.A., Laurance, S.G., Condit, R., Nascimento, H.E.M., Sanchez-Thorin, A.C., Lovejoy, T.E., Andrade, A., D'Angelo, S., Ribeiro, J.E. & Dick, C.W. (2004) Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* **428**, 171–175. 81

Law, R. & Dieckmann, U. (1998) *On Scaling Up from Individual-Based Processes to Macroscopic Ecological Dynamics in Spatially-Extended Communities*. Interim Report IR-98-046, International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria. 44

Law, R. & Dieckmann, U. (1999) *Moment approximations of individual-based models*. Interim Report IR-99-043, International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria. 44

Law, R., Murrell, D.J. & Dieckmann, U. (2003) *Population growth in space and time: the spatial logistic equation*. Interim Report IR-03-061,

International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Austria. 44

Lefkovitch, L.P. (1965) The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**, 1–18. 72

Leslie, P.H. (1945) In the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**, 183–212. 72

Lesne, A. (1996) *Méthodes de renormalisation. Phénomènes critiques, chaos, structures fractales*. Eyrolles, Paris. 43

Levin, S.A. & Pacala, S.W. (1997) Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. In: *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (Eds. D. Tilman & P. Kareiva). Princeton University Press, Princeton, NJ, 271–295. 44

Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W.F., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Torres Lezama, A., Vásquez Martinez, R., Brown, S., Chave, J., Kuebler, C., Núñez Vargas, P. & Vinceti, B. (2004) Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* **359**, 421–436. 81

Lin, C.R. & Buongiorno, J. (1997) Fixed versus variable-parameter matrix models of forest growth: the case of maple-birch forests. *Ecological Modelling* **99**, 263–274. 73

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**, 609–619. 67

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**, 213–226. 48

Lortet, J. (1998) *Formation de groupes d'espèces homogènes pour la croissance dans la forêt dense tropicale humide d'Uppangala, Inde*. Mémoire de DEA, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France. 58

Loussier, B. (2003) *Analyse de la structure spatiale d'un mélange d'un grand nombre d'espèces : application à la forêt tropicale*. Rapport de stage d'option scientifique, École Polytechnique, Palaiseau, France. 55

Lutscher, F. & Lewis, M.A. (2003) Spatially-explicit matrix models. *Journal of Mathematical Biology* **48**, 293–324. 76

Lykke, A.M. (1998) Assessment of species composition change in savanna vegetation by means of woody plants' size class distributions and local information. *Biodiversity and Conservation* **7**, 1261–1275. 71

Matlack, G.R. & Monde, J. (2004) Consequences of low mobility in spatially and temporally heterogeneous ecosystems. *Journal of Ecology* **92**, 1025–1035. 47

Maurer, B.A. (2005) Statistical mechanics of complex ecological aggregates. *Ecological Complexity* **2**, 71–85. 69

McTague, J.P. & Stansfield, W.F. (1994) Stand and tree dynamics of uneven-aged ponderosa pine. *Forest Science* **40**, 289–302. 38

Mendoza, G.A. & Setyarso, A. (1986) A transition matrix forest growth model for evaluating alternative harvesting schemes in Indonesia. *Forest Ecology and Management* **15**, 219–228. 71

Michie, B.R. & Buongiorno, J. (1984) Estimation of a matrix model of forest growth from re-measured permanent plots. *Forest Ecology and Management* **8**, 127–135. 74

Moeur, M. (1993) Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science* **39**, 756–775. 51

Moeur, M. (1997) Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla / Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management* **94**, 175–186. 53

Møller, J. & Waagepetersen, R.P. (2004) *Statistical Inference and Simulation for Spatial Point Processes*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton. 52, 54, 55

Munro, D.D. (1974) Forest growth models: A prognosis. In: *Growth Models for Tree and Stand Simulation. Proceedings of a S4.01-4 IUFRO Conference* (Ed. J. Fries). Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm, no. 30 in Research Notes, 7–21. 29

Murray, A.G. (2001) The use of simple models in the design and calibration of a dynamic 2D model of a semi-enclosed Australian bay. *Ecological Modelling* **136**, 15–30. 38

Namaalwa, J., Eid, T. & Sankhayan, P. (2005) A multi-species density-dependent matrix growth model for the dry woodlands of Uganda. *Forest Ecology and Management* **213**, 312–327. 71

Neeff, T., Biging, G.S., Dutra, L.V., Freitas, C.C. & dos Santos, J.R. (2005) Modeling spatial tree patterns in the Tapajós forest using interferometric height. *Revista Brasileira de Cartografia* **57**, 1–6. 47, 54

Nepal, S.K. & Somers, G.L. (1992) A generalized approach to stand table projection. *Forest Science* **38**, 120–133. 67

Neubert, M.G. & Caswell, H. (2000) Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* **81**, 1613–1628. 76

Newnham, R.M. (1964) *The development of a stand model for Douglas-fir*. PhD Thesis, Faculty of Forestry, University of British Columbia, Vancouver, B. C. 29

O'Neill, R.V. & Rust, B. (1979) Aggregation error in ecological models. *Ecological Modelling* **7**, 91–105. 62

Osho, J.S.A. (1991) Matrix model for tree population projection in a tropical rain forest of south-western Nigeria. *Ecological Modelling* **59**, 247–255. 71

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. 29

Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* **74**, 357–365. 38, 43, 44

Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997) Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. In: *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (Eds. D. Tilman & P. Kareiva). Princeton University Press, Princeton, NJ, 204–232. 43, 44

Pardé, J. & Bouchon, J. (1988) *Dendrométrie*. ENGREF, Nancy. 27, 70

Parrott, L. & Lange, H. (2004) Use of interactive forest growth simulation to characterise spatial stand structure. *Forest Ecology and Management* **194**, 29–47. 29, 30, 52, 53

Patil, G.P., Pielou, E.C. & Waters, W.E., Eds. (1971) *Statistical Ecology – Spatial Patterns and Statistical Distributions*. Pennsylvania State University Press, University Park, Pennsylvania. Proceedings of the International Symposium on Statistical Ecology, New Haven, Connecticut, August 1969. 51

Pélissier, R. (1998) Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology* **14**, 1–16. 52

Peng, C. (2000) Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environmental Impact Assessment Review* **20**, 481–501. 32

Penttinen, A. (2004) Measuring spatial association between species and between mark-varietes. In: *Spatial Point Process Modelling and its Applications* (Eds. A. Baddeley, P. Gregori, J. Mateu, R. Stoica & D. Stoyan). Universitat Jaume I, Castelló de la Plana, Spain, no. 20 in Collecció "Treballs d'Informática i Tecnologia", 193–211. 48, 54

Penttinen, A., Stoyan, D. & Henttonen, H.M. (1992) Marked point processes in forest statistics. *Forest Science* **38**, 806–824. 51

Phillips, P.D., Yasman, I., Brash, T.E. & van Gardingen, P.R. (2002) Grouping tree species for analysis of forest data in Kalimantan (Indonesian Borneo). *Forest Ecology and Management* **157**, 205–216. 58

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. 51, 52

Picard, N. (1999) *Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière - Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française*. PhD Thesis, ENGREF, Paris, France. 69

Picard, N. & Bar-Hen, A. (2002) La corrélation spatiale entre la surface terrière des arbres et leur accroissement est-elle un bon indicateur de la compétition ? *Annals of Forest Science* **59**, 41–51. 51, 53, 54

Picard, N., Bar-Hen, A. & Franc, A. (2001) Spatial pattern induced by asymmetric competition: a modelling approach. *Natural Resource Modeling* **14**, 147–175. 47, 54, 70

Picard, N., Bar-Hen, A. & Franc, A. (2002) Modeling forest dynamics with a combined matrix/individual-based model. *Forest Science* **48**, 643–652. 69, 72

Picard, N., Bar-Hen, A. & Guédon, Y. (2003a) Modelling forest dynamics with a second-order matrix model. *Forest Ecology and Management* **180**, 389–400. 72, 73, 77

Picard, N. & Franc, A. (2001) Aggregation of an individual-based space-dependent model of forest dynamics into distribution-based and space-independent models. *Ecological Modelling* **145**, 69–84. 40, 43, 44, 67, 69, 71

Picard, N. & Franc, A. (2003) Are ecological groups of species optimal for forest dynamics modelling? *Ecological Modelling* **163**, 175–186. 61, 62, 63, 65

Picard, N. & Franc, A. (2004) Approximating spatial interactions in a model of forest dynamics. *Forest Biometry, Modelling and Information Science* **1**, 91–103. 43, 44, 45, 47, 69

Picard, N., Gourlet-Fleury, S. & Favrichon, V. (2004a) Modelling the forest dynamics at Paracou: the contributions of five models. In: *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons Drawn from Paracou, a Long-Term Experimental Research Site in French Guiana* (Eds. S. Gourlet-Fleury, J. M. Guehl & O. Laroussinie). Elsevier, Paris, 281–296. 35

Picard, N., Gourlet-Fleury, S. & Sist, P. (2003b) Using process-dependent groups of species to model the dynamics of a tropical rain-forest. In: *Modelling Forest Systems* (Eds. A. Amaro, D. Reed & P. Soares). CAB International Publishing, Wallingford, 237–248. Proceedings of the IUFRO 4.01 and 4.11 Conference, Instituto Superior de Gestão and Instituto Superior de Agronomia, Sesimbra, Portugal, 2-5 June 2002. 57, 58, 61

Picard, N., Guéguen, K., Abdoulaye, H., Diarisso, D., Karembé, M., Birnbaum, P. & Nasi, R. (2005a) Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African Journal of Ecology* **43**, 201–207. 52

Picard, N., Karembé, M. & Birnbaum, P. (2004b) Species-area curve and point processes. *Écoscience* **11**, 45–54. 52

Picard, N., Kouyaté, A.M. & Dessard, H. (2005b) Tree density estimations using a distance method in mali savanna. *Forest Science* **51**, 7–18. 51, 52

Picard, N., Sylla, M.L. & Nouvellet, Y. (2004c) Relationship between plot size and the variance of the density estimator in West African savannas. *Canadian Journal of Forest Research* **34**, 2018–2026. 52

Pielou, E.C. (1960) A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *Journal of Ecology* **48**, 575–584. 54

Pielou, E.C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, New York. 51

Pienaar, L.V. & Harrison, W.M. (1988) A stand table projection approach to yield prediction in unthinned even-aged stands. *Forest Science* **34**, 804–808. 38

Porté, A. & Bartelink, H.H. (2002) Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* **150**, 141–188. 29

Pottier, N. (2000) *Physique statistique hors d'équilibre : équation de Boltzmann, réponse linéaire*. LPTMC, Université Paris 7 - Denis Diderot, Paris. 69

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. 76

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**, 1164–1174. 53, 54

Renault, O. (2001) *Extinction et persistance des espèces rares*. PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie - Paris 6, Paris. 73

Reuter, H., Hölker, F., Middelhoff, U., Jopp, F., Eschenbach, C. & Breckling, B. (2005) The concepts of emergent and collective properties in individual-based models—Summary and outlook of the Bornhöved case studies. *Ecological Modelling* **186**, 489–501. 38

Ripley, B.D. (1981) *Spatial Statistics*. John Wiley & Sons, New York. 51

Ritchie, M.W. & Hann, D.W. (1997) Implications of disaggregation in forest growth and yield modeling. *Forest Science* **43**, 223–233. 37, 38, 39

Rivot, E. (2003) *Investigations bayésiennes de la dynamique des populations de saumon atlantique (Salmo salar L.) : des observations de terrain à la construction du modèle statistique pour apprendre et gérer*. PhD Thesis, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes, France. 73, 75

Roberts, M.R. & Hruska, A.L. (1986) Predicting diameter distribution: a test of stationary Markov model. *Canadian Journal of Forest Research* **16**, 130–135. 73

Rollin, F., Buongiorno, J., Zhou, M. & Peyron, J.L. (2005) Management of mixed-species, uneven-aged forests in the French Jura: from stochastic growth and price models to decision tables. *Forest Science* **51**, 64–75. 75

Schlather, M. (1999) *Introduction to positive definite functions and to unconditional simulation of random fields*. Technical report ST-99-10, Lancaster University, Department of Mathematics and Statistics, Lancaster, UK. 54

Schlather, M. (2001) On the second order characteristics of marked point processes. *Bernoulli* **7**, 99–117. 53

Schlather, M. (2002) Characterization of point processes with Gaussian marks independent of locations. *Mathematische Nachrichten* **239-240**, 204–214. 54

Schlather, M., Ribeiro, P.J. & Diggle, P.J. (2004) Detecting dependence between marks and locations of marked point processes. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* **66**, 79–93. 48, 54

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**, 113–120. 51

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**, 203–212. 49

Sist, P., Fimbel, R., Sheil, D., Nasi, R. & Chevallier, M.H. (2003a) Towards sustainable management of mixed dipterocarp forests of Southeast

Asia: moving beyond minimum diameter cutting limits. *Environmental Conservation* **30**, 364–374. 34

Sist, P., Picard, N. & Gourlet-Fleury, S. (2003b) Sustainable cutting cycle and yields in a lowland mixed dipterocarp forest of Borneo. *Annals of Forest Science* **60**, 803–814. 31, 33, 57, 71

Sist, P., Sheil, D., Kartawinata, K. & Priyadi, H. (2003c) Reduced-impact logging in Indonesian Borneo: some results confirming the need for new silvicultural prescriptions. *Forest Ecology and Management* **179**, 415–427. 34

Solomon, D.S., Hosmer, R.A. & Hayslett, H.T. (1986) A two-stage matrix model for predicting growth of forest stands in the Northeast. *Canadian Journal of Forest Research* **16**, 521–528. 72, 74

Somers, G.L. & Nepal, S.K. (1994) Linking individual-tree and stand-level growth models. *Forest Ecology and Management* **69**, 233–243. 38

Spathelf, P. & Durlo, M.A. (2001) Transition matrix for modeling the dynamics of a subtropical seminatural forest in southern Brazil. *Forest Ecology and Management* **151**, 139–149. 71

Stephenson, N.L. & van Mantgem, P.J. (2005) Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecology Letters* **8**, 524–531. 81

Stoyan, D. & Penttinen, A. (2000) Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science* **15**, 61–78. 28, 29, 50, 51

Stoyan, D. & Stoyan, H. (1994) *Fractals, Random Shapes and Point Fields*. John Wiley & Sons, Chichester. 46, 51

Suzuki, T. & Umemura, T. (1974) Forest transition as a stochastic process. In: *Growth Models for Tree and Stand Simulation. Proceedings of a S4.01-4 IUFRO Conference* (Ed. J. Fries). Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm, no. 30 in Research Notes, 358–379. 40, 69

Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**, 81–86. 57

Tang, S., Wang, Y., Zhang, L. & Meng, C.H. (1997) A distribution-independent approach to predicting stand diameter distribution. *Forest Science* **43**, 491–500. 67

Taylor, L.R. (1961) Aggregation, variance, and the mean. *Nature* **189**, 732–735. 46

Tiama (1999) Traitement des inventaires appliqué à la modélisation des aménagements. République du Cameroun, Ministère de l'environnement et des forêts, Direction des forêts - Agence canadienne de développement inter-

national (projet 232/18027) - Tecsult Inc., Québec. Manuel d'utilisation du logiciel. 32

Uchmański, J. & Grimm, V. (1996) Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 437–441. 40

Upton, G. & Fingleton, B. (1985) *Spatial Data Analysis by Example - Vol.I: Point Pattern and Quantitative Data*. John Wiley & Sons, Chichester. 51

Usher, M.B. (1966) A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to the selection forests. *Journal of Applied Ecology* **3**, 355–367. 29, 71

Usher, M.B. (1969) A matrix model for forest management. *Biometrics* **25**, 309–315. 71

Usher, M.B. (1981) Modelling ecological succession with particular reference to Markovian models. *Vegetatio* **46-47**, 11–18. 71

van Groenendael, J., de Kroon, H. & Caswell, H. (1988) Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* **3**, 264–269. 72

van Lieshout, M.N.M. & Baddeley, A.J. (1999) Indices of dependence between types in multivariate point patterns. *Scandinavian Journal of Statistics* **26**, 511–532. 55

Van Nes, E.H. & Marten Scheffer, M. (2005) A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory. *Ecological Modelling* **185**, 153–164. 30, 38

Vanclay, J.K. (1989) A growth model for north Queensland rainforests. *Forest Ecology and Management* **27**, 245–271. 57

Vanclay, J.K. (1991) Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. *Forest Ecology and Management* **42**, 143–168. 58

Vanclay, J.K. (1992) Modelling regeneration and recruitment in a tropical moist forest. *Canadian Journal of Forest Research* **22**, 1235–1248. 58

Vanclay, J.K. (1994) *Modelling Forest Growth and Yield - Applications to Mixed Tropical Forests*. CAB International, Wallingford. 29

Verzelen, N. (2004) *Dégradation du modèle Selva*. Mémoire de stage de maîtrise, École Normale Supérieure de Paris, Paris. 45, 47

Wan Razali, B.W.M. (1986) *Development of a generalized forest growth and yield modelling system for mixed tropical forests of peninsular Malaysia*. PhD Thesis, University of Washington. 57

WHITMORE, T.C. (1998) *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, Oxford. 56

WIKAN, A. (1998) Four-periodicity in Leslie matrix models with density dependent survival probabilities. *Theoretical Population Biology* **53**, 85–97. 76

WILSON, W.G. (1996) Lotka's game in predator-prey theory: Linking populations to individuals. *Theoretical Population Biology* **50**, 368–393. 42

WILSON, W.G. (1998) Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. *The American Naturalist* **151**, 116–134. 42

ZETLAOUI, M. (2003) *Stabilité des modèles d'Usher*. Mémoire de DEA, Université de Paris 11, Orsay, France. 74, 75, 80

ZHANG, L., MOORE, J.A. & NEWBERRY, J.D. (1993) Disaggregating stand volume growth to individual trees. *Forest Science* **39**, 295–308. 38

ZHOU, M. & BUONGIORNO, J. (2004) Nonlinearity and noise interaction in a model of forest growth. *Ecological Modelling* **180**, 291–304. 75, 76

**Modélisation de la dynamique de forêts naturelles tropicales : quel niveau de description ?**

**Résumé :** La modélisation de la dynamique des forêts naturelles tropicales peut reposer sur deux niveaux de description : l'arbre ou la distribution en taille des arbres au sein du peuplement. Mes travaux ont porté essentiellement sur le lien entre ces deux niveaux de description, que ce soit d'un point de vue théorique ou appliqué. La théorie de l'agrégation permet ainsi de basculer du niveau détaillé de l'arbre au niveau agrégé de la distribution. Lorsque les interactions entre arbres ne sont pas dépendantes des distances, l'agrégation est asymptotiquement parfaite. Dans le cas contraire, il est essentiel de pouvoir modéliser la relation rétro-active de la dynamique sur la répartition spatiale des arbres. La méthode des moments apporte alors une solution approximative à la question de l'agrégation. La question peut également être abordée dans le sens inverse (désagrégation), le modèle de dynamique étant vu comme un algorithme de simulation d'un processus ponctuel marqué (la marque étant la taille des arbres). Ces questions se transposent pour traiter le cas de la diversité spécifique propre aux forêts tropicales. La théorie de l'agrégation peut à nouveau être mise en œuvre pour regrouper les multiples espèces en groupes ayant des caractéristiques de dynamique communes.