



HAL
open science

Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)

Sylvie Gourlet-Fleury

► **To cite this version:**

Sylvie Gourlet-Fleury. Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française). Ecologie, Environnement. Université Claude Bernard - Lyon I, 1997. Français. NNT : . tel-00204403

HAL Id: tel-00204403

<https://theses.hal.science/tel-00204403v1>

Submitted on 14 Jan 2008

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.

THÈSE
présentée
devant l'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD — LYON I —
pour l'obtention
du DIPLÔME DE DOCTORAT
(arrêté du 30 mars 1992)
par Sylvie Gourlet-Fleury

MODÉLISATION INDIVIDUELLE SPATIALEMENT EXPLICITE DE
LA DYNAMIQUE D'UN PEUPEMENT DE FORÊT DENSE
TROPICALE HUMIDE
(dispositif de Paracou - Guyane française)

JURY

MM. Roger Ardit (rapporteur)
Avner Bar-Hen
Jacques Ferber
Alain Franc
François Houllier (directeur)
Jean-Pierre Pascal
Alain Pavé (président)

Yves Laumonier (rapporteur)

PRÉAMBULE

J'ai d'abord une pensée toute particulière pour l'équipe qui, depuis 1984, réalise l'inventaire annuel des parcelles de Paracou sous la direction de Pascal Petronelli et, plus récemment, de Thierry Claude. On ne dira certainement jamais assez à quel point leur travail, pas toujours gratifiant, est essentiel et permet à une « multitude » de chercheurs, thésards et stagiaires divers et variés de s'intéresser à la dynamique forestière en zone tropicale humide, tout en fournissant une référence précieuse pour les gestionnaires forestiers guyanais. Il n'existe dans le monde intertropical que très peu de dispositifs aussi bien renseignés et entretenus que celui de Paracou. Je ne puis qu'être reconnaissante à la direction du CIRAD-Forêt de m'avoir donné l'occasion et les moyens de travailler sur un tel dispositif et pendant si longtemps.

Ma deuxième pensée sera pour Dario Caruso qui non seulement a programmé le simulateur SELVA mais l'a modifié x et x fois en fonction de mes changements d'idées et d'humeurs, sans jamais se départir ni de son calme ni de son humour. Son intérêt pour le sujet ne s'est jamais démenti et il a poursuivi ce travail en dehors du cadre de son DEA, en marge de son contexte professionnel actuel. La troisième partie de mon mémoire est également un peu la sienne et je la lui dédie, ainsi qu'à tous les utilisateurs de la station « Kourou » pour lesquels la cohabitation avec SmallTalk-80 a été difficile ...

J'ai réalisé ce travail dans le cadre du Laboratoire de Génétique et de Biologie des Populations à l'Université Claude Bernard Lyon I, sous la direction de François Houllier. Le départ de ce dernier pour Pondichéry n'a rajouté que quelques milliers de kilomètres à la distance Kourou / Nancy qui nous séparait jusqu'alors et les tonnes de fax qui encombrent mon placard prouvent que François a toujours eu à coeur de répondre, le plus vite possible, à la moindre de mes interrogations. Je dois saluer sa patience et sa constance : du 28/02/96 au 26/03/96 il m'a ré-expliqué sept fois, de sept façons différentes, comment évaluer l'importance des erreurs de mesures sur mes données. Je crains malheureusement n'avoir toujours pas compris ce qui, je suppose, devrait faire de mon cas quelque chose de désespéré.

Je suis redevable à tous ceux qui, à un titre ou à un autre, pour m'aider ou me critiquer, se sont intéressés à mon travail. En les prenant par ordre alphabétique, je citerai :

- Avner Bar-Hen qui s'est fait le relai statistique de François Houllier à mon retour de Guyane. Le texte de ce mémoire doit beaucoup à ses relectures attentives et la Fig.a13 en annexe 6 à sa macro box-plot sous SAS !
- Nicole Blanc qui m'a aidée à décrypter le source FORTRAN de FOREST (Ek et Monserud, 1974a) et dont les conseils en matière de programmation m'ont été fort utiles pour travailler sur les indices de compétition ;

- Jacques Ferber qui, en 1993, a fait « tilt » en découvrant mon sujet de thèse et m'a proposé l'approche multi-agents pour le mener à bien : c'est lui qui a encadré le DEA de Dario Caruso ;
- Alain Franc qui a bien voulu consacrer du temps à l'analyse de mes données et n'a pas ménagé ses conseils, par e-mail interposé, durant cette année de rédaction. Ses réponses ont toujours été aussi promptes que mes questions ;
- Claude Lobry qui, le premier, a disséqué SELVA de fond en comble ; nos discussions à propos du hasard informatique m'ont plongée dans des abîmes de perplexité dont je ne suis pas certaine d'être tout-à-fait sortie ;
- Eric Loffeier qui s'est très tôt impliqué dans ce projet. Son intérêt pour l'approche individuelle spatialisée, sa confiance à mon égard et son soutien moral m'ont été plus que précieux. J'espère que le temps qu'il a sacrifié à la relecture de ma prose ne sera pas considéré comme perdu ;
- Pierre Montpied et Judy Rankin de Merona qui ont cru en ce travail et avec lesquels discussion et collaboration ont toujours été un vrai régal ;
- Alain Pavé dont le projet de modélisation, à grand renfort de « Gigaflops » « d'un micro-écosystème (méso-échelle) d'un million d'arbres (1000 à 2000 ha) repérés spatialement prenant en compte : la germination, les processus de croissance et mortalité individuelles, les processus de reproduction et de dissémination des graines, de compétition ... » (Pavé, 1993) est en partie à l'origine de la démarche exposée ici.

J'ai bénéficié de l'amitié, de la bonne humeur et de l'aide de nombreuses personnes tant sur le campus agronomique de Kourou qu'à l'Université de Lyon et à Baillarguet. Je renonce à les citer ici, de peur d'être blessante en oubliant involontairement quelqu'un. Qu'elles soient assurées de ma sincère reconnaissance. Merci à tous ceux qui, jusqu'au dernier moment, ont fait déborder ma boîte aux lettres électronique de leurs encouragements !!!

Enfin, et pour paraphraser Binet :

Je dédie ce travail :
A tous ceux qui y ont cru
A tous ceux qui n'y ont pas cru mais ont « payé pour voir ».

Je ne dédie pas ce travail :
Aux autres.

D'une façon générale, je dédie ce travail aux arbres, koatis, pécaris et autres grages de Paracou avec lesquels mes rapports furent aussi divers qu'enrichissants ...

TABLE DES MATIÈRES

Liste des notations utilisées dans le texte

INTRODUCTION	1
1 - La forêt tropicale en Guyane française	1
2 - Objectifs et plan de la thèse	3
PREMIÈRE PARTIE - MATÉRIEL DISPONIBLE ET GRANDES LIGNES DE LA DÉMARCHE SUIVIE	6
CHAPITRE 1 - MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL : LE DISPOSITIF SYLVICOLE DE PARACOU	7
1.1 - Le contexte naturel guyanais.....	7
1.1.1 - Climatologie.....	7
1.1.2 - Géomorphologie.....	8
1.1.3 - Pédologie	8
1.1.4 - Végétation (Sabatier et Prévost, 1990).....	9
1.2 - Le dispositif de Paracou à Sinnamary.....	9
1.2.1 - Bref historique	10
1.2.2 - Description du dispositif et protocoles mis en oeuvre pour le suivi des peuplements	10
1.2.2.1 - Situation, configuration et traitements appliqués	11
1.2.2.2 - Suivi du peuplement « adulte ».....	13
1.2.2.3 - Suivi de la régénération	14
1.2.3 - Essai de caractérisation des parcelles.....	15
1.2.3.1 - Du point de vue pédologique et géomorphologique.....	16
1.2.3.2 - Du point de vue floristique.....	22
1.2.4 - Quelques données sur l'évolution des peuplements dans les parcelles.....	24
1.2.4.1 - Peuplement adulte	25
1.2.4.2 - Régénération	32
1.2.5 - Conclusion	33
CHAPITRE 2 - MATÉRIEL THÉORIQUE : LES MODÈLES DE DYNAMIQUE FORESTIÈRE	34
2.1 - « Modèles » : quelques rappels, définitions et conventions.....	34

2.2 - Les modèles de dynamique forestière : objectifs et typologie.....	36
2.2.1 - Modèles de peuplement (« whole stand models »).....	37
2.2.2 - Modèles de peuplement avec distribution (« size class models »).....	38
2.2.2.1 - Modèles utilisant des fonctions de distribution (« distribution models »).....	38
2.2.2.2 - Tables de production structurées (« stand table projection ») et modèles matriciels (« matrix models »).....	39
2.2.2.3 - Modèles de cohortes (« cohort models »).....	39
2.2.3 - Modèles individuels (« single tree models », « individual-based models »).....	40
2.2.3.1 - Modèles indépendants de la distance.....	40
2.2.3.2 - Modèles dépendants de la distance (« distance dependent models », « spatially explicit models »).....	43
2.2.4 - Modèles architecturaux.....	46
2.2.5 - Discussion.....	47
2.2.5.1 - Quelques considérations sur les niveaux de complexité.....	47
2.2.5.2 - Quelques considérations sur les problèmes d'échelle.....	49
2.2.5.3 - Avantages et inconvénients des modèles individuels dépendants de la distance.....	51
2.3 - Le traitement des différentes composantes de la dynamique forestière dans les modèles individuels.....	56
2.3.1 - Modélisation de la croissance.....	56
2.3.2 - Modélisation de la mortalité.....	60
2.3.2.1 - Mortalité naturelle.....	60
2.3.2.2 - Mortalité induite par les interventions humaines.....	63
2.3.3 - Modélisation des processus de régénération.....	63
2.3.3.1 - Modèles de recrutement.....	65
2.3.3.2 - Modèles de régénération.....	66
2.3.3.3 - Un compromis efficace dans le cadre des modèles spatialisés : SORTIE.....	68
2.4 - Le problème de la validation.....	69
2.4.1 - Comment évaluer les performances d'un modèle ?.....	70
2.4.1.1 - Évaluation de nature qualitative.....	70
2.4.1.2 - Évaluation de nature quantitative.....	71
2.5 - Conclusion.....	74
CHAPITRE 3 - CONSIDÉRATIONS SUR DIFFÉRENTS CHOIX ET MÉTHODES DE TRAVAIL.....	76
3.1 - Traitement de l'information « espèce ».....	76
3.1.1 - Espèce « grise ».....	76
3.1.2 - Quelques mots sur les groupes d'espèces.....	77
3.1.3 - Espèce ou groupe d'espèces ?.....	78
3.2 - Pas de temps du modèle de dynamique.....	78
3.3 - Choix des périodes d'étude.....	80

3.4 - Choix de la forme théorique des différents sous-modèles.....	81
3.4.1 - Le modèle de croissance	81
3.4.2 - Les modèles de mortalité.....	82
3.4.3 - Le traitement de la régénération	84
3.5 - Méthodes d'évaluation utilisées	84
3.5.1 - Évaluation des sous-modèles de régression	84
3.5.2 - Évaluation du modèle global	85
3.6 - Grandes étapes du travail	86
DEUXIÈME PARTIE - MODÉLISATION DES COMPOSANTES DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE À PARACOU	88
CHAPITRE 4 - ÉTUDE ET MODÉLISATION DE LA CROISSANCE.....	89
4.1 - Choix de la variable "croissance" à prédire.....	89
4.2 - Démarche adoptée pour la construction du modèle.....	91
4.2.1 - Formulation du modèle	91
4.2.2 - Calibration des modèles.....	92
4.3 - Recherche d'une expression de la fonction « potentiel ».....	93
4.3.1 - Méthode.....	93
4.3.2 - Résultats	93
4.4 - Construction du « réducteur » : recherche d'indices de compétition adaptés à la prédiction des accroissements en diamètre.....	96
4.4.1 - "Dégrossissage" du problème : comment quantifier l'effet de l'environnement sur la croissance des individus (étape 1) ?.....	96
4.4.2 - Recherche des indices les mieux adaptés : prise en compte de l'ensemble des situations rencontrées sur le dispositif (étape 2)	96
4.4.3 - Finalisation de la forme du "réducteur" (étape 3).....	99
4.5 - Choix d'un modèle de croissance et étude des résidus	101
4.5.1 - Caractéristiques du jeu de données utilisé	101
4.5.2 - Comparaison de différentes formulations du modèle de croissance	104
4.5.2.1 - Calibration.....	104
4.5.2.2 - Considérations fonctionnelles	104
4.5.2.3 - Choix d'un modèle et étude de son comportement.....	108
4.5.3 - Étude de différents effets sur les résidus du modèle de croissance	115
4.5.3.1 - Méthodes d'analyse.....	116
4.5.3.2 - Préliminaire : lissage, erreurs de mesure et autres sources de variabilité individuelle.....	116
4.5.3.3 - Prise en compte de l'information « espèce » : constitution de groupes de croissance.....	117
4.5.3.4 - Les traitements sylvicoles sont-ils correctement pris en compte par le modèle ?.....	137
4.5.3.5 - L'effet parcelle est-il dû à un effet « espèce » ?.....	140
4.5.3.6 - Existe-t-il une influence du substrat ?.....	141

4.5.3.7 - Conclusion	146
4.6 - Évaluation quantitative et problèmes posés.....	147
4.6.1 - Méthodes	147
4.6.2 - Évaluation spatiale.....	148
4.6.2.1 - Caractéristiques du jeu de données utilisé.....	148
4.6.2.2 - Résultats et commentaires.....	151
4.6.3 - Évaluation temporelle	155
4.7 - Estimation des paramètres du modèle « gris » par la technique du jackknife	158
4.7.1 - Méthode du « <i>jackknife</i> »	158
4.7.2 - Résultats	160
4.7.3 - Conclusion	164
4.8 - Synthèse.....	164
CHAPITRE 5 - ÉTUDE ET MODÉLISATION DE LA MORTALITÉ.....	167
5.1 - Les principales caractéristiques de la mortalité à Paracou.....	167
5.1.1 - Mortalité en zone non perturbée.....	167
5.1.2 - Influence des perturbations sylvicoles	168
5.2 - Calibration des modèles de mortalité.....	169
5.2.1 - Caractéristiques du jeu de données étudié	169
5.2.2 - Construction des différents modèles de mortalité.....	171
5.2.2.1 - Méthode	171
5.2.2.2 - Résultats	173
5.2.3 - Discussion : problèmes à prévoir et améliorations possibles	180
CHAPITRE 6 - ÉTUDE ET MODÉLISATION DU RECRUTEMENT.....	181
6.1 - Constitution du jeu de données de calibration.....	181
6.2 - Construction du modèle de recrutement.....	184
6.2.1 - Méthode et résultats	184
6.2.2 - Discussion : problèmes et améliorations possibles	186
TROISIÈME PARTIE - SIMULATION DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE À PARACOU.....	188
CHAPITRE 7 - CARACTÉRISTIQUES DU SIMULATEUR.....	189
7.1 - Programmation orientée objet et systèmes multi-agents : principales caractéristiques et définitions.....	189
7.2 - Fonctionnement du simulateur SELVA.....	190

7.2.1 - Mise en place des éléments d'une simulation.....	191
7.2.1.1 - Grandes lignes	191
7.2.1.2 - Établissement des relations de voisinage, ou comment un arbre connaît-il ses voisins ?.....	193
7.2.2 - Description d'un cycle de simulation et retour sur l'implémentation des sous-modèles de dynamique forestière	194
7.2.2.1 - Grandes lignes	194
7.2.2.2 - L'arbre et ses modules de vie	196
7.2.2.3 - Implémentation des modèles de croissance	197
7.2.2.4 - Implémentation des modèles de mortalité	198
7.2.2.5 - Le plateau et la « naissance » des arbres	199
7.2.3 - Quelques fonctionnalités importantes de l'interface	199
7.2.3.1 - Examen de l'environnement à l'instant t	200
7.2.3.2 - Examen de l'évolution des arbres et du peuplement	200
7.2.3.3 - Réalisation d'interventions sylvicoles.....	203
7.2.3.4 - Sorties de fichiers.....	207
7.3 - Avantages et inconvénients présentés par la programmation orientée objet.....	207
CHAPITRE 8 - ANALYSE DE QUELQUES RÉSULTATS DE SIMULATION.....	209
8.1 - Méthodes	209
8.1.1 - Généralités.....	209
8.1.2 - Conditions initiales	210
8.1.3 - Modèles utilisés.....	211
8.2 - Dynamique d'un peuplement « gris » en l'absence de toute perturbation.....	212
8.2.1 - Caractéristiques générales	212
8.2.1.1 - Évolution des paramètres globaux du peuplement	213
8.2.1.2 - Évolution des différentes composantes de la dynamique.....	214
8.2.1.3 - Évolution de la structure diamétrique.....	218
8.2.1.4 - Évolution de la structure spatiale.....	221
8.2.2 - Influence de différents facteurs	223
8.2.2.1 - Influence de la taille de la parcelle.....	223
8.2.2.2 - Influence des paramètres du modèle de croissance	224
8.2.2.3 - Influence de la composante aléatoire du modèle de croissance et de ses caractéristiques	226
8.2.2.4 - Influence de la situation de départ.....	228
8.3 - Dynamique d'un peuplement gris perturbé.....	230
8.3.1 - Influence de l'intensité des perturbations à t_0	231
8.3.2 - Comparaison avec les résultats obtenus à partir du modèle matriciel de Favrichon (1995)	233
8.4 - Discussion.....	235
8.4.1 - Couplage des sous-modèles, dysfonctionnements observés et améliorations possibles.....	235
8.4.2 - De l'aléatoire dans le simulateur	237

8.4.3 - Prise en compte des effets stationnels et floristiques	238
8.4.4 - Évolution de la structure diamétrique.....	239
8.4.5 - Réaction aux perturbations	239
8.4.6 - Quelques considérations sur les « comportements émergents »	241
8.5 - Conclusion	242
SYNTHÈSE ET CONCLUSION GÉNÉRALES.....	244
CHAPITRE 9 - ACQUIS, NON ACQUIS ET PERSPECTIVES	245
9.1 - Rappel des principaux résultats.....	245
9.1.1 - Modélisation de la croissance	245
9.1.2 - Modélisation de la mortalité et du recrutement	248
9.1.3 - Construction du simulateur SELVA et test de son comportement	249
9.2 - Perspectives	250
9.2.1 - À court terme.....	251
9.2.1.1 - Compléter l'étude du comportement du simulateur.....	251
9.2.1.2 - Améliorer techniquement les sous-modèles.....	251
9.2.2 - À moyen terme.....	252
9.2.3 - À moyen ou long terme, peut-être	253
CONCLUSION.....	254
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	256

Liste des notations utilisées dans le texte

C (cm) : circonférence à 1m30.

CHA1 : chablis primaire.

CHA2 : chablis secondaire.

CM : composante « *comportement moyen* » d'un modèle de croissance de type « *comportement moyen*facteur modificateur* ». Elle exprime l'accroissement d'un arbre en milieu « neutre » (*ie* dans un environnement qui ne lui est ni favorable ni défavorable du point de vue de la compétition pour les ressources).

D (cm) : diamètre à 1m30.

ΔD (cm/an) : accroissement diamétrique. Il s'agit le plus souvent d'un accroissement moyen annuel « lissé » sur trois ans (1988-1991 ou 1991-1994), exprimé en cm.

Dawkins (classification de) : classification basée sur le degré d'éclairement des houppiers et l'origine directe ou indirecte de cet éclairement. Cinq codes sont utilisés, allant de 1 : situation de sous-bois fermé à 5 : plein éclairement direct et latéral (situation d'émergence ou de milieu de trouée).

DVB : drainage vertical bloqué.

DVL : drainage vertical libre.

EGE : espèce ou groupe d'espèces.

FM : composante « *facteur modificateur* » d'un modèle de croissance de type « *comportement moyen*facteur modificateur* ». Elle exprime l'effet stimulant ($FM > 1$) ou déprimant ($FM < 1$) de l'environnement sur l'accroissement d'un arbre.

IC : indice de compétition.

ΔIC : variation de la valeur de l'**IC** sur un pas de temps de trois ans (1985-1988 ou 1988-1991).

MSP : arbre mort sur pied.

NBD : nombre d'arbres de diamètre supérieur ou égal à celui du sujet, situés sur une placette circulaire de 30 m de rayon, centrée sur le sujet.

ΔNBD : variation de la valeur de **NBD** sur un pas de temps de trois ans (1985-1988 ou 1988-1991).

NBT : nombre total d'arbres de diamètre supérieur à 10 cm situés sur une placette circulaire de 30 m de rayon, centrée sur le sujet.

ΔNBT : variation de la valeur de **NBT** sur un pas de temps de trois ans (1985-1988).

POT : composante « *potentiel* » d'un modèle de croissance de type « *potentiel*réducteur* ». Elle exprime l'accroissement potentiel maximal d'un arbre sur une station donnée.

P1 à P12 : parcelles n°1 à 12.

RED : composante « *réducteur* » d'un modèle de croissance de type « *potentiel*réducteur* ». Elle exprime l'influence « déprimante » de l'environnement sur l'accroissement potentiel d'un arbre.

STD (m²/ha) : surface terrière cumulée de tous les arbres de diamètre supérieur ou égal à celui du sujet, situés sur une placette circulaire de 30 m de rayon, centrée sur le sujet.

ΔSTD (m²/ha) : variation de la valeur de STD sur un pas de temps de trois ans (1985-1988).

ST_{dot} (m²/ha) : surface terrière cumulée de tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre situés sur un plateau élargi de 30mx30m centré sur le plateau sujet de 10mx10m.

STT (m²/ha) : surface terrière cumulée de tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre, situés sur une placette circulaire de 30 m de rayon centrée sur le sujet.

ΔSTT (m²/ha) : variation de la valeur de STT sur un pas de temps de trois ans (1985-1988).

T₀, T₁, T₂ et T₃ : traitements mis en oeuvre à Paracou. Respectivement : témoin, exploitation « traditionnelle », exploitation « traditionnelle »+éclaircie, exploitation « lourde »+éclaircie.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

1 - La forêt tropicale en Guyane française

Dans un contexte de disparition rapide des formations forestières tropicales dans le monde (FAO, 1992, Rudel et Roper, 1996, Clément, 1997) la forêt dense ombrophile sempervirente de plaine, qui couvre environ 90% des 8,5 millions d'hectares de ce département français d'Amérique du sud, jouit encore d'une situation privilégiée. Faible densité de population, majoritairement concentrée sur le littoral et à un moindre degré sur le fleuve Maroni, haut niveau de vie, coûts d'exploitation élevés maintenant la Guyane en dehors des circuits commerciaux internationaux du bois, contribuent à limiter la pression sur le plus grand massif forestier de l'Union Européenne.

L'exploitation forestière est toujours restée très limitée dans ce département : la production annuelle de grumes se chiffre en quelques dizaines de milliers de mètres cubes. Elle est passée de 23000 m³ jusqu'au début des années 60 à 65000 m³ en 1996, après avoir atteint quelques pics (1968 : 73000 m³, 1980 : 120000 m³) conjoncturels¹ : la production est en effet contrôlée par un très petit nombre d'entreprises et fortement dépendante de leurs déconvenues économiques.

Toutes les entreprises d'exploitation se heurtent, peu ou prou, aux mêmes difficultés « guyanaises » :

- caractéristiques de la ressource : les peuplements sont d'une grande hétérogénéité floristique. Seul un nombre restreint d'espèces ne représentant qu'une faible part du potentiel ligneux possède un intérêt commercial actuel. Il n'existe pas en quantité suffisante d'espèces ou de groupe d'espèces de « qualité homogène » capables de concurrencer les bois africains ou asiatiques. Ceci se traduit notamment par des taux de prélèvement très faibles, de 4 à 5 m³/ha ;
- caractéristiques des infrastructures routières : elles sont très peu développées et uniquement cantonnées à la « bande côtière » (ce terme désigne une zone forestière de un million et demi d'hectares environ, qui s'étend de la côte jusqu'à une distance de 60 à 70 km à l'intérieur des terres) ;
- caractéristiques économiques : le marché local est peu développé (population peu importante) et les débouchés à l'exportation quasi-inexistants. Le coût élevé de la main-d'oeuvre locale rend le prix des sciages peu attractif sur le marché extérieur et la concurrence exercée par les bois du Brésil se ressent jusque sur le marché intérieur.

¹ Données tirées de Valeix et Mauperin (1990) ou communiquées par la Direction Régionale de l'ONF en Guyane (Brunaux, *comm. pers.*).

Ces difficultés ont de tout temps entraîné, sous forme de subventions diverses, une implication financière particulièrement importante de l'Etat et depuis peu de la collectivité régionale et de l'Europe, notamment pour la réalisation de la voirie forestière. Depuis le début des années 1990, celle-ci se fait désormais dans le cadre d'une politique cohérente d'aménagement des forêts de la bande côtière, qui a progressivement mis fin au système des permis forestiers « à l'africaine » prévalant jusqu'alors.

Le massif forestier guyanais appartient, pour l'essentiel, au domaine privé de l'Etat et sa gestion est assurée par l'Office National des Forêts. Dans le cadre du schéma d'aménagement de l'espace forestier défini en 1990, ce massif a été divisé en deux parties (ONF, 1991) :

- la zone sud, qui couvre environ six millions d'hectares, doit rester préservée. La forêt y est quasiment intacte et constitue un patrimoine d'une richesse faunistique et floristique exceptionnelle. La création d'un parc national dans l'extrême sud y est en cours ;
- la zone nord (bande côtière), en partie parcourue par l'exploitation forestière, fait l'objet d'un aménagement forestier global. Depuis 1992, l'ONF y a délimité 53 « forêts » totalisant 551000 ha, dotées de plans d'aménagement et dans le cadre desquelles devront, à l'avenir, se dérouler toutes les opérations d'exploitation : 65% de la production de grumes de 1994 ont été extraits de ces forêts aménagées (Fleury, 1995).

Cantonner l'exploitation forestière dans des secteurs forestiers bien délimités répond avant tout au souci du gestionnaire de limiter les investissements en infrastructures routières très coûteuses et donc d'éviter de pénétrer toujours plus avant en forêt, tout en rationalisant et en contrôlant plus strictement les prélèvements effectués par les exploitants.

Cela suppose cependant que ces secteurs puissent assurer, dans de bonnes conditions et à long terme, l'alimentation de la filière bois guyanaise. En raisonnant grossièrement, si l'on table sur une production annuelle de bois de 60000 m³ sortie de 12000 ha de forêt et si l'on considère que l'ONF met en « réserve biologique » 10 à 20% de la superficie de chacune de ses forêts aménagées, un calcul simple montre que la totalité de ces dernières sera parcourue en 37 à 41 ans. Différentes simulations réalisées à partir des données issues du dispositif expérimental de Paracou (Durrieu de Madron, 1993, Favrichon, 1995) laissent penser que ce schéma est, a priori, réaliste : des parcelles exploitées à raison de 50 m³/ha, soit dix fois plus qu'en conditions traditionnelles, devraient pouvoir repasser en coupe 50 à 60 ans plus tard. Dans le doute cependant, l'ONF prévoit, dans le cadre de rotations de 40 ans, d'augmenter le rendement forestier en pratiquant des éclaircies sylvicoles post-coupe (Fleury, 1995).

Dans ce contexte, de nombreuses questions se posent tant au gestionnaire qu'au scientifique. Elles ont trait :

- à l'évolution prévisible de la demande, tant en quantité qu'en qualité : les deux tiers de la production de bois guyanais reposent sur quatre espèces, au premier rang desquelles l'Angélique (*Dicorynia guianensis*), la plus lourdement exploitée. S'il est possible de prélever 50 m³ de bois d'oeuvre dans une parcelle sans trop perturber la dynamique du peuplement, il n'est certainement pas possible à l'heure actuelle de leur trouver un débouché commercial. Ceci pose évidemment problème dans la définition du peuplement d'avenir ;
- à l'évolution prévisible du peuplement, tant en ce qui concerne sa structure et sa dynamique que sa composition floristique, en fonction de l'intensité des perturbations

subies. Ceci pose le problème de la pérennité du système aménagé et devrait en bonne partie conditionner : (i) la définition des règles d'intervention sylvicole ainsi que la détermination des durées de rotation ; (ii) la délimitation des séries de protection.

Différents dispositifs expérimentaux installés en Guyane, certains depuis très longtemps (le dispositif du BAFOG² a été mis en place en 1954) ont d'ores et déjà permis d'accumuler une somme considérable de connaissances sur différents aspects du fonctionnement de l'écosystème forestier, que ce soit en situation perturbée ou non perturbée. Cependant, ces dispositifs nécessitent d'importants moyens humains et financiers et la pérennisation des programmes de recherche qu'ils supportent n'est jamais acquise. Parallèlement à l'étude expérimentale, la modélisation qui permet de s'affranchir de ces contraintes de coût et de temps, nous paraît présenter un grand intérêt pour :

- formaliser les connaissances existantes,
- progresser dans la compréhension des mécanismes régissant le fonctionnement des peuplements forestiers en Guyane,
- prévoir l'évolution de ces peuplements en fonction de différents scénarios sylvicoles

et être susceptible à ce titre d'intéresser et d'aider différents interlocuteurs qu'il s'agisse de chercheurs, de forestiers gestionnaires ou d'étudiants. C'est la voie dans laquelle nous avons décidé de nous engager dans le cadre de cette thèse.

2 - Objectifs et plan de la thèse

« Pour des raisons économiques de valorisation et d'exploitation des forêts tempérées, le développement et l'utilisation de modèles mathématiques et statistiques ont fait, très tôt, partie de l'arsenal méthodologique des forestiers » (Pavé, 1995). Développés pour répondre à des objectifs précis, certains d'entre eux sont devenus des outils efficaces d'aide à la gestion, à l'image des modèles « Stand Prognosis » (Wykoff et *al.*, 1982) ou STEMS (« Stand and Tree Evaluation and Modeling System », Belcher et *al.*, 1982) utilisés par le service forestier américain.

La grande majorité des modèles élaborés, cependant, l'a été pour des peuplements relativement simples, monospécifiques ou comportant un petit nombre d'espèces et équiennes la plupart du temps. Dans les forêts hétérogènes et diversifiées telles que l'on peut les rencontrer en zone tropicale humide, la modélisation se heurte à la fois à la complexité apparente des systèmes étudiés et au manque de données (surtout chiffrées) sur différents aspects touchant à leur fonctionnement (Pascal, 1995, Puig, 1995). De nombreux dispositifs expérimentaux comme ceux de Barro Colorado (Panama), La Selva (Costa Rica), Paracou (Guyane française), Pasoh (Malaisie), Tapajos (Brésil) ou Uppangala (Inde), pour ne citer que les plus connus, fournissent cependant des données précieuses et matière à démarrer des travaux de modélisation de la dynamique forestière comme l'ont fait Alder (1994, 1995), Favrichon (1995), Liu (en cours) ou Moravie (en cours). Duplat (1995) rappelle ainsi : « il ne faut pas attendre de tout savoir avant de produire un simulateur opérationnel : il faut simplement limiter ses ambitions. (...) Les

² Bureau Agricole et Forestier de la Guyane, société d'état créée en 1952, dissoute en 1960, dont l'un des objectifs consistait à favoriser la mise en valeur forestière du département au moyen d'études, de recherches et d'expérimentation.

avancées successives seront intégrées au fur et à mesure dans les simulateurs, qui seront ainsi de vrais instruments de développement. ».

Nous avons décidé de mettre à profit les données accumulées depuis 1984 sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou pour construire un modèle de la dynamique forestière basé sur « l'arbre spatialisé » (modèle d'arbre dépendant des distances) : notre objectif est d'essayer de reconstituer sur une parcelle « virtuelle » un peuplement fait d'individus localisés évoluant selon un certain nombre de règles propres, que l'on puisse manipuler de la manière la plus souple possible afin de constituer à terme un véritable « laboratoire virtuel d'expérimentation sylvicole ». En effet :

- de nombreuses questions formulées soit par les forestiers (exploitants ou gestionnaires), soit par les scientifiques de différentes disciplines relevant de l'écologie forestière, touchent aux individus « arbre », à leurs interactions et à leur répartition dans l'espace : comment les populations d'espèces à répartition spatiale agrégative comme l'Angélique vont-elles évoluer sous l'effet de l'exploitation ? Les interventions sylvicoles dirigées vers les individus « d'avenir » sont-elles plus efficaces et moins « dangereuses » que les interventions systématiques ? Comment la dynamique des populations de certaines espèces à grosses graines dépend-elle de celle des rongeurs qui les déplacent et s'en nourrissent ? Etc.
- il n'existe pas encore, à notre connaissance, de modèle d'arbre dépendant des distances « opérationnel » (disons : utilisable par le gestionnaire forestier) en forêt dense tropicale humide bien que certains soient en cours d'élaboration (Liu, 1994, Moravie, 1995) et il nous a paru intéressant d'évaluer les difficultés et l'intérêt pratiques que représente l'élaboration d'un tel modèle ;
- un modèle matriciel (modèle de peuplement avec distribution) a été construit par Favrichon (1995) sur le même dispositif. Construire un modèle d'arbre spatialisé offrait la possibilité, à terme, d'étudier le transfert de l'information d'une échelle (celle de l'arbre) à l'autre (celle de la parcelle de un hectare et plus) et d'apporter une contribution à l'élaboration d'un véritable modèle hiérarchique de la dynamique forestière en milieu amazonien.

Ce projet, décrit en détail dans Gourlet-Fleury et Montpied (1995), s'inscrit dans un cadre plus vaste d'étude et de modélisation des forêts denses humides (Houllier et Millier, 1995). Il nous a donné l'occasion d'aborder différents sujets, qui font l'objet des neuf chapitres qui suivent :

- le chapitre 1 présente rapidement la Guyane et le dispositif sylvicole de Paracou. Il fournit quelques éléments concernant la structure et la dynamique des peuplements présents sur le dispositif ;
- le chapitre 2 fait le point sur les modèles de dynamique forestière, discute de l'importance de l'information « arbre spatialisé » et des éléments qui ont guidé notre choix de modélisation. Les différentes manières d'aborder la modélisation de chacune des composantes de la dynamique forestière dans le cadre des modèles individuels sont également exposées ;
- le chapitre 3 présente et justifie différents choix de travail ainsi que la démarche adoptée ;
- les chapitres 4 à 6 sont consacrés à l'étude des différentes composantes de la dynamique forestière à Paracou : croissance, mortalité, recrutement ;

- le chapitre 7 présente la traduction informatique en langage SmallTalk-80 de notre modèle de dynamique forestière. Ce simulateur, que nous avons baptisé SELVA, est le fruit d'une collaboration avec une équipe du LAFORIA (Laboratoire des Formes et d'Intelligence Artificielle de l'Université Paris VI) spécialiste des Systèmes Multi-Agents : il a été construit par Caruso (1994) dans le cadre d'un DEA ;
- le chapitre 8 étudie le comportement du simulateur, le compare à celui du modèle construit par Favrichon (1995) et analyse les dysfonctionnements observés ;
- le chapitre 9, enfin, fait le point sur différents aspects de notre travail, les possibilités d'amélioration et les perspectives offertes à court, moyen et plus long terme.

*PREMIÈRE PARTIE - MATÉRIEL
DISPONIBLE ET GRANDES LIGNES DE LA
DÉMARCHE SUIVIE*

Chapitre 1 - Matériel expérimental : le dispositif sylvicole de Paracou

Chapitre 2 - Matériel théorique : les modèles de dynamique forestière

Chapitre 3 - Considérations sur différents choix et méthodes de travail

Nous consacrons cette première partie à une présentation du contexte expérimental (chapitre 1) et théorique (chapitre 2) dont est issu le modèle de dynamique qui fait l'objet de notre travail de modélisation. Le chapitre 3 détaille et justifie un certain nombre de choix pratiques importants qui conditionnent la genèse du modèle telle qu'exposée dans la deuxième partie.

CHAPITRE 1 - MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL : LE DISPOSITIF SYLVICOLE DE PARACOU

Après avoir brièvement planté le décor physique guyanais, nous présentons le dispositif sylvicole qui a fourni les données indispensables à notre travail de modélisation. Nous en décrivons les principales caractéristiques, avant de nous livrer à une analyse rapide de la diversité rencontrée, tant du point de vue environnement physique (pédologique, topographique, floristique) que du point de vue dynamique des peuplements (comportement en croissance, mortalité et recrutement). Les résultats de cette analyse nous seront utiles dans toute la suite de ce travail, notamment pour la construction du modèle de croissance (chapitre 4) et l'étude des résultats des simulations (chapitre 8).

1.1 - Le contexte naturel guyanais

Les quelques éléments d'information qui suivent sont tirés d'une contribution scientifique de l'ORSTOM à l'opération « Implantation d'exploitations agricoles et forestières » (BUMIDOM, Opération Guyane, 1975) et de l'atlas de la Guyane (CNRS-ORSTOM, 1979).

1.1.1 - Climatologie

La Guyane s'étend entre 2° et 6° de latitude nord, 52° et 54° de longitude ouest et connaît un type de climat équatorial particulier. Soumise aux déplacements périodiques de la zone intertropicale de convergence (ZIC), front de rencontre des alizés de nord-est et des alizés de sud-est qui détermine le rythme des saisons, elle voit se succéder :

- de mi-août à mi-novembre, lorsque la ZIC s'est éloignée vers le nord, une saison sèche qui dure environ 3 mois ;
- une saison des pluies le reste du temps (la ZIC se trouve alors sur ou légèrement au sud de la Guyane), éventuellement interrompue en mars-avril par le « petit été de mars » caractérisé par un fléchissement des précipitations plus ou moins important selon les années.

Les précipitations montrent des variations interannuelles importantes, allant de 2,5 m à plus de 4 m en moyenne. Elles diminuent progressivement depuis la région nord-est (Roura / Kaw / Régina) qui connaît des précipitations annuelles supérieures à 4 m jusqu'aux régions nord-ouest, ouest et sud où elles sont inférieures à 2 m (voir carte n°1 en annexe 1). Les précipitations sont minimales en septembre et en octobre (moins de 30 mm mensuels en moyenne), maximales en mai et juin.

Les températures varient peu (26°C en moyenne et une amplitude annuelle de 1° à 1,5°C). L'humidité de l'air reste importante en toutes saisons, particulièrement en zone côtière : elle varie de 81% en pleine saison sèche (octobre) à 90% en pleine saison des pluies (mai).

1.1.2 - Géomorphologie

La Guyane appartient à un vaste ensemble structural appelé « Bouclier Guyanais », qui s'étend de l'Amazone à l'Orénoque. Formé de terrains précambriens, son évolution est celle d'une zone géosynclinale plissée, granitisée et profondément érodée, caractérisée par un relief en « demi-orange » peu accentué et un réseau hydrographique dense.

Les « Terres Hautes », correspondant au socle précambrien, couvrent 94% du territoire guyanais. Elles se subdivisent en quatre ensembles géographiques présentant des caractéristiques géologiques et des formes d'érosion particulières (voir carte n°2 en annexe 1). Elles laissent la place sur la frange littorale aux « Terres Basses », plaines côtières assez peu développées sauf à l'est de Cayenne et en certains points du littoral (Mana notamment), formées d'alluvions marines quaternaires anciennes et récentes qui recouvrent les roches anciennes en transgression. On trouve également, dans le nord-ouest de la Guyane, une « Série Détritique de Base » (SDB) constituée d'épandages de sables, dont certains faciès sont rattachés au tertiaire.

1.1.3 - Pédologie

La roche mère apparaît comme le principal facteur de différenciation des sols en Guyane.

Les sols développés sur les alluvions marines récentes de la plaine côtière sont uniformément argileux (60% d'argile, 40% de limons fins) et le magnésium domine dans le complexe absorbant. Leur évolution est plus ou moins avancée et ce sont les seuls sols de Guyane à présenter une fertilité chimique élevée.

Les « Terres Hautes » sont caractérisées par l'altération ferrallitique, sur une épaisseur variable mais toujours importante. Cette altération complète des minéraux primaires de la roche-mère, caractéristique des conditions tropicales humides, est suivie par une pédogenèse ferrallitique qui fait apparaître des sols argileux chimiquement pauvres (horizon A humifère réduit par suite d'une rapide minéralisation de la matière organique, horizon B fortement désaturé) et acides (pH de l'eau interstitielle généralement inférieur à 5). Sur les sédiments détritiques continentaux de la SDB, les sols sont par ailleurs soumis à une dégradation podzolique qui les transforme en sables blancs délavés.

L'originalité de la majeure partie des sols ferrallitiques développés sur le socle granitique guyanais réside dans l'imperméabilité pratiquement totale de l'horizon B à faible profondeur moyenne (moins de un mètre), entraînant des ruissellements très importants de l'eau de pluie et une circulation latérale souterraine : on parle de sols à « drainage vertical bloqué » (DVB) ou « drainage principalement superficiel » (DPS). L'eau, fortement liée au niveau de cet horizon d'altération microporeux, est peu disponible pour les racines. Seuls les horizons macroporeux et humectés qui les surmontent participent à la réserve hydrique utilisable par les végétaux et constituent le profil « utile » (Barthès, 1988).

1.1.4 - Végétation (Sabatier et Prévost, 1990)

La forêt guyanaise est très riche en espèces arborescentes. La flore des arbres de plus de 10 cm de diamètre à 1m30 est composée de 68 familles et compte plus de 1050 espèces. Le rythme actuel des descriptions de nouvelles espèces permet d'estimer qu'il subsiste environ 10% d'espèces d'arbres non décrites ou répertoriées.

La frange côtière est le domaine de la mangrove à *Avicennia*, des marécages boisés à *Erythrina fusca*, des forêts marécageuses à *Symphonia globulifera*, *Euterpe oleracea* et *Mauritia flexuosa*, ainsi que d'une forêt de terre ferme, fortement secondarisée dans laquelle on rencontre des espèces telles que *Crataeva tapia*, *Crudia tomentosa* ou *Couroupita guianensis*.

Le peuplement forestier des sols ferrallitiques, représentant à peu près 80% des surfaces boisées, se caractérise par une très grande diversité spécifique. Aucune espèce ne domine réellement le peuplement dont la composition varie en fonction de conditions très locales (sols à DVB ou DVL, trouées créées par les chablis, présence d'agrégats spécifiques) ou à plus petite échelle sans que les facteurs déterminants soient aisés à identifier : Sabatier et Prévost distinguent ainsi 3 grands faciès que sont le faciès à *Burseraceae*, le faciès à *Caesalpiniaceae* et un faciès moins répandu, la forêt lianescente. Quelques milieux particuliers portent des peuplements bien typés : (i) les « sables blancs » développés sur la SDB, caractérisés par deux faciès de forêt mixte particuliers ; (ii) les affleurements rocheux et les sommets, ces derniers voyant apparaître un peuplement forestier de basse montagne dès 400-600 m d'altitude ; (iii) les zones ripicoles : mangrove d'estuaire des grands fleuves, à *Rhizophora racemosa* et *Pterocarpus officinalis* ; plus en amont, forêt marécageuse et des bas-fonds hydromorphes à *Eperua rubiginosa*, *Qualea coerulea*, *Vatairea guianensis* ou *Pithecellobium glomeratum*.

Les facteurs édaphiques et notamment le comportement hydrique des sols semblent jouer, en Guyane, un rôle déterminant sur la nature du peuplement forestier, du double point de vue floristique et structure. D'autres facteurs, notamment climatiques, possèdent vraisemblablement leur importance mais il existe peu d'informations précises relatives à leur impact sur la répartition géographique des espèces.

1.2 - Le dispositif de Paracou à Sinnamary

Il existe plusieurs dispositifs expérimentaux en Guyane française, installés et suivis depuis plus ou moins longtemps selon des protocoles variés, qui tous contribuent à des titres divers à l'accumulation de connaissances sur le fonctionnement de l'écosystème forestier guyanais. Ils sont aujourd'hui gérés dans le cadre du GIS *Silvolab-Guyane*³ qui fédère sur place les activités de recherche dans ce domaine. Ce sont : le dispositif du BAFOG (Gazel, 1983, Collinet, 1993b) installé en 1954 à Saint-Laurent du Maroni sur une série de parcelles jugées représentatives « d'une forêt en cours d'évolution et de reconstitution naturelle après exploitation » (Gazel, 1983) ; la parcelle ARBOCEL (Sarrailh, 1990, Moassa, 1993), coupée à blanc en 1976 et faisant depuis l'objet d'un suivi de la reconstitution du couvert forestier ; les dispositifs de la piste de Saint-Elie et des Nouragues, dédiés aux études portant sur la dynamique de la forêt non perturbée et tout particulièrement les processus de mortalité et de

³ Groupement d'Intérêt Scientifique créé en 1992, réunissant le CIRAD-Forêt, l'ENGREF, l'INRA, l'ONF et l'ORSTOM et associant le CNRS, le Museum National d'Histoire Naturelle et l'Université Antilles-Guyane autour d'un thème commun : « Etude des bases physiques et biologiques du fonctionnement et de l'aménagement des écosystèmes forestiers tropicaux humides : application à la Guyane ».

régénération (phénologie de la reproduction, inter-relations faune-flore, etc.) ; les parcelles de suivi de différentes règles d'éclaircie des peuplement dans les forêts expérimentales de Risquetout et d'Organabo (Fleury, 1995, ONF, 1996). Le dispositif de Paracou, installé en 1984, est pour l'instant le seul à disposer d'une base de données bien adaptée à la construction d'un modèle d'arbre dépendant de la distance susceptible d'apporter un jour une aide à la gestion des peuplements forestiers ; c'est sur lui qu'a porté notre travail sachant qu'à terme un appel aux autres dispositifs à la fois pour évaluer notre modèle et pour l'enrichir sera indispensable.

1.2.1 - Bref historique

Fort d'une expérience acquise sur le continent africain (Côte d'Ivoire, 1976, Centrafrique, 1981) ainsi que des premiers résultats de recherche accumulés par l'ONF en Guyane, le CIRAD-Forêt (CTFT à l'époque), initie en 1982 l'opération « Recherches sylvicoles sur les peuplements forestiers naturels guyanais » qui se concrétise par la mise en place en 1984 de parcelles expérimentales sur le dispositif de Paracou. L'approche retenue repose sur quelques grands principes (Schmitt et Bariteau, 1990) :

- « s'intéresser uniquement à l'étage dominant ; la régénération naturelle d'essences précieuses, difficile à maîtriser, sera constatée plutôt qu'induite, et observer comment les arbres de diamètre supérieur à une certaine valeur réagissent à des interventions simples, peu coûteuses et applicables à grande échelle ... » ;
- « tester ces interventions sur des parcelles unitaires de grande taille avec le plus grand nombre possible de répétitions, en mesurant des paramètres simples comme le diamètre et la position des arbres ... ».

En 1986, l'INRA s'associe aux travaux du CIRAD-Forêt en entreprenant l'étude et le suivi de la régénération forestière sur le même dispositif, et le Muséum National d'Histoire Naturelle engage des recherches sur les relations plante-animal. A partir de 1990, l'ENGREF vient renforcer les équipes travaillant à Paracou dans les domaines cartographique (SIG) et pédologique (dynamique des humus en forêt primaire, influence du substrat sur la croissance des arbres ...).

Il faut noter que le questionnement initial, très orienté sur la sylviculture et ses effets sur la production de bois d'oeuvre et son maintien (Maître, 1982), a évolué peu à peu pour s'inscrire aujourd'hui dans un cadre plus large d'accumulation de connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers naturels guyanais (voir les actes du séminaire interne de *Silvolab-Guyane*, 1995).

1.2.2 - Description du dispositif et protocoles mis en oeuvre pour le suivi des peuplements

Remarques préliminaires. Par convention, nous désignerons sous le terme « régénération » l'ensemble des individus faisant moins de 10 cm de diamètre à 1m30, suivis par les équipes de l'INRA. Nous parlerons également de « peuplement juvénile » ou de « juvéniles », par opposition au « peuplement adulte » ou aux « adultes » désignant les individus de plus de 10 cm de diamètre suivis par le CIRAD-Forêt. Nous emploierons par ailleurs le terme « espèce ou groupes d'espèces », abrégé EGE pour désigner nos unités de codification « espèce » : un EGE peut représenter soit une espèce réellement identifiée en tant

que telle (ex : 103 = espèce *Dicorynia guianensis*) ou un groupe d'espèces (ex : 401 = *Licania spp.*). Par abus de langage, nous emploierons parfois le terme « espèce » dans le sens de « EGE » mais dans un contexte qui ne devrait pas prêter à confusion.

1.2.2.1 - Situation, configuration et traitements appliqués

Le dispositif sylvicole a été installé sur la commune de Sinnamary, à une cinquantaine de kilomètres à l'Ouest de Kourou (voir cartes 1 à 3 en annexe 1), dans une zone de forêt n'ayant apparemment jamais fait l'objet d'une exploitation autre que celle, très extensive de la gomme de Balata, *Manilkara bidentata* (Schmitt, 1984). Un premier inventaire d'une zone élargie de 476 hectares, visant à préciser les caractéristiques des sols (Boulet et Brunet, 1983) et de la végétation présents (Schmitt, 1984), a conduit à la délimitation d'un dispositif en blocs complets constitué de trois blocs de quatre parcelles, soit douze parcelles de neuf hectares chacune (Bergonzini et Schmitt, 1985).

Les douze parcelles sont assises sur des sols à « drainage vertical bloqué » (DVB, ou DPS) qui représentent les conditions édaphiques les plus communément rencontrées en Guyane française septentrionale (Boulet et Brunet, 1983). Ils sont développés sur un substrat de la série des schistes de Bonidoro et sont argileux à sablo-argileux. Le peuplement présent est, du point de vue de la richesse en essences potentiellement commercialisables, représentatif de ceux de la région Kourou-Sinnamary (Zegers, 1984, cité par Schmitt, 1984, d'après les résultats de l'inventaire papetier ONF-CTFT de 1974).

Chaque parcelle figure un carré de 300 m de côté, enfermant une zone centrale de 6,25 ha elle-même subdivisée en quatre carrés de manière à faciliter la numérotation des arbres. Cette configuration laisse une bande tampon de 25 m de large : voir Fig1.1. Dans la zone centrale, tous les individus de plus de 10 cm de diamètre à 1m30 sont localisés par leurs coordonnées cartésiennes au demi-mètre près et identifiés botaniquement de façon plus ou moins précise (jusqu'en 1992 seuls 63 codes « essence » ont été attribués dont 58 désignant les espèces ou groupes d'espèces ayant un intérêt commercial potentiel). Lors du premier inventaire en 1984, environ 46 000 arbres de plus de 10 cm de diamètre ont ainsi été recensés et positionnés sur les parcelles (Schmitt, 1985). La régénération d'une trentaine d'espèces est suivie sur des placettes circulaires permanentes, de taille variable en fonction des stades inventoriés, disposées à l'intérieur des parcelles selon une maille carrée de 20m x 20m (il y a 144 placettes par parcelle).

A partir de 1986, trois types d'intervention sylvicole d'intensité croissante ont été mis en oeuvre chacun sur trois parcelles (une par bloc, voir carte de la Fig1.2) du dispositif, trois parcelles laissées intactes constituant les témoins (T_0). Les traitements, appliqués aux neuf hectares de chaque parcelle, ont été les suivants (Schmitt et Perrot, 1988, Schmitt, 1989) :

- traitement 1 (T_1) : exploitation forestière de type "traditionnel" pour le bois-d'oeuvre. Prélèvement d'environ 10 tiges par hectare faisant plus de 50 à 60 cm de diamètre à 1m30 et appartenant à une cinquantaine d'espèces différentes ;
- traitement 2 (T_2) : exploitation forestière pour le bois-d'oeuvre suivie d'une éclaircie par dévitalisation, éliminant les arbres sans intérêt commercial potentiel de plus de 40 cm de diamètre à 1m30 (soit en moyenne 30 individus par hectare) ;
- traitement 3 (T_3) : exploitation forestière pour le bois-d'oeuvre du même type que les précédentes, suivie d'une exploitation devant fournir du bois combustible (tiges d'espèces non commerciales faisant entre 40 et 50 cm de diamètre : environ 15 individus par

hectare), et d'une éclaircie par dévitalisation (tiges d'espèces non commerciales faisant plus de 50 cm de diamètre, soit 20 individus supplémentaires en moyenne).

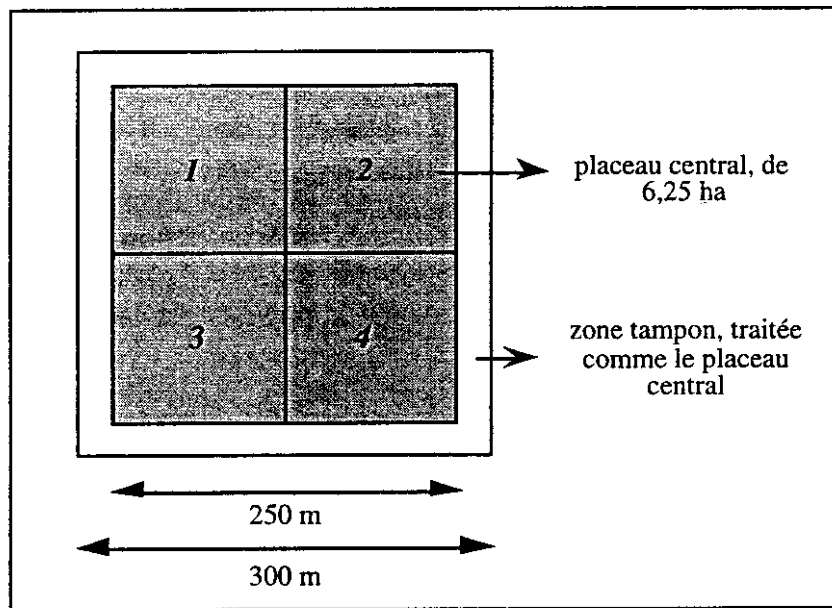


Fig1.1. Organisation d'une parcelle de neuf hectares. Le traitement sylvicole est appliqué à l'intégralité de la parcelle, mais seuls les individus du plateau central sont identifiés et suivis.

Remarque. En 1990, le dispositif s'est agrandi de trois parcelles supplémentaires (13, 14, 15) du même type que les précédentes, inventoriées annuellement depuis, destinées à la mise en oeuvre éventuelle d'un nouveau type d'intervention sylvicole. En 1991/1992 enfin, une dernière parcelle de 25 ha d'un seul tenant a été installée dans le but de mener diverses études sur le fonctionnement de l'écosystème forestier non perturbé (genèse des répartitions spatiales, phénologie, génétique des populations).

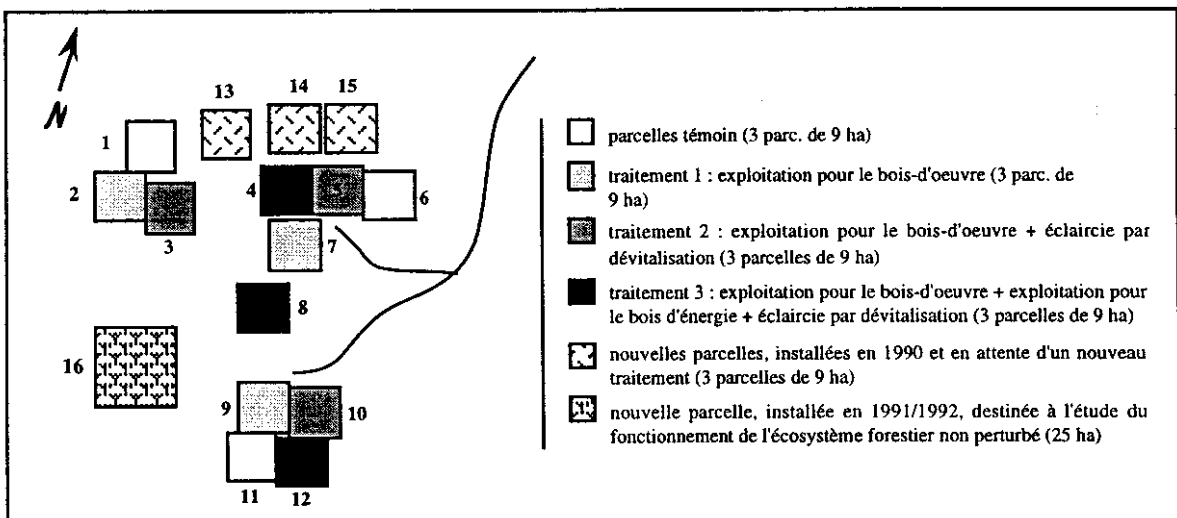


Fig1.2. Vue d'ensemble du dispositif sylvicole de Paracou (un recalage exact sur le fond IGN au 1/25 000^e figure en annexe 1 : carte n°3). Notre travail n'a porté que sur les parcelles 1 à 12, les plus anciennes.

Le Tableau 1.1 ci-après présente le calendrier des interventions sur les neuf parcelles traitées.

Tableau 1.1. Calendrier des interventions sur le dispositif de Paracou. L'exploitation (E) a touché les neuf parcelles traitées, les parcelles du traitement 3 faisant l'objet du prélèvement le plus important. L'éclaircie par empoisonnement des arbres (D) a affecté les six parcelles des traitements 2 et 3.

Années	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995
Intervention			-E---									
				-D-								

E : exploitation forestière, qui s'est déroulée du 6/10/86 au 21/05/87.

D : éclaircie par dévitalisation, du 8/12/87 au 22/01/88.

1.2.2.2 - Suivi du peuplement « adulte »

Chaque année depuis 1984, du mois de septembre au mois de décembre, un inventaire réalisé sur l'ensemble des zones centrales (soit 75 ha) permet de collecter les informations suivantes :

- mesure de la circonférence de tous les arbres vivants de plus de 10 cm de diamètre, à une hauteur matérialisée sur le tronc par un trait de peinture : 1m30 la plupart du temps, ou bien au-dessus des gros défauts et/ou des contreforts, la peinture étant remontée le long du tronc par pas de 50 cm. Les mesures sont prises au demi-centimètre près au ruban souple ou, lorsque la hauteur des contreforts rend cette opération impossible, de façon approximative à l'aide d'un relascope de Bitterlich. Toutes les anomalies font l'objet d'une codification particulière dans la base de données qu'il s'agisse des peintures remontées, prises au relascope, ou d'un manque de cylindricité du tronc rendant la donnée de circonférence particulièrement imprécise ;
- identification des arbres morts avec référence au principaux types de mortalité (naturelle : morts sur pied, chablis, arbres entraînés par la chute d'autres arbres ; artificielle : arbres abattus lors de l'exploitation ou morts à la suite des dégâts occasionnés, dévitalisés, etc.) ;
- positionnement et identification des arbres atteignant le diamètre de précomptage de 10 cm (« recrutés »).

A ce jour, douze campagnes de mesures du peuplement adulte sont stockées dans la base de données de Paracou. Elles peuvent servir de base à l'analyse, la caractérisation et éventuellement la modélisation (i) des différentes composantes de la dynamique forestière : croissance, différents types de mortalité, recrutement, en travaillant à l'échelle de l'individu ; (ii) de différentes caractéristiques spécifiques telles que les schémas de répartition spatiale ; (iii) de l'influence des conditions physiques (pédologiques, géomorphologiques) et des perturbations induites par les traitements sylvicoles sur ces différents éléments. Cela, compte-tenu d'un certain nombre de limites, liées :

- à l'imprécision des mesures. Dans le meilleur des cas, c'est-à-dire lorsque l'arbre ne présente pas de défaut de conformation du tronc, le trait de peinture est bien visible et le ruban souple a été correctement positionné sur ce trait (plus l'arbre est gros, plus les risques de mauvais positionnement sont importants ; cela entraîne parfois des erreurs considérables généralement décelées au moment de l'apurement des données) les circonférences sont lues au demi-centimètre près ; l'accroissement annuel individuel en circonférence est donc calculé au centimètre près ce qui représente une très grosse imprécision lorsque l'on sait qu'en parcelle témoin, il est de l'ordre de 4 mm. Nous avons

atténué ce problème (i) d'une part en travaillant sur des pas de temps de trois ans et en lissant les données, ce qui nous a permis de ramener l'imprécision sur l'accroissement moyen annuel à 3 mm ; (ii) d'autre part en travaillant toujours sur un grand nombre d'individus (voir analyse de Favrichon, 1995).

L'imprécision est aggravée par les défauts de conformation des troncs qui font perdre de leur signification à la mesure, et, de façon plus anecdotique, par la présence de contreforts : remonter les traits de peinture fait perdre la possibilité de comparer les nouvelles mesures aux précédentes prises à un niveau inférieur sur le même arbre et à celles des autres arbres prises à 1m30. Les anomalies qui en résultent touchent environ 12% des arbres répertoriés dans la base de données et rendent impossible l'étude de leur croissance. Elles ne sont, bien entendu, pas réparties dans le peuplement de façon aléatoire : elles dépendent fortement de l'espèce et de la taille des individus (Golitin, 1995) ;

- à l'absence ou l'imprécision des déterminations botaniques. Jusqu'en 1992, n'étaient identifiés sur le dispositif que les principaux EGE ayant un intérêt commercial potentiel : soient 58 au total, répartis en trois catégories d'utilisation possible (1 : ébénisterie / tranchage / décoration ; 2 : menuiserie / charpente ; 3 : déroulage), dont une quinzaine regroupaient plusieurs espèces. S'y ajoutaient une espèce sans intérêt commercial, mais de conformation très caractéristique posant problème lors des opérations de dévitalisation (le Kimboto, *Pradosia cochlearia*), trois EGE regroupant des Chrysobalanaceae et des Lecythidaceae, un EGE « Palmiers » et un groupe « divers ».

Les travaux de plus en plus précis portant sur l'étude de la dynamique forestière se sont rapidement heurtés à l'absence de détermination botanique précise et fiable sur les parcelles, et Favrichon (1994, 1995) a entrepris dès 1993 de réaliser des identifications systématiques complémentaires sur les trois parcelles témoins ainsi que sur trois des parcelles traitées : parcelle 9 (T₁), parcelle 10 (T₂) et parcelle 12 (T₃), puis les équipes de terrain ont pris le relais pour étendre ces travaux à l'ensemble du dispositif. En 1994, 200 EGE étaient codés dans la base de données de Paracou : ce sont ces données qui ont été utilisées dans le travail de regroupement d'espèces que nous exposerons au paragraphe 4.5.3.3.

Il reste que : (i) ces déterminations sont encore sujettes à caution. Favrichon signale qu'il a travaillé uniquement sur des échantillons stériles et les collectes pour détermination à l'Herbier de Cayenne n'ont été réalisées que dans 6 des 12 parcelles ; (ii) le protocole expérimental initial n'ayant pas prévu de déterminations botaniques précises, les travaux d'exploitation et de dévitalisation réalisés entre 1986 et 1988 ont fait disparaître des arbres dont une grande partie était codée « divers ». Cela rend par exemple impossible une comparaison correcte des différentes parcelles du point de vue de leur composition floristique avant perturbation ;

- à la nature de la donnée dendrométrique collectée annuellement : la circonférence. Elle ne permet d'avoir qu'une vue très simplifiée du peuplement, dans un environnement où la compétition pour la lumière joue un rôle fondamental et le développement des individus dans les trois dimensions, lié à cette contrainte, revêt un aspect particulièrement hétérogène.

1.2.2.3 - Suivi de la régénération

Un inventaire général systématique de la régénération a commencé en 1986, avant la mise en exploitation des parcelles. Depuis, il est réalisé tous les un à deux ans, de février à septembre,

selon un protocole qui a subi plusieurs modifications (Bariteau et Geoffroy, 1989, Bariteau, 1993, Montpied, 1995, Rankin de Merona et al., 1997). Le dernier inventaire a eu lieu en 1995.

Certains principes sont demeurés invariables :

- on ne suit qu'un nombre réduit d'EGE (une trentaine) pour lesquels l'identification botanique ne pose pas de problèmes ;
- les « juvéniles » sont classés en deux catégories, inventoriées selon un taux de sondage croissant : « semis » faisant entre 5 cm et 1m50 de hauteur et « jeunes tiges » faisant plus de 1m50 de hauteur et moins de 10 cm de diamètre ;
- l'inventaire a lieu par comptage sur des placettes circulaires disposées à l'intérieur des parcelles selon une maille carrée de 20m x 20m ; leur taille est variable en fonction du taux de sondage retenu ;
- sur chaque placette, deux individus pouvant appartenir à neuf espèces parmi les plus exploitées localement pour le bois d'oeuvre, bien identifiés et localisés, font l'objet d'un suivi de leur croissance en hauteur dans le but d'établir un lien éventuel avec l'intensité des traitements sylvicoles.

Cet inventaire a rapidement révélé ses limites et ses faiblesses : (i) grandes difficultés à appréhender la régénération des espèces agrégatives lorsque les agrégats sont petits (c'est par exemple le cas de l'Angélique, *Dicorynia guianensis*, première espèce exploitée en Guyane) ; (ii) difficulté à cerner correctement les densités de semis et à suivre leur devenir, du fait d'un caractère souvent éphémère ; (iii) grande imprécision sur le recensement des individus qui s'installent durablement, leur effectif étant faible (moins de 5000 « jeunes tiges » sur l'ensemble des parcelles en 1992). Seules les espèces les mieux représentées sur le dispositif, à répartition aléatoire ou en larges plaques et à dissémination relativement abondante et/ou présentant des distances de dissémination importantes (*Goupia glabra*, *Jacaranda copaia* par exemple) peuvent être correctement étudiées dans un tel système, c'est-à-dire pas plus de sept ou huit espèces parmi celles qui font l'objet de l'inventaire. Ceci a amené l'INRA à engager quelques études ponctuelles, destinées à accumuler des connaissances plus précises et plus pertinentes sur les mécanismes de régénération de certaines espèces jugées importantes comme l'Angélique, le Wacapou (*Vouacapoua americana*) ou les Wapas (*Eperua grandiflora*, *Eperua falcata*).

1.2.3 - Essai de caractérisation des parcelles

Les parcelles de Paracou ont, à l'origine, été délimitées au sein d'une zone plus vaste de pré-inventaire en fonction de trois critères principaux (Schmitt, 1984) :

- (1) homogénéité et représentativité du substrat (sols sur socle, à DVB) ;
- homogénéité des peuplements concernant deux critères essentiels : (2) possibilité de mesurer et (3) d'exploiter, ce qui signifiait une présence suffisante d'individus appartenant à des espèces de valeur (23 EGE « couramment exploités » étaient concernés) de toutes tailles : présence de tiges d'avenir faisant 30 à 60 cm de diamètre et présence d'arbres commercialisables de plus de 60 cm, accessibles à un exploitant forestier.

Cette relative homogénéité de départ dissimule, on s'en doute, une réalité plus contrastée tant en ce qui concerne les caractéristiques physiques des parcelles que leur composition floristique respective. Cela se traduit en partie dans la dynamique des peuplements sur les parcelles et nous

tenterons, dans le cadre de la modélisation de la croissance (voir chapitre 4), de faire le point sur une possible influence de ces facteurs sur le comportement des résidus des modèles testés. C'est pour cette raison qu'il nous a paru important d'essayer de caractériser, de façon aussi détaillée que possible, les douze parcelles étudiées en fonction des éléments disponibles dans la base de données. Nous avons ainsi :

- fait le point des connaissances pédologiques partielles acquises sur le dispositif et essayé de recouper ces informations avec celles, plus systématiques, apportées par la cartographie des courbes de niveau ;
- réalisé quelques analyses multivariées de manière à évaluer les différences existant entre les douze parcelles, du double point de vue géomorphologique et floristique ;
- restreint, pour toutes ces analyses, le peuplement étudié au peuplement retenu dans le chapitre 4 pour la modélisation de la croissance : c'est-à-dire constitué d'individus vivants entre 1985 et 1991, ne présentant aucune anomalie dans les mesures de circonférence et éloignés d'au moins 30 m du bord des parcelles (pour permettre le calcul des indices de compétition intervenant dans les modèles testés). La représentativité de ce « sous-peuplement » par rapport au peuplement total est discuté aux paragraphes 4.5.1 et 4.6.2.1. L'année étudiée est 1988, soit immédiatement après la fin des interventions sylvicoles.

NB. L'utilisation de l'intégralité du peuplement vivant en 1988 sur les parcelles modifie très peu les résultats présentés ci-dessous et ne remet pas en cause les commentaires qui les suivent.

1.2.3.1 - Du point de vue pédologique et géomorphologique

Pédologie

Le travail le plus approfondi sur le dispositif expérimental en matière de pédologie a été effectué par Barthès. Un premier travail (1988) a porté sur cinq des douze parcelles initiales (4, 5, 7, 8, 11) dans le but d'établir des liaisons éventuelles entre répartition spatiale de certaines espèces et caractéristiques pédologiques. Différents protocoles de sondage ont été utilisés : (i) calé sur les variations de l'organisation pédologique : parcelle 5, (ii) calé sur la répartition des espèces étudiées : parcelles 4 et 8, (iii) calé sur un quadrillage systématique : parcelles 7 et 11. 150 sondages à la tarière à main (1m20) ont été effectués, sur lesquels Barthès a relevé des informations portant pour l'essentiel sur la caractérisation des sols du point de vue des contraintes hydriques qu'ils présentent, sachant qu'il s'agit d'un facteur essentiel de discrimination pour la plupart des sols et des peuplements de Guyane et du Surinam (Barthès, 1988, citant différents auteurs). Ces contraintes sont particulièrement importantes à établir à Paracou, du fait de la présence majoritaire de sols à DVB.

La Fig1.3, page suivante, illustre la manière dont l'auteur, s'inspirant de Boulet et *al.* (1984), représente la « répartition type » des sols en fonction de la toposéquence sur le dispositif.

Les informations prélevées sont les suivantes :

- hydromorphie de surface exprimant le degré d'engorgement des horizons superficiels lors des épisodes humides, appréciée par leur couleur ;
- profondeur des horizons « secs au toucher » permettant d'apprécier l'épaisseur du profil « utile » et l'importance des réserves hydriques ;

- épaisseur d'éventuels horizons riches en quartz grossiers en relation avec des circulations d'eau préférentielles dans le paysage ;
- épaisseur d'éventuels horizons riches en nodules ou concrétions ferrugineuses ;
- analyse de l'Aluminium échangeable sur la parcelle 11 uniquement, à la demande de l'équipe INRA étudiant la régénération.

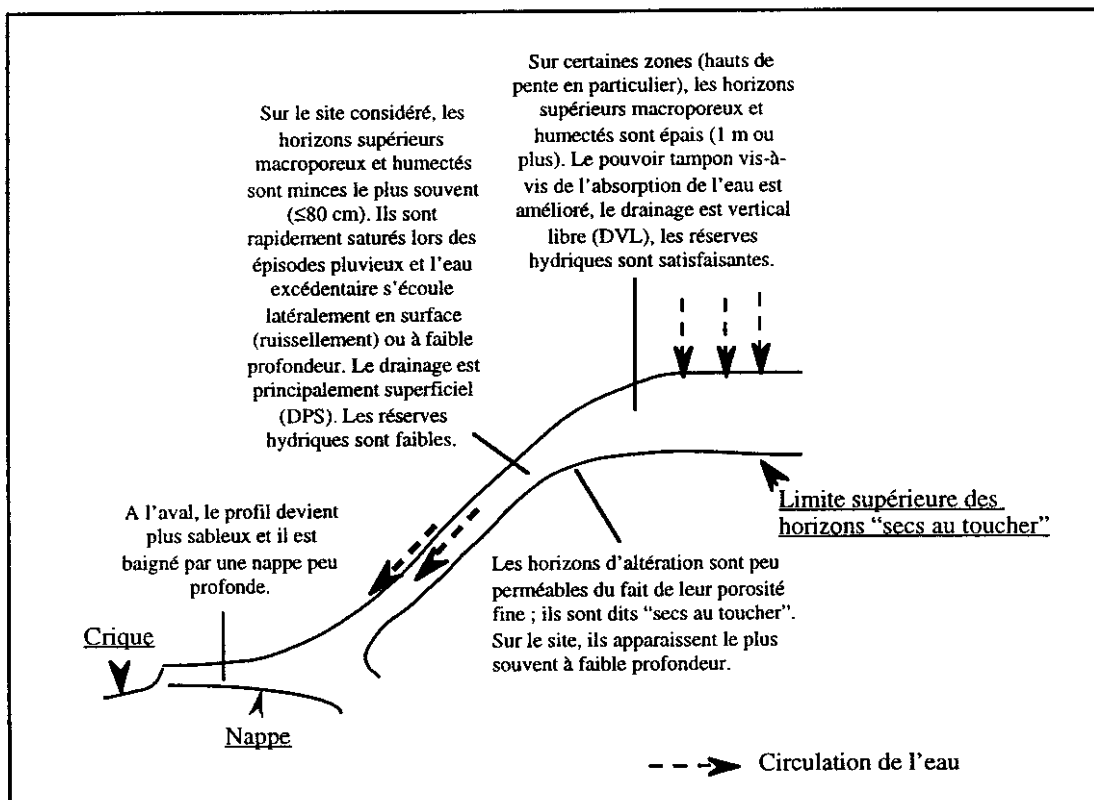


Fig1.3. Coupe schématique d'une demi-colline du site « Forêt Naturelle », d'après Barthès (1988). La dénivelée est de l'ordre de 20 m sur 120 m

Les cartes établies par Barthès à partir de ces données font figurer les points de sondage associés à quelques-unes des informations mentionnées plus haut. Seules des courbes « d'isodifférenciation pédologique » séparant différentes zones sur le critère de la profondeur de l'horizon sec au toucher ont été extrapolées par l'auteur à l'ensemble de la surface sondée. En raison du nombre relativement faible de points, soit une vingtaine par parcelle, et/ou de leur distribution non systématique dans l'espace (la parcelle 11, portant 41 points de sondage sur une grille systématique, fait exception : son étude a été reprise en 1991) l'extrapolation des autres informations est malheureusement très délicate et difficile à exploiter dans la perspective d'une étude arbre par arbre. Ces informations nous ont simplement permis de recouper l'occurrence de certaines caractéristiques (ex : présence d'horizons riches en sables grossiers) avec certaines situations topographiques.

Une étude plus systématique (1991) calée sur le réseau des placettes d'inventaire de l'INRA (voir § 1.2.2.3) a été réalisée par le même auteur sur les trois parcelles témoins, conduisant à une caractérisation et une cartographie plus complètes des sols. Les informations prélevées sur

respectivement 29, 39 et 54 points de sondage dans les parcelles 1, 6 et 11 puis extrapolées par Barthès à l'ensemble des surfaces sondées, ont été numérisées et incluses par Willemin (1994) dans le premier SIG construit à partir des données du peuplement adulte sur les douze parcelles. Seules ces données sont aisément accessibles et comparables aux données rattachées aux individus que nous étudierons dans le cadre du chapitre 4 (modélisation de la croissance).

Les informations numérisées concernent l'hydromorphie de surface, la profondeur de l'horizon « sec au toucher », les horizons riches en sables grossiers et/ou en nodules ferrugineux comme pour l'étude précédente, et sont complétées par l'analyse du pH de l'eau intersticielle et des teneurs en carbone entre 5 et 20 cm de profondeur : les six variables correspondantes ainsi que leurs modalités sont présentées dans le Tableau 1.2 page suivante. De manière à avoir une idée de la position relative des trois parcelles témoins vis-à-vis de ces informations, nous avons appliqué à 5182 arbres figurant dans nos jeux de données du chapitre 4, appartenant à ces parcelles et caractérisés par les différentes modalités du Tableau 1.2, une analyse des correspondances multiples dont le premier plan factoriel est représenté Fig1.4. Les trois modalités (P1, P6, P11) de la variable « parcelle », traitée en variable supplémentaire, y sont également projetées.

L'organisation des modalités les mieux représentées sur ce plan factoriel montre que hydromorphie de surface, bas-fonds, horizons sableux, teneur relativement faible des horizons de surface en carbone et absence d'horizons riches en nodules ferrugineux sont associés. C'est également dans ces situations que l'on rencontre les valeurs de pH les moins acides du fait d'une redistribution différentielle, suite au ruissellement, des éléments de décomposition de la litière (Puig et Delobelle, 1988, cités par Collinet, 1997).

L'axe 1 oppose la parcelle 11 aux deux autres parcelles sur les principaux critères suivants : (i) présence dans cette parcelle d'horizons riches en nodules ferrugineux ; (ii) hydromorphie de surface peu fréquente ; (iii) importance d'horizons humectés « peu épais » et rareté des bas-fonds ; (iv) fréquence de sols à teneur en carbone relativement importante. L'axe 2 oppose la parcelle 1 aux deux autres sur le critère du pH de l'eau (plus acide) et enfin, l'axe 3 (non représenté ici) distingue la parcelle 6 des deux autres sur le critère de la profondeur de l'horizon « sec au toucher » : c'est dans cette parcelle que les sols bien drainés (profondeur « utile » supérieure à un mètre) sont les plus répandus.

Topographie

Schmitt a relevé sur les douze parcelles du dispositif de Paracou des courbes de niveau espacées de 5 m référencées par rapport aux bas-fonds, qui ont été par la suite numérisées sur le SIG de Paracou et ont rendu possible l'élaboration d'un modèle numérique de terrain (travail réalisé par Vedel à l'antenne ENGREF de Guyane). Ce modèle numérique nous permet de disposer, pour chaque arbre, d'une altitude, d'une pente et d'une orientation moyennes (ces deux dernières variables ont été calculées, pour notre étude, à partir d'une grille de maille 10mx10m).

Nous avons utilisé les deux variables « altitude » et « pente » pour pallier le manque d'information pédologique disponible sur l'ensemble des douze parcelles, en nous inspirant du schéma de Barthès présenté plus haut (Fig1.3) ; nous avons ainsi distingué les trois situations suivantes, censées refléter les différentes modalités de la variable pédologique « drainage », combinées aux modalités éventuellement associées des autres variables pédologiques (telles qu'elles apparaissent sur la Fig1.4) :

Tableau 1.2. Variables et notations utilisées dans l'ACM. La description des différentes modalités des variables pédologiques est reprise de Barthès (1991).

Variables	Modalités	Notation
Drainage	Bas-fond, profil sableux et grisâtre, humecté voire humide sur toute son épaisseur	<i>drain1</i>
	Profil humecté épais de plus de 100 cm	<i>drain2</i>
	Profil humecté d'épaisseur comprise entre 80 et 100 cm	<i>drain3</i>
	Profil humecté d'épaisseur comprise entre 60 et 80 cm	<i>drain4</i>
	Profil humecté épais de moins de 60 cm	<i>drain5</i>
Hydromorphie	Pas de traces d'hydromorphie de surface	<i>hydro0</i>
	Hydromorphie marquée des horizons de surface	<i>hydro1</i>
Sable	Pas d'horizons sableux	<i>sable0</i>
	Présence d'un horizon riche en sables grossiers, épais de 30 cm ou plus	<i>sable1</i>
pH (eau interstitielle entre 5 et 20 cm de profondeur)	pH ≤ 4,6	<i>pH1</i>
	4,6 ≤ pH < 5	<i>pH2</i>
	pH ≥ 5	<i>pH3</i>
Carbone (teneur en carbone entre 5 et 20 cm de profondeur)	Teneur < 1%	<i>carbo1</i>
	Teneur comprise entre 1 et 3 %	<i>carbo2</i>
	Teneur ≥ 3%	<i>carbo3</i>
Nodule	Pas de nodules ferrugineux	<i>nod0</i>
	Présence d'un horizon riche en nodules ferrugineux, épais de 30 cm ou plus	<i>nod1</i>

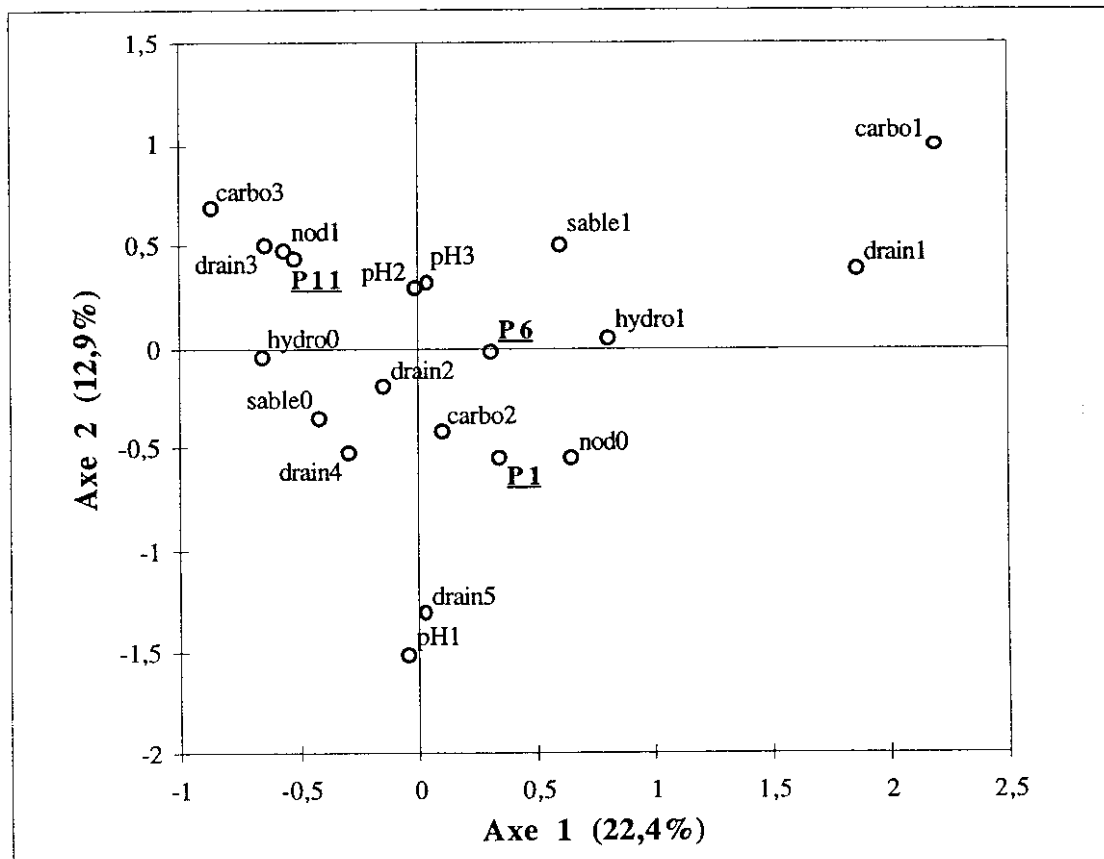


Fig1.4. Projection des différentes modalités du Tableau 1.2 sur le premier plan factoriel d'une ACM portant sur 5182 individus. L'information « parcelle » est traitée en variable supplémentaire.

- situation de bas-fond (pente inférieure ou égale à 10° et altitude inférieure ou égale à 5 m) : sols sableux, nappe permanente, hydromorphie de surface, faible teneur en carbone ;
- situation de versant (pente supérieure à 10° quelle que soit l'altitude) : on s'attend à y trouver des sols moins épais, à faible réserve en eau utile ;
- situation de sommet (pente nulle et altitude supérieure à 5 m) : on y trouve, en théorie, des sols épais à bonne réserve en eau utile, favorables à un bon enracinement des arbres, et des teneurs en carbone plutôt élevées.

La situation de bas-fond est a priori celle dont l'identification et la caractérisation sont les plus simples et prêtent le moins à confusion, alors que la distinction « pente » / « haut de pente » paraît moins pertinente : en effet, (i) les cartes de Barthès montrent que son schéma liant situation topographique et profondeur des sols est assez approximatif (problème avec la parcelle 8 notamment) et (ii) des variables importantes telles que le pH ou la présence d'un horizon nodulaire ne sont pas clairement liées à la topographie.

La combinaison « pente » / « altitude » que nous avons retenue est celle qui optimise la classification des arbres dans les bas-fonds des parcelles témoins. « Optimise », car la cartographie des bas-fonds réalisée par Barthès ne coïncide pas vraiment avec la courbe de niveau 5 m : elle est davantage liée à l'hydromorphie de surface et à la présence de sable. La correspondance entre les deux variables « topographie » et « drainage » sur les parcelles témoins est présentée dans le Tableau 1.3 ci-dessous.

Tableau 1.3. Table de correspondance entre les modalités de la variable pédologique « drainage » de Barthès (1991) et de la variable « topographique » définie par des critères systématiques de pente et d'altitude (voir texte). Les pourcentages entre parenthèses sont des pourcentages par ligne (5182 individus appartenant aux parcelles 1, 6, 11).

Variable « pédologie »	Variable « topographie »			Total
	Bas-fond	Versant	Sommet	
<i>drain1</i> (bas-fond « réel »)	713 (83,0%)	144 (16,8%)	2 (0,2%)	859 (100%)
<i>drain2</i>	135 (11,5%)	853 (72,9%)	182 (15,6%)	1170 (100%)
<i>drain3</i>	21 (1,3%)	1284 (82,0%)	260 (16,7%)	1565 (100%)
<i>drain4</i>	1 (0,1%)	1447 (96,5%)	52 (3,4%)	1500 (100%)
<i>drain5</i>	3 (0,4%)	85 (96,6%)	0	88 (100%)
Total	873 (16,8%)	3813 (73,6%)	496 (0,6%)	5182 (100%)

83% des points classés par Barthès en bas-fond le sont également par notre règle systématique, qui classe par erreur en bas-fonds essentiellement des sols profonds de bas de pente. Les deux autres modalités « versant » et « sommet » recouvrent tous les autres types de drainage.

Dans quelle mesure la variable « topographie » peut-elle être interprétée en termes pédologiques ? La projection de cette variable sur le premier plan factoriel de l'ACM présentée à la Fig1.4 illustre en partie la réponse (voir Fig1.5) :

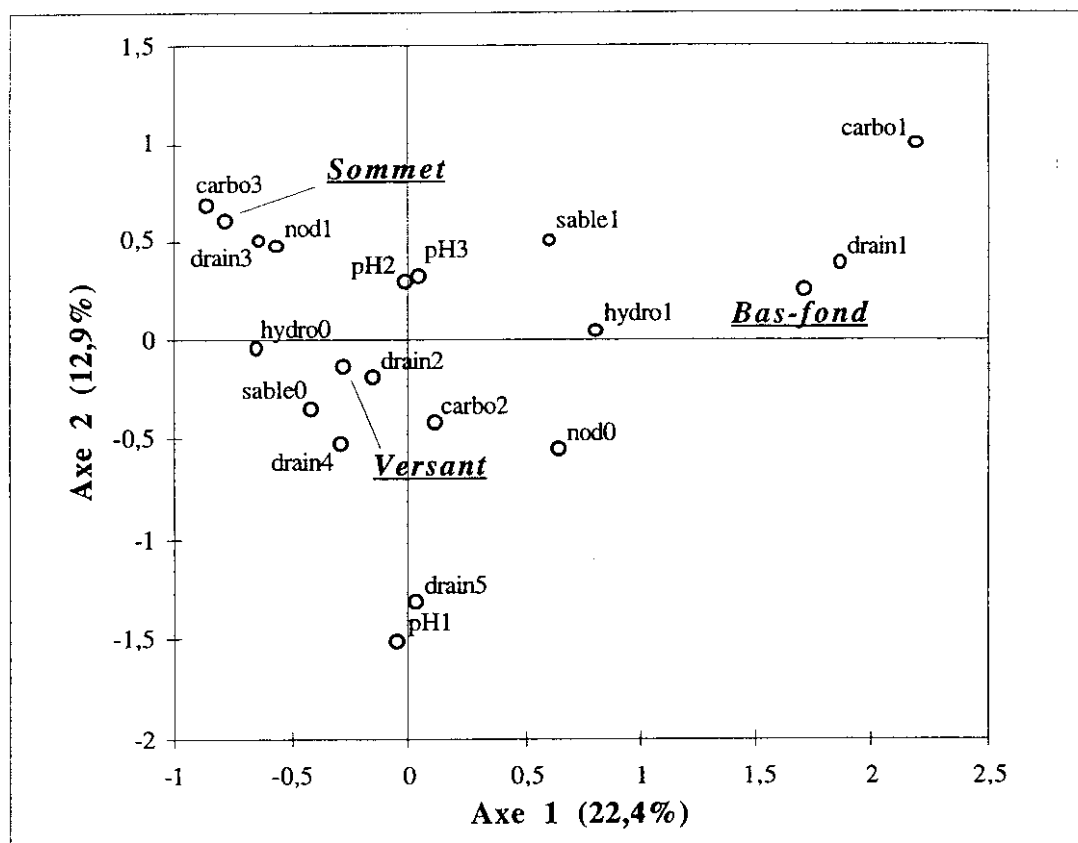


Fig1.5. Projection des différentes modalités du Tableau 1.2 sur le premier plan factoriel d'une ACM portant sur 5182 individus, et représentation des trois modalités de la variable supplémentaire « topographie ».

La modalité « bas-fond » est de loin la mieux représentée sur le plan (\cos^2 de l'angle formé avec l'axe 1 : 0,585) et, de façon non surprenante, liée aux modalités caractéristiques de cette situation. La modalité « versant » est également bien représentée mais située en position « neutre » (centre de gravité du nuage) étant donnée son hétérogénéité. La situation de « sommet » est mal représentée. Il est donc clair que notre variable topographique « synthétique » ne constitue qu'un très mauvais substitut aux informations collectées par Barthès et ne peut permettre qu'une étude rapide et grossière de l'influence des bas-fonds : nous y reviendrons au chapitre 4 (cf. § 4.5.3.6).

La Fig1.6, page suivante, montre comment notre variable « topographie » sépare les douze parcelles (voir également le Tableau a14 en annexe 6, qui reprend les effectifs concernés par parcelle et par modalité).

L'axe 1 synthétise l'essentiel de l'information et oppose les parcelles caractérisées par une extension relativement importante des bas-fonds aux autres. On peut notamment vérifier l'opposition des parcelles 1 et 6 à la parcelle 11 (cf. analyses pédologiques précédentes) mais également à la plupart des autres parcelles. Par ailleurs, les parcelles 11 et 7 s'opposent à la plupart des autres sur l'axe 2 : elles sont en effet caractérisées par l'existence de plateaux assez étendus dans leur partie respectivement centrale (carrés 1 et 3) et septentrionale (carrés 1 et 2).

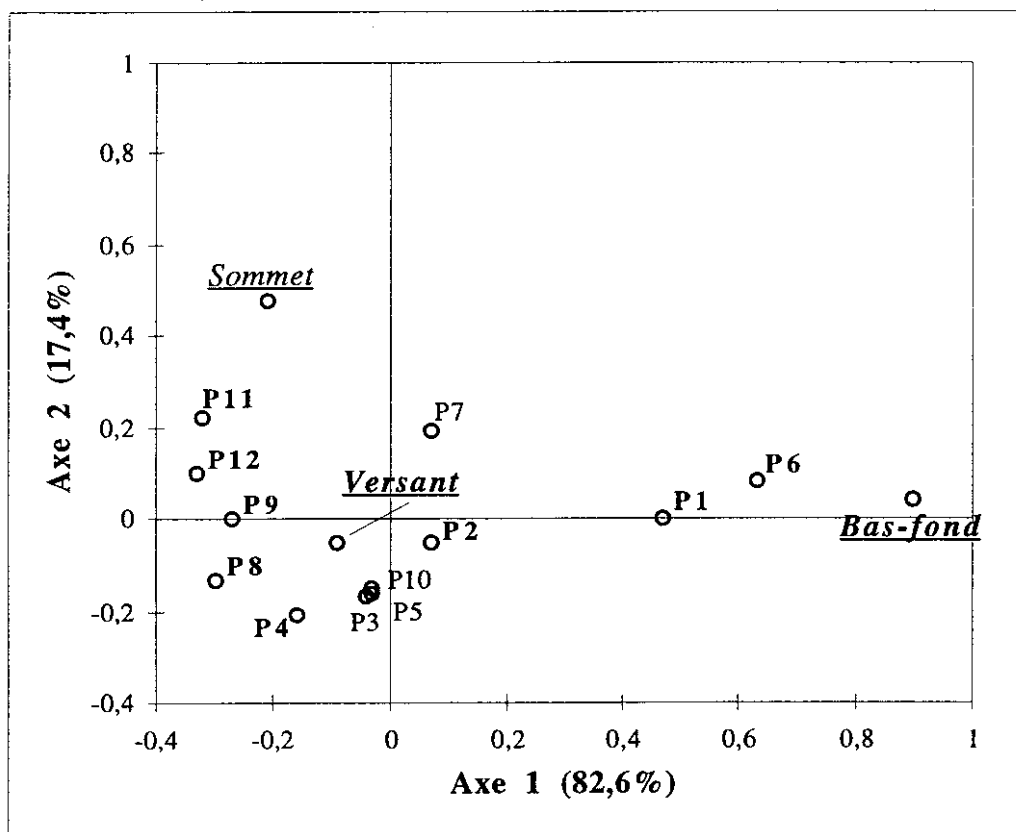


Fig1.6. Projection des points « parcelle » et « modalité topographique » sur le plan factoriel de l'AFC parcelle*topographie. Les points en gras sont bien représentés sur l'axe 1, les autres le sont mieux sur l'axe 2.

1.2.3.2 - Du point de vue floristique

On trouvera une analyse détaillée de la composition floristique sur le dispositif de Paracou, ainsi que des considérations sur sa représentativité par rapport à d'autres sites dans les travaux de Favrichon (1995) et surtout de Collinet (1997). La forêt à Paracou appartient au faciès à *Caesalpinaceae* décrit par Sabatier et Prévost (1990).

Nous avons vu qu'il était impossible de comparer les compositions floristiques initiales de différentes parcelles, les traitements sylvicoles ayant fait disparaître un grand nombre d'individus dont la détermination botanique n'avait pas été précisément effectuée. Nous avons donc réalisé ce travail après traitement, de manière à « visualiser » la position relative des parcelles et repérer d'éventuels écarts consécutifs à ces traitements (parcelles ayant subi le traitement 3 se différenciant nettement des parcelles ayant subi le traitement 1, par exemple, ou en tout cas des parcelles témoins). Pour cela, une première analyse factorielle des correspondances « espèce*parcelle » a été réalisée sur une table de contingence constituée de la manière suivante (voir Tableau a1, annexe 6) :

- « espèces » : toute analyse de ce facteur est compliquée par la cohabitation sur les parcelles de populations spécifiques de taille très variable, dont une bonne partie n'est représentée que par quelques individus. Après quelques essais prenant en compte un plus ou moins grand nombre d'EGE en fonction de leur importance numérique, nous avons finalement retenu pour travailler un jeu de données réduit constitué de 87 d'entre eux,

représentés par plus de 30 individus sur les douze parcelles. Cela représente, en 1988, 88,4% de l'effectif total vivant sur les parcelles : on travaille donc sur l'essentiel du fond floristique du peuplement ;

- « parcelles » : rappelons que nous n'avons pas travaillé sur des parcelles entières, mais sur la zone centrale subsistant après élimination d'une bande de 30 m à partir des bords : la superficie concernée n'est plus que de 4,84 ha au lieu de 6,25 ha pour chaque parcelle (possibilité de calcul des indices de compétition utilisés dans les modèles de croissance).

La projection des douze parcelles sur le premier plan factoriel de l'AFC figure ci-dessous :

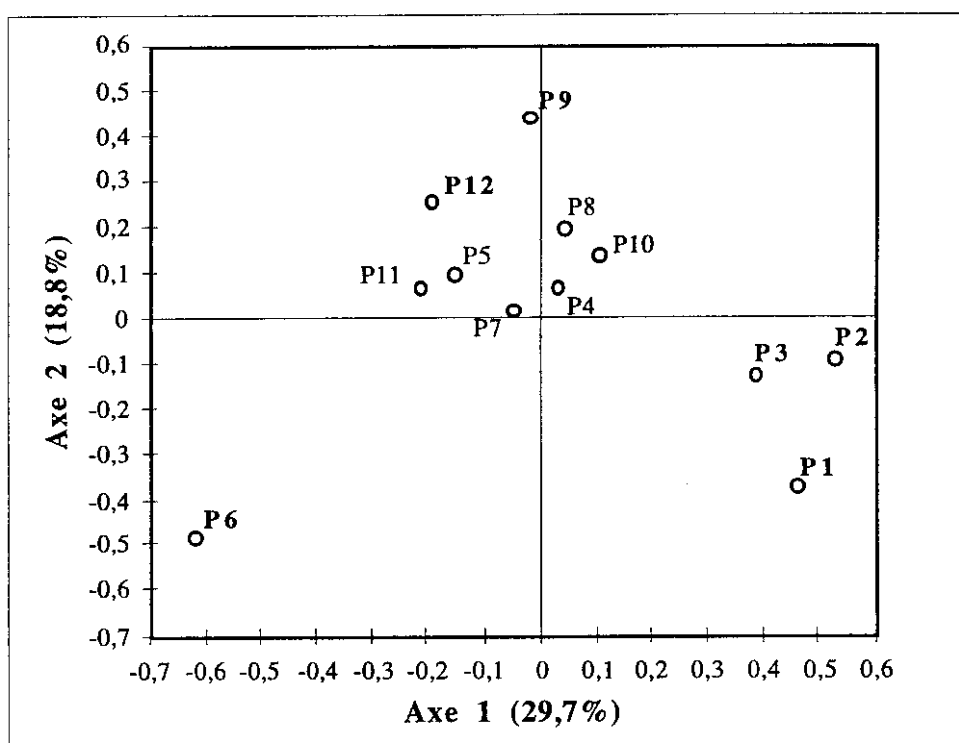


Fig1.7. Projection des points « parcelles » sur le premier plan factoriel de l'AFC « espèce*parcelle ». Les points en « gras » sont les mieux représentés sur le plan (ie le \cos^2 de leur angle avec l'un ou l'autre des axes est supérieur à 0,20). La table de contingence initiale recense les individus utilisés dans les jeux de données du chapitre 4 appartenant aux 87 espèces les mieux représentées (voir texte). Il s'agit d'effectifs présents en 1988 (campagne 5) après les traitements sylvicoles.

La projection des points « espèce » est représentée en annexe 6 (Fig.a1) : nous faisons suivre les noms latins, dans les commentaires ci-dessous, des codes utilisés dans l'AFC. L'analyse fait essentiellement ressortir : (i) une opposition entre les parcelles témoins 1 et 6 (respectivement) et pratiquement toutes les autres, due à la répartition de deux espèces *Dendrobengia boliviana* (622) (55 individus), présente à 85% dans les parcelles 1 et 2 (T_1) et *Sagotia racemosa* (687) (84 individus), présente à 88% dans la parcelle 6 ; (ii) une opposition entre les parcelles 1 et 6 due à *Eperua falcata* (224) (resp. 0 et 133 individus) et *Eperua grandiflora* (698) (resp. 6 et 48 individus) ; (iii) une opposition entre les parcelles 1, 6 et la parcelle 9 (T_1) due à *Licania cf. micrantha* (705) (resp. 6, 6 et 121 individus présents) ; une proximité relative, du point de vue composition floristique, entre les parcelles 1, 2 et dans une moindre mesure 3.

Nous avons recommencé l'analyse en éliminant les trois parcelles témoins : les résultats figurent en annexe 6, Fig.a2 (a) et (b) et Fig.a3 (a) et (b) pour la projection, respectivement, des points « parcelle » et des points « espèce » sur les deux premiers plans factoriels. Sans entrer dans le détail des interprétations, signalons que les parcelles 2 (T_1) et 3 (T_2) sont opposées, comme dans la première analyse, à la plupart des autres parcelles (essentiellement 5 (T_2) et 12 (T_3)) sur l'axe 1. Ceci est dû à la répartition différentielle de plusieurs espèces au premier rang desquelles *Eperua falcata* (224) et *Eperua grandiflora* (698) déjà à l'origine de l'opposition entre parcelles 1 et 6, *Qualea rosea* (604), *Sloanea cf. guianensis* (703). L'axe 2 oppose parcelles 4 (T_3) et 7 (T_1) et parcelle 9 (T_1) avec *Manilkara bidentata* (205), *Dicorynia guianensis* (103) et *Tapura sp.* (659). L'axe 3 oppose la parcelle 10 (T_2) aux parcelles 4 et 5 (mais mal représentées sur cet axe) essentiellement du fait de l'absence ou de la très faible représentation sur P10 d'espèces telles que *Trymatococcus oligandrus* (679) et *Licania cf. hypoleuca* (709).

S'il existe un effet probable des traitements sylvicoles sur le cortège floristique présent sur les parcelles, certains éléments nous laissent penser qu'il n'influe pas de façon importante sur leur position relative telle qu'issue de l'analyse. On s'aperçoit en effet : (i) qu'il existe des différences sensibles entre les trois parcelles témoins et qu'elles éclipsent celles qui pourraient être dues aux traitements ; (ii) que la composition floristique de la parcelle 11 (témoin) se rapproche de celle de la plupart des autres parcelles traitées ; (iii) que des compositions floristiques proches rapprochent les parcelles malgré le traitement sylvicole : parcelles 1, 2 et 3 notamment. On n'observe pas de répartition différentielle logique en fonction de ce paramètre, même lorsque les parcelles témoins sont éliminées de l'analyse ; (iv) que les écarts entre parcelles sont dus à l'abondance relative de quelques espèces dont les effectifs n'ont pas de raison particulière d'avoir été profondément (et sélectivement) modifiés par les traitements. On peut signaler que la prise en compte d'un nombre plus élevé d'espèces se serait traduit par une accentuation de l'opposition entre la parcelle 1 (et 6, mais à un degré moindre) et l'ensemble des autres, de nombreuses espèces peu fréquentes s'y trouvant quasi-exclusivement. Cette situation est à rapprocher des caractéristiques pédologiques et topographiques particulières de ces deux parcelles mises en évidence par les ACM présentées au paragraphe précédent (voir Fig1.4, Fig1.5 et Fig1.6).

Nous supposons qu'une analyse réalisée sur l'ensemble des parcelles avant traitement n'aurait pas fourni de résultats fondamentalement différents de ceux que nous venons d'exposer et que l'on peut se faire ici une idée de l'hétérogénéité des parcelles du point de vue de leur composition floristique de base.

1.2.4 - Quelques données sur l'évolution des peuplements dans les parcelles

Nous voulons dans ce paragraphe donner un aperçu de la dynamique du peuplement adulte sur les parcelles de Paracou, avant et après traitement sylvicole, telle qu'elle peut être perçue par l'analyse rapide des données disponibles. Cela nous permettra :

- d'apprécier l'hétérogénéité des comportements dans les parcelles, en liaison avec les caractéristiques mises en évidence dans le paragraphe précédent ;
- d'étudier les réactions aux traitements et de mettre en évidence certains comportements auxquels nous ferons référence, notamment dans le travail de modélisation de la croissance ;

- de « sortir » quelques chiffres clés qui nous serviront de point de repère dans les simulations (chapitre 8).

Nous compléterons ce paragraphe par quelques considérations sur la régénération.

1.2.4.1 - Peuplement adulte

Le tableau ci-dessous résume, pour chaque traitement, l'évolution du nombre d'arbres présents sur les parcelles et de la surface terrière correspondante entre 1984 et 1994.

Tableau 1.4. Effectifs totaux par hectare (arbres faisant plus de 10 cm de diamètre à 1m30) et surface terrière correspondante, dans chaque groupe de trois parcelles affecté aux différents traitements réalisés à Paracou. D'après Prothéry (1995).

Année	T ₀ (parcelles 1, 6, 11)		T ₁ (parcelles 2, 7, 9)		T ₂ (parcelles 3, 5, 10)		T ₃ (parcelles 4, 8, 12)	
	N	G (m ²)	N	G(m ²)	N	G(m ²)	N	G(m ²)
1984	625	30.9	603	30.6	623	31.9	628	32.1
1985	626	30.9	606	30.7	626	32.0	626	32.0
1986	626	31.0	606	30.7	626	32.1	625	32.1
1987	622	30.8	512	25.0	523	25.5	442	21.3
1988	618	30.7	506	24.9	496	20.4	425	17.6
1989	615	30.7	508	25.0	488	19.3	423	17.1
1990	614	30.7	509	25.1	489	19.2	431	17.2
1991	616	30.8	521	25.4	504	19.4	449	17.3
1992	614	30.9	530	25.6	513	19.7	470	17.7
1993	611	30.9	533	25.8	525	20.1	487	18.1
1994	607	30.9	531	25.9	527	20.3	490	18.5

En 1984, sur chaque parcelle, le peuplement compte en moyenne 620 arbres/ha (de 576 dans la parcelle 2 à 683 dans la parcelle 11) pour une surface terrière de 31,4 m²/ha (de 29,2 m² dans la parcelle 2 à 33,0 m² dans la parcelle 12). La distribution diamétrique moyenne a une allure classique d'exponentielle décroissante. La Fig1.8, page suivante, illustre son domaine de variation sur les douze parcelles.

Le rapport entre les effectifs présents respectivement dans la classe 10-15 cm et la classe 15-20 cm oscille, selon les parcelles, entre 1,75 (parcelle 9) et 2,03 (parcelle 6). Ces deux classes cumulées rassemblent 61% des effectifs totaux.

En 1988, une fois les travaux d'exploitation puis d'éclaircie terminés, les parcelles ont en moyenne perdu 18% (T₁), 36% (T₂) et 45% (T₃) de leur surface terrière initiale, ces résultats pouvant varier de façon importante d'une parcelle à l'autre en fonction de la structure et de la composition du peuplement présent en 1984.

Croissance

Nous assimilons la croissance d'un arbre *i* à son accroissement en diamètre ΔD_i que nous avons calculé de différentes manières (voir ci-dessous). Deux périodes présentent pour nous un intérêt particulier :

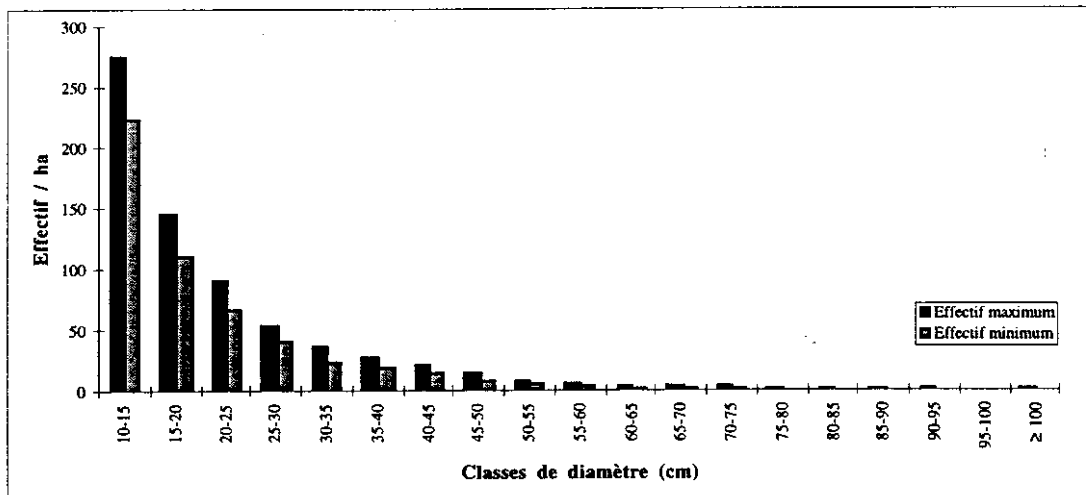


Fig1.8. Structure diamétrique du peuplement sur les douze parcelles. On a retenu et représenté, dans chaque classe de diamètre, les valeurs maximum et minimum atteintes par les effectifs dans les différentes parcelles.

- les deux années séparant les inventaires de 1984 et 1986, qui permettent d'évaluer les accroissements individuels en situation non perturbée sur les différentes parcelles et de repérer des différences éventuelles de potentialités (la période étant courte doit cependant encliner à la prudence) ; ΔD_i est calculée par simple différence entre les mesures de 1984 et 1986 ;
- la période « post-traitement » de trois ans séparant les inventaires de 1988 et 1991. Les trois années permettent de « lisser » les accroissements observés, dont la diversité est maximale pendant cette période. Trois ans correspondent au pas de temps que nous avons retenu pour notre modèle de dynamique forestière et c'est la période 1988-1991 qui a servi de support à la modélisation de la croissance. Nous revenons sur ce point au paragraphe 3.2, chapitre 3.

Deux types de peuplements font l'objet de la présentation qui suit : (i) le peuplement total vivant sur les parcelles resp. entre 1984 et 1986, puis entre 1988 et 1991, sans soucis d'élimination des données aberrantes ; dans ce cas, ΔD_i est obtenu par un simple calcul de moyenne ; (ii) la sélection qui a fait l'objet du travail de modélisation de la croissance et dont il est ainsi possible de juger de la représentativité. Entre 1984 et 1986, ΔD_i est calculé comme précédemment ; entre 1988 et 1991, ΔD_i , variable expliquée du modèle de croissance, est obtenue par lissage des données sur les trois années ainsi qu'exposé au chapitre 4 (§ 4.1). Ces dernières valeurs sont plus fiables car calculées sur des individus ne présentant aucune anomalie de croissance.

Nous avons représenté ci-dessous les accroissements diamétriques moyens dans les différentes parcelles au cours des deux périodes indiquées en fonction de l'effectif total présent en début de période de calcul : (i) 1984-1986 en fonction de l'effectif 1984 (Fig1.9 (a)) et (ii) 1988-1991 en fonction de l'effectif présent en 1988 (Fig1.9 (b)). Chaque figuré correspond à une parcelle, dont le numéro est indiqué dans la légende. Il y a deux points représentés par parcelle, un pour chaque type de peuplement : le point précédé d'une étoile concerne le peuplement total présent sur la parcelle, l'autre le peuplement sélectionné pour la modélisation de la croissance.

Remarque : le même travail a été réalisé carré par carré pour le peuplement sélectionné : voir graphiques de la Fig.a4 en annexe 6.

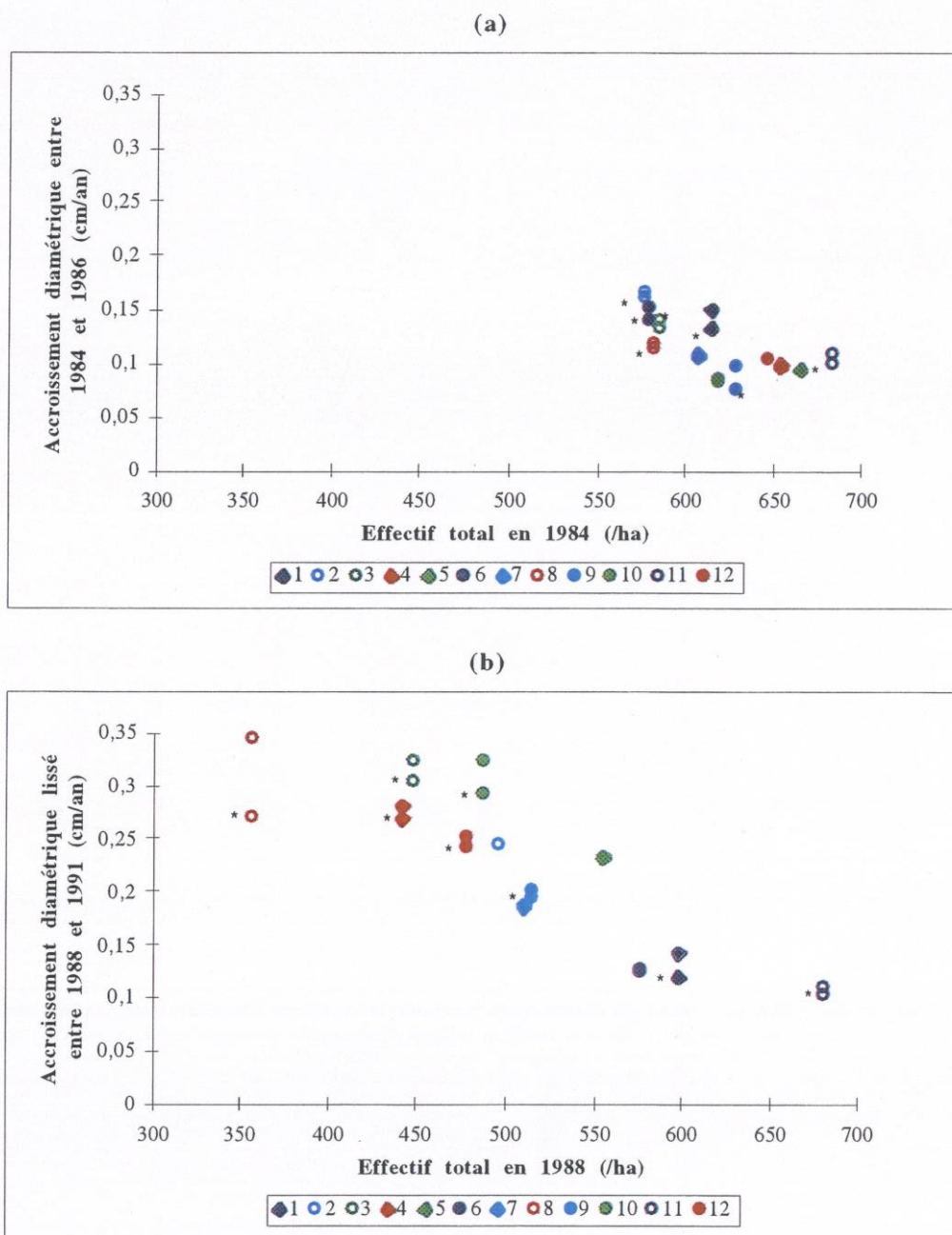


Fig1.9. Accroissement moyen annuel en diamètre sur chaque parcelle, en fonction de l'effectif présent : (a) avant traitement (entre 1984 et 1986) et (b) après traitement (entre 1988 et 1991). Chaque parcelle est représentée par deux points (même figuré de légende) : le point marqué d'une étoile concerne le peuplement total vivant sur la parcelle, l'autre concerne le groupe d'arbres dont la croissance est étudiée plus en détail dans le chapitre 4 (NB : certains points sont superposés). Les quatre couleurs correspondent aux quatre traitements (bleu = T_0 ; cyan = T_1 , vert = T_2 , rouge = T_3). Les figurés en plein indiquent les parcelles qui serviront à ajuster le modèle de croissance, les autres servant à son évaluation (voir chapitre 4).

Ces graphiques montrent une hétérogénéité assez importante (du double point de vue densité et accroissement) entre parcelles avant traitement, mais aussi intra-parcelle, avant et après traitement (voir Fig.a4 en annexe 6).

Avant traitement, l'accroissement moyen annuel est de 0,11 cm/an sur l'ensemble du peuplement vivant mais peut varier du simple au double en fonction des parcelles (de 0,08 cm dans la parcelle 10 à 0,16 cm dans la parcelle 2). On note que ce sont les parcelles 1, 2, 3 et 6 qui connaissent les accroissements moyens les plus importants : cette observation va de pair avec une composition floristique particulière dans ces quatre parcelles (voir Fig1.7 et Fig.a2 (a) en annexe 6) et, en ce qui concerne les parcelles 1 et 6, des caractéristiques pédologiques et morphologiques qui les distinguent des autres (voir Fig1.5 et Fig1.6). Même si les données disponibles sur les parcelles 2 et 3 ne sont pas suffisantes pour pouvoir conclure, leur proximité géographique avec la parcelle 1 ainsi que les similitudes de composition floristique et de croissance moyenne du peuplement laissent soupçonner un effet substrat particulier dans le coin nord-est du dispositif. **Remarque :** la croissance moyenne annuelle entre 1984 et 1994 sur les trois parcelles témoins (1, 6 et 11) a été de 0,12 cm (0,13 sur les parcelles 1 et 6 et 0,11 cm sur la parcelle 11), c'est-à-dire supérieure à la croissance enregistrée avant perturbation sur la plupart des autres parcelles.

L'accroissement moyen annuel pendant la période 1988-1991 reste à peu près identique dans les parcelles témoins (voir également la Fig1.10 ci-dessous). Dans les parcelles traitées, il augmente en fonction de l'intensité des traitements mais de façon apparemment non linéaire. Un test de comparaison multiple des moyennes (voir Tableau 1.5 ci-dessous), réalisé sur les accroissements observés dans chaque traitement, montre ainsi que les parcelles ayant subi le traitement 3 ne se comportent pas différemment de celles qui ont subi le traitement 2 malgré un prélèvement nettement plus intense en moyenne.

Tableau 1.5. Accroissement moyen en diamètre post-traitement (campagnes 5 à 8) des 15820 arbres étudiés dans le chapitre 4. Les trois types de figurés correspondent aux groupes mis en évidence par un test de comparaison multiple des moyennes (Bonferroni, avec un risque d'erreur de 5%. PROC GLM de SAS, SAS Institute Inc., 1989).

Traitement	Effectif dans le peuplement échantillon étudié	Variation moyenne des effectifs entre les campagnes 1 et 5	Moyenne des accroissements annuels lissés entre les campagnes 5 et 8 (cm)	Variance des accroissements (cm ²)
T_0	5182	-145 (-7,7 /ha)	0,126	0,027
T_1	3986	-1826 (-97,4 /ha)	0,211	0,055
T_2	3613	-2376 (-126,7 /ha)	0,288	0,084
T_3	3039	- 3804 (-202,9 /ha)	0,287	0,065

NB. Les résultats ne sont pas qualitativement modifiés par la prise en compte de l'intégralité du peuplement vivant sur les 12 parcelles entre les campagnes 5 et 8.

La figure ci-après (Fig1.10) montre la « réaction » moyenne des différentes parcelles aux traitements sylvicoles. On voit que les parcelles témoins restent sur la bissectrice (pas de modification sensible des accroissements au cours du temps), tandis que les parcelles traitées s'en écartent à des degrés divers. Si l'on se réfère à la période 1984-1985, les accroissements ont en moyenne été doublés après exploitation simple (T_1) et pratiquement triplés dans les traitements plus intenses (T_2 et T_3) (la comparaison parcelles traitées / parcelles témoins pendant

la période 1988-1991 est un peu moins « optimiste » : $\times 1,7$ pour T_1 et $\times 2,3$ pour T_2 et T_3). Les réactions les plus fortes sont enregistrées dans le traitement 2 avec la parcelle 10. Dans le traitement 3, les réactions sont moins importantes et plus homogènes entre parcelles : l'échantillon prélevé dans la parcelle 8 semble cependant poser un problème de représentativité.

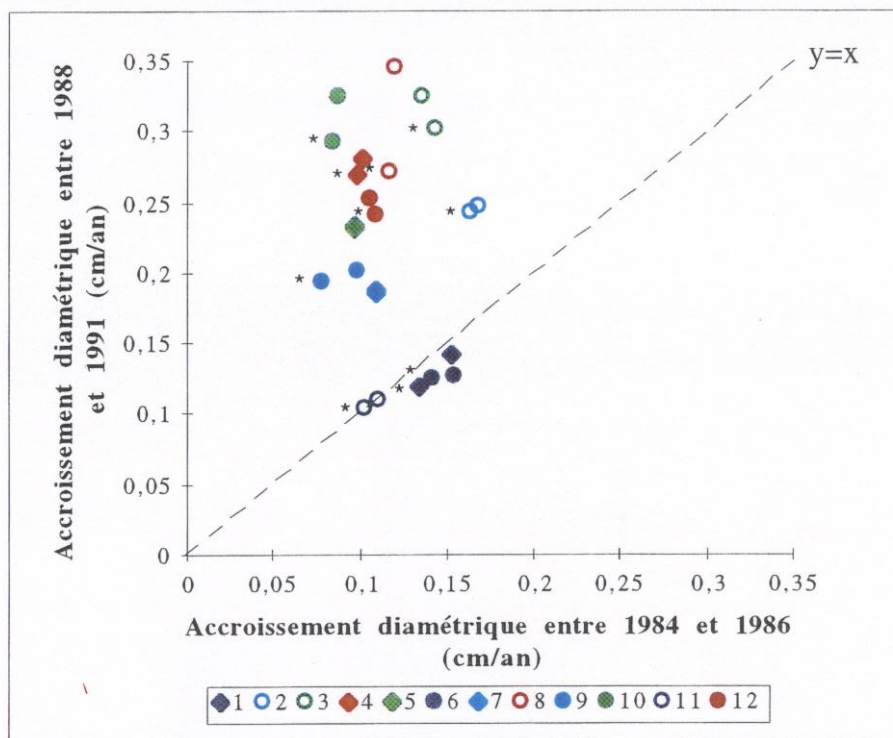


Fig1.10. Accroissement moyen annuel en diamètre sur chaque parcelle avant et après traitement. Pour le calcul des accroissements, la signification des figurés et des marques : voir texte et légende de la Fig1.9.

Mortalité

Nous n'exposerons ici que les caractéristiques principales de la mortalité sur les parcelles en nous appuyant sur le dernier bilan réalisé par Prothéry (1995). Le sujet sera abordé plus longuement dans le cadre du chapitre 5 traitant de la modélisation de ce phénomène, avec le support du travail très détaillé de Durrieu de Madron (1993).

Les informations prélevées chaque année à Paracou permettent de suivre trois types de mortalité « naturelle » (non directement liée à un traitement sylvicole) : (i) la mortalité sur pied ; (ii) la mortalité par chablis primaire ; (iii) la mortalité par chablis secondaire, c'est-à-dire provoquée par la chute d'un arbre voisin. Par ailleurs, à l'occasion de la mise en oeuvre des traitements sylvicoles, la mortalité directement liée aux travaux a également été notée distinguant, outre les arbres abattus et les arbres empoisonnés, quatre types de mortalité consécutives aux dégâts d'exploitation.

En forêt non perturbée (parcelles témoins), la mortalité naturelle touche un peu plus de 1% du peuplement vivant (7 individus /ha/an), répartis entre les différents types de la manière suivante : 48% de morts sur pied (3,3/ha/an), 29% de chablis primaires (2/ha/an) et 23% de chablis secondaires (1,7/ha/an). Ces chiffres sont très variables d'une année à l'autre, le taux de

mortalité global pouvant varier du simple au double. A noter qu'en moyenne, le nombre de morts chaque année dans les parcelles témoins est supérieur à ce qu'il a été entre 1984 et 1986 dans les différentes parcelles ayant ensuite subi des traitements sylvicoles.

L'exploitation forestière a détruit en moyenne 14,6% du peuplement pré-existant en T₁, 15,3% en T₂ et 28,4% en T₃. L'effet induit sur la mortalité naturelle totale est sensible dès 1987, comme en témoignent le tableau ci-dessous et le graphique qui l'illustre (Fig1.11).

Tableau 1.6. Evolution, année par année, de la mortalité naturelle totale (effectifs ramenés à l'hectare) sur les parcelles en fonction des traitements. D'après Prothéry (1995).

Traitement	Années d'inventaire									
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
T ₀ (P1, P6, P11)	7,6	4,5	9,1	8,1	7,0	6,1	6,0	6,3	7,0	5,9
T ₁ (P2, P7, P9)	4,5	5,4	10,6	12,7	8,3	7,5	5,2	7,1	7,5	8,6
T ₂ (P3, P5, P10)	3,4	4,2	11,5	13,4	15,7	12,2	9,3	8,7	12,1	10,2
T ₃ (P4, P8, P12)	5,8	3,9	9,9	14,8	9,3	8,3	7,9	9,5	8,7	8,0

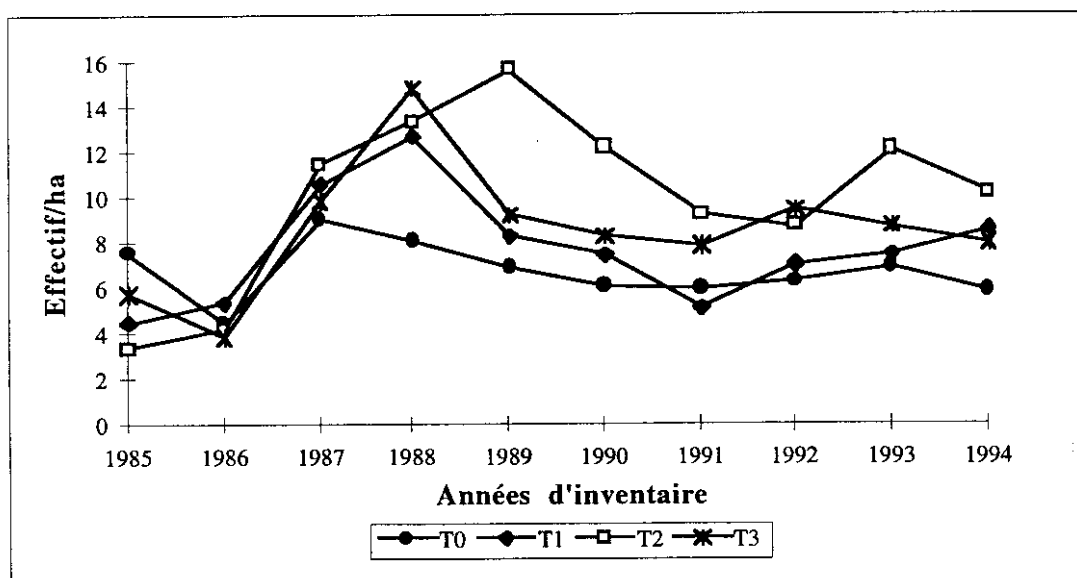


Fig1.11. Evolution de la mortalité naturelle totale en fonction des traitements (illustration du Tableau 1.6).

Les différences de comportement entre T₁ et T₂ reflètent l'effet propre de la dévitalisation, qui se manifeste à partir de 1989 soit environ un an et demi après application du traitement.

Après exploitation, la mortalité globale passe par un maximum en 1988 et 1989, où elle dépasse 3% du peuplement vivant (3,4% en 1988 pour T₃, 3,2% en 1989 pour T₂), avant de diminuer et connaître une stabilisation relative à partir de 1991 à un niveau cependant toujours supérieur à celui observé dans les parcelles témoins.

La répartition de la mortalité entre morts sur pied d'une part et chablis d'autre part reste en T_1 identique à ce qu'elle est dans les parcelles témoins. En revanche, en T_2 et T_3 , on assiste à une diminution de l'importance de la mortalité sur pied au profit des chablis : « le taux élevé d'ouvertures créées amène une déstabilisation notable des arbres (...). La principale conséquence (...) est l'agrandissement de ces trouées. On a ainsi un auto-entretien au moins momentané de la mortalité par les ouvertures qu'elle crée » (Durrieu de Madron, 1993).

Recrutement

En forêt non perturbée, le recrutement à Paracou ne compense pas totalement la mortalité : il représente 0,8% du peuplement total vivant (5 tiges/ha/an entre 1984 et 1994) et on assiste à une légère et pratiquement constante diminution des effectifs sur les parcelles témoins depuis 1984 (voir Tableau 1.4). Comme pour la mortalité, les chiffres sont très variables d'une année à l'autre et d'une parcelle à l'autre mais le phénomène est aggravé par le caractère « subjectif » du repérage des individus passant à la futaie. En effet, les morts existant au préalable dans la base de données sont obligatoirement inventoriés et donc repérés année après année sauf erreur d'appréciation dans le cas des morts sur pied. En ce qui concerne les individus passant au-dessus du diamètre de précomptage, leur repérage est subordonné à l'attention de l'équipe d'inventaire et ne sera donc pas systématique, pouvant être ainsi repoussé d'une ou deux années.

L'effet des traitements sylvicoles commence à être sensible à partir de 1988 et le recrutement atteint un maximum en 1991 (T_1 et T_2) ou 1992 (T_3) avant de chuter à partir de 1993 pour atteindre, en ce qui concerne T_1 , le niveau observé en forêt non perturbée (voir Tableau 1.7 et Fig1.12 ci-dessous). Pendant la période 1991-1993 où il est le plus fort, le taux de recrutement, par rapport au peuplement vivant, atteint 2,9% en T_1 , 4,4% en T_2 et 6,1% en T_3 .

Tableau 1.7. Evolution, année par année, du recrutement sur les parcelles en fonction des traitements (effectifs ramenés à l'hectare). D'après Prothéry (1995).

Traitement	Années d'inventaire									
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
T_0 (P1, P6, P11)	8,0	4,5	4,7	4,2	4,1	5,2	7,8	4,8	3,9	2,3
T_1 (P2, P7, P9)	7,7	5,4	4,1	6,9	10,2	8,5	17,9	15,3	11,4	5,8
T_2 (P3, P5, P10)	7,3	4,1	3,8	7,5	11,5	13,7	24,7	17,7	24,0	12,0
T_3 (P4, P8, P12)	4,4	2,7	3,9	8,5	10,1	15,5	26,7	30,1	25,9	11,6

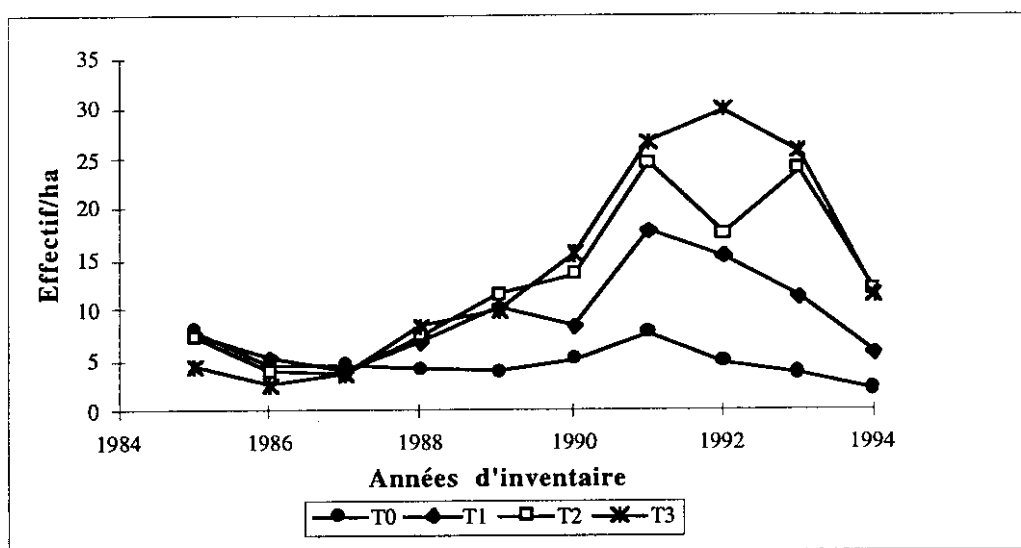


Fig1.12. Evolution du recrutement dans les parcelles, en fonction des traitements (illustration du Tableau 1.7).

A partir de 1990, soit un peu moins de deux ans après dévitalisation, la mortalité est compensée en effectif par le recrutement dans toutes les parcelles traitées.

Le Tableau 1.4 montre qu'en ce qui concerne la surface terrière, le bilan « recrutement + accroissement - mortalité », nul dans les parcelles témoins (malgré un bilan négatif en effectifs qui signifie que les arbres ont tendance à devenir plus gros sur ces parcelles) devient positif dans les parcelles traitées dès 1988 en T₁ (environ un an et demi après exploitation), 1989 en T₃ et 1990 en T₂ (resp. un an et demi et deux ans et demi après dévitalisation). Le retard enregistré en T₂ par rapport à T₃ est lié à une très forte mortalité par chablis observée entre 1988 et 1989 dans les parcelles concernées. Le gain moyen en surface terrière observé dans les différents traitements est de :

- + 0,17 m²/ha/an en T₁ entre 1988 et 1994 ;
- + 0,28 m²/ha/an en T₂ entre 1990 et 1994 ;
- + 0,28 m²/ha/an en T₃ entre 1989 et 1994.

1.2.4.2 - Régénération

D'une manière générale, les données collectées lors des inventaires de régénération ne permettent pas de tirer de conclusions très claires quant à l'impact à moyen terme des traitements sylvicoles. Bariteau et Geoffroy (1989) ont mis en évidence les dégâts immédiats causés par l'exploitation, en montrant notamment l'effet négatif du débardage et l'impact important des chutes de houppiers sur la régénération pré-existante. Montpied (1995) a réalisé une première synthèse des données collectées entre 1986 et 1992 sur 18 EGE suivis depuis la première campagne. Trois espèces ont dû être écartées de l'analyse faute d'effectifs suffisants. En ce qui concerne les autres, les résultats sont très contrastés et souvent difficiles à interpréter. Sur la dynamique des semis, les effets apparemment favorables ou défavorables des traitements varient d'une campagne à l'autre, les logiques entre traitements ne sont pas toujours respectées, l'influence des conditions climatiques semble importante et contribue à « brouiller » les cartes. Les choses paraissent cependant un peu plus nettes en ce qui concerne la dynamique des jeunes

tiges et Montpied a pu mettre en évidence, en fonction du tempérament des espèces étudiées, un effet logique (nul voire négatif sur une espèce « d'ombre » comme *Bocoa prouacensis*, négatif puis positif, ou franchement positif sur des espèces « semi-tolérantes » de l'étage dominant comme *Dicorynia guianensis* ou *Qualea rosea*, très positif sur des espèces à tempérament héliophile comme *Sclerolobium melinonii*, *Jacaranda copaia* ou *Goupia glabra*). Il a également montré que certaines espèces réagissaient « positivement » (recrutement plus important dans la catégorie « jeunes tiges ») aux traitements modérés T_1 et T_2 , mais négativement au traitement le plus intense, T_3 , mettant en évidence des différences de tempérament entre juvéniles et adultes d'une même espèce : cas de *Sterculia pruriens* (espèce considérée comme héliophile, Favrichon, 1994, 1995) par exemple.

Toutes espèces confondues, Rankin de Merona (*comm. pers.*) a montré que le nombre de grands semis présents sur les parcelles en 1995 augmentait avec l'intensité des traitements, le recrutement au-dessus de 1m50 de hauteur ayant été significativement plus élevé (x3) dans les parcelles traitées entre 1992 et 1995. L'effet traitement sur les accroissements diamétriques varie en fonction des espèces, sans possibilité d'interprétation simple. Les accroissements paraissent être sous la dépendance de conditions d'environnement très localisées, très variables d'une placette à l'autre et sans lien obligatoire avec l'intensité du traitement. Différentes analyses en cours devraient permettre de préciser ces résultats.

1.2.5 - Conclusion

Les données accumulées depuis 1984 sur le dispositif de Paracou permettent d'étudier de façon assez détaillée le devenir, en fonction de leur environnement local, d'individus identifiés et localisés : qu'il s'agisse de leur « apparition » dans le peuplement, de leur accroissement en diamètre ou de leur mort.

Les interventions sylvicoles réalisées, en perturbant notablement l'environnement des arbres, ont provoqué des réactions qu'il est particulièrement intéressant d'observer et de chercher à comprendre dans un triple souci : (i) d'accumulation de connaissances sur le fonctionnement du système non perturbé : les interventions sylvicoles « simulent » les chablis ou la mortalité sur pied ; (ii) de prévision du comportement en fonction des interventions réalisées ; (iii) de test et de mise au point de modalités d'intervention adaptées. Elles constituent en cela un avantage certain pour l'élaboration de modèles détaillés de dynamique forestière, au regard de la plupart des dispositifs de grande taille existant en Guyane.

CHAPITRE 2 - MATÉRIEL THÉORIQUE : LES MODÈLES DE DYNAMIQUE FORESTIÈRE

Nous avons choisi de modéliser la dynamique forestière à Paracou en construisant un modèle individuel dépendant de la distance. Le présent chapitre, après une introduction sur la notion de « modèle » et la manière dont nous utiliserons ce terme au long de notre travail, a pour objectifs :

- de resituer, en nous appuyant sur des exemples, les modèles individuels dépendants de la distance parmi les modèles développés depuis de nombreuses années dans le domaine forestier et de faire le point sur leurs atouts et leurs inconvénients (§ 2.2) ;
- de présenter différentes manières de modéliser chaque composante de la dynamique forestière dans les modèles individuels (§ 2.3).

Nous compléterons cette présentation par quelques considérations sur les problèmes posés par la validation (§ 2.4).

2.1 - « Modèles » : quelques rappels, définitions et conventions

« Pour analyser la réalité ou pour communiquer les résultats de cette analyse, l'homme a eu recours à des modèles, c'est-à-dire *originellement* à des approximations, des simplifications de cette réalité. Ils sont restés très longtemps *implicites*, entendre par là qu'on en usait sans en avoir pris conscience. C'est seulement depuis peu qu'ils sont devenus explicites, et qu'ils ont brusquement envahi la pensée scientifique en s'érigeant en méthode. » (Legay, 1973). Le mot « modèle » revêt de nombreuses significations différentes, mais c'est l'acception « instrument d'étude », « outil d'exploration partielle de la réalité » (Legay, 1973) ou encore « représentation symbolique de certains aspects d'un objet ou d'un phénomène du monde réel » (Pavé, 1994), qui nous intéresse ici.

Il nous paraît utile de préciser dans ce paragraphe le sens que nous donnons à certains termes qui reviendront couramment par la suite (le lecteur intéressé trouvera quelques compléments en annexe 2, paragraphe 1).

Nous parlerons ainsi de :

- modèle **statistique** pour désigner les équations que nous ajusterons à nos données : voir chapitres 4, 5 et 6. « These models attempt to summarise empirical observations in suitable mathematical formulations that can be used to predict outcomes for given inputs » (Jeffers et al., 1996) ;
- modèle **informatique** pour désigner la mise en oeuvre en langage SmallTalk80 de nos différents modèles statistiques (nous parlerons également souvent de « sous-modèles »),

afin de simuler l'évolution du peuplement sur une parcelle (voir chapitres 7 et 8). C'est la représentation informatique du modèle de dynamique forestière.

Nous entendons par **modèle de dynamique forestière** ce que la plupart des auteurs que nous citerons par la suite désignent sous le terme de modèle de croissance et/ou de production. C'est exactement le « growth model » dont Vanclay (1994) donne la définition : « A stand growth model is an abstraction of the natural dynamics of a forest stand, and may encompass growth, mortality, and other changes in stand composition and structure. (...) Thus a growth model may comprise a series of mathematical equations, the numerical values embedded in those equations, the logic necessary to link these equations in a meaningful way, and the computer code required to implement the model on a computer. »

Cette confusion dans les appellations provient vraisemblablement de ce que, dans les peuplements équiennes monospécifiques qui ont longtemps été un système privilégié d'application de la méthode des modèles par les forestiers, la croissance représente l'élément dynamique prépondérant ; l'apparition et la disparition des individus sont généralement complètement maîtrisés par les gestionnaires de la forêt, les 3 composantes de la dynamique s'enchaînant de manière séquentielle (Houllier, 1995) et les questions sous-jacentes étant souvent du type : (i) étant donnée une plantation réalisée à t_0 à tel écartement et des interventions sylvicoles de tel type, quelle est la production finale escomptée à t_c ? ou (ii) quelle séquence d'éclaircies faut-il appliquer à telle plantation pour maximiser sa production en volume ou en valeur (Bouchon, 1995) ? La réponse passait (et passe toujours) par l'acquisition de connaissances aussi précises que possible sur la croissance des peuplements et des individus qui les composent. Par ailleurs, on s'est souvent intéressé à la croissance en volume ou en surface terrière des peuplements, en intégrant naturellement la mortalité en tant que terme négatif dans les modèles de « croissance ».

Nous appelons **simulateur** la traduction informatique du modèle de dynamique forestière : c'est le modèle informatique évoqué plus haut, le « dynamic simulation model » de Law et Kelton (1991). Bouchon (1995) citant Ottorini (1991) précise ainsi : « la modélisation a un aspect conceptuel, la simulation de la croissance se réfère à un usage des modèles : c'est le recours à un système, parfois physique, qui permet d'exploiter le modèle ». Dans notre cas, le système est informatique.

Nous utiliserons le terme de modèle **fonctionnel** dans le sens défini par Houllier (1992), c'est-à-dire qualifiant un modèle qui, à une échelle (ou niveau d'organisation) donnée, incorpore des connaissances sur les mécanismes biologiques, ressortant généralement de niveaux de description plus fins. A cette même échelle, un modèle est **empirique** (ou **dendrométrique**, Deleuze, 1992, ou encore **descriptif**, Pavé, 1994) quand il vise à rendre compte des phénomènes observés à partir d'expérimentations, de placettes permanentes ou de données d'inventaire, mais qu'il n'intègre pas explicitement de connaissances sur les processus élémentaires de croissance qui génèrent ces phénomènes. Ainsi, certains modèles d'arbre peuvent-ils être considérés à la fois comme des modèles empiriques à l'échelle de l'individu lorsque le développement de ce dernier est décrit à partir de modèles de régression sur des données dendrométriques comme nous le ferons aux chapitres 4, 5 et 6, et comme des modèles fonctionnels à l'échelle du peuplement dont ils simulent l'évolution au cours du temps : c'est le cas du modèle que nous avons construit. La notion de « fonctionnel » est donc plus large que celle de « process-based » à laquelle de nombreux auteurs l'assimilent ; les « process-based models » sont définis par Bruce et Wensel (1988) de la manière suivante : « Process models simulate the biological processes that convert carbon dioxide, nutrients, and moisture into biomass through photosynthesis. ». De tels modèles, qui peuvent être construits à tous les

niveaux d'organisation (allant de la feuille à l'écosystème en passant par le peuplement) sont qualifiés par Mohren et Burkhardt (1994) de « *biologically-based process models* » : nous parlerons de modèles à **base physiologique**.

Selon les caractéristiques considérées, les échelles prises en compte ou bien les usages que l'on souhaite faire des modèles on parle encore :

- de modèles **statiques** (relations d'allométrie par exemple) par opposition aux modèles **dynamiques**, impliquant l'évolution dans le temps d'un ensemble de variables descriptives (Houllier et *al.*, 1991, Law et Kelton, 1991) ;
- de modèles **continus** et de modèles **discrets** selon que le temps est représenté par une variable réelle continue ou discrète (Law et Kelton, 1991, Pavé, 1994) ;
- de modèles **quantitatifs** ou de modèles **qualitatifs** (systèmes à base de connaissances ou systèmes-experts) (Houllier et *al.*, 1991, Pavé, 1994) ;
- de modèles **stratégiques** (évolutions sur le long terme à l'échelle régionale ou nationale) et de modèles **tactiques** (questions concrètes posées à l'échelle locale) (Bouchon, 1995) selon la problématique considérée ;
- de modèles **d'hypothèses**, de modèles **de mécanismes** et de modèles **de décision** (ou **de prédiction**) (Legay, 1973, Caswell, 1976) ; dans le même ordre d'idée, Bouchon (1995) parle de modèles **de recherche** et de modèles **didactiques**. A noter que l'on fait souvent le lien entre modèles de mécanismes et modèles fonctionnels (« *process models* ») d'une part, modèles de décision et modèles empiriques d'autre part (Korzukhin et *al.*, 1996).

Selon ces différents critères le modèle d'arbre que nous avons construit à Paracou peut être qualifié de modèle dynamique, discret, quantitatif et tactique. Au vu des ambitions affichées en introduction il tient par ailleurs à la fois du modèle de recherche et (à plus long terme) du modèle de prédiction, la fonction didactique étant sous-jacente.

2.2 - Les modèles de dynamique forestière : objectifs et typologie

Comme dans n'importe quel domaine scientifique ou technique, « modéliser » pour les forestiers correspond à un besoin de comprendre et de prévoir. L'objet de leur attention (le peuplement forestier, le plus souvent) étant de nature particulièrement complexe, la méthode des modèles trouve ici un champ d'application de choix.

Bouchon (1995) s'intéressant tout particulièrement à la production ligneuse rappelle qu'en matière forestière « les modèles visent en général à rendre compte de l'influence **sur la croissance** d'un certain nombre de facteurs comme le milieu, le matériel végétal utilisé ou la sylviculture appliquée. En la matière, les gestionnaires se posent habituellement deux types de questions complémentaires :

- des questions du type « que se passera-t-il si ... » ;
- des questions du type « comment faire pour ... ».

Ces questions sont posées, pratiquement dans les mêmes termes, par d'autres catégories d'acteurs que les gestionnaires forestiers (écologistes, climatologues) et pour des peuplements plus complexes que les plantations équiennes monospécifiques auxquelles Bouchon fait le plus

souvent référence (peuplements artificiels mélangés équiennes ou inéquiennes, forêts naturelles tempérées ou tropicales) et on peut ainsi étendre ses considérations aux autres composantes de la dynamique forestière, mortalité et régénération.

De nombreux auteurs se sont penchés sur la typologie des modèles utilisés dans le domaine forestier. Une première classification, qui a souvent servi de référence, a été proposée par Munro (1974). A sa suite, citons notamment : Monserud (1975), Ek et Monserud (1975), Hann et Riitters (1982, cités par Houllier, 1992), Shugart (1984), Garcia (1986), Houllier (1986, 1992), Wan Razali (1986), Vanclay (1994, 1995), Alder (1995). Ces classifications ne divergent que sur des points de détail. Nous nous inspirons ci-dessous de l'ensemble d'entre elles pour présenter une classification aussi complète que possible, en nous limitant (i) à l'échelle du massif forestier (les modèles de type stratégique ne sont pas évoqués) ; (ii) aux modèles possédant une large base empirique, c'est-à-dire que nous avons exclu, sauf exception, les modèles typiquement à base physiologique⁴. Les exemples cités en appui sont, la plupart du temps, des modèles prenant en compte au minimum croissance et mortalité (implicitement ou explicitement) dans les peuplements.

Le premier niveau de la typologie dépend du degré de précision des variables d'état du système dont on veut prédire l'évolution dans le temps : on distingue ainsi les modèles de peuplement, les modèles de peuplement avec distribution, les modèles d'arbre et les modèles architecturaux. Cet ordre correspond, globalement :

- à un degré de précision croissant dans la description des peuplements, au fur et à mesure de l'accumulation de connaissances parfois très détaillées sur leur fonctionnement ;
- à la volonté de prendre mieux en compte la dynamique des peuplements hétérogènes et d'élargir la gamme des scénarios sylvicoles à tester ;
- à un questionnement de plus en plus diversifié, dépassant le cadre purement dendrométrique et productiviste. On assiste ainsi à un glissement progressif des modèles de prédiction vers les modèles de mécanismes, sans que l'affichage en ces termes soit toujours clair : en réalité les deux objectifs se mêlent de plus en plus souvent, constatation que faisait déjà Caswell en 1976 à propos de nombreux modèles construits en écologie ;
- à une complexité croissante de la programmation informatique et une utilisation plus intense des capacités informatiques de simulation ;

donc en partie à l'ordre chronologique, du moins si l'on considère le nombre de modèles d'un certain type développés à un instant donné. En effet, selon le type de peuplement abordé, le type de question posé et bien entendu les données disponibles, on construit encore aujourd'hui des modèles de peuplement (voir Lemoine, 1995, pour le Pin maritime des Landes par exemple) à côté du modèle SORTIE (voir § 2.2.3.2 ci-dessous).

2.2.1 - Modèles de peuplement (« whole stand models »)

Ce sont les premiers modèles utilisés par les forestiers (à partir de la deuxième moitié du XIXe siècle dans les pays tempérés), initialement sous forme de tables de production. Principale variable étudiée et prédite : le volume total du peuplement, en fonction du temps, de l'espèce ou des espèces, du site et de la densité. Au fur et à mesure de l'accumulation des informations sur

⁴ Ces modèles sont bien présentés par Deleuze (1992, 1996) et de nombreux exemples figurent dans un numéro spécial (69, 1994) de la revue *Forest Ecology and Management*.

les placettes permanentes, l'intérêt des modélisateurs s'est déplacé de l'étude des productions cumulées sur l'étude des accroissements (en volume, en surface terrière, en hauteur), faisant appel à l'utilisation d'équations différentielles. Un historique détaillé de ces modèles et un exemple d'application figurent dans Turnbull (1963), pour les peuplements mélangés. D'autres exemples plus récents, toujours pour des peuplements mélangés, sont cités par Burkhart et Tham (1992).

Pour Garcia (1994) qui les utilise dans des plantations de *Pinus radiata* en Nouvelle-Zélande, ces modèles, économes en paramètres, sont bien adaptés à la prévision de la production dans les peuplements purs équiennes.

2.2.2 - Modèles de peuplement avec distribution (« size class models »)

Savoir qu'à un peuplement donné sur une station donnée, à un âge donné, correspond un certain volume de bois sur pied, c'est bien. Savoir comment ce volume se répartit sur les différents individus de la parcelle, c'est mieux : c'est à cette préoccupation bien légitime du gestionnaire que répond l'apparition des modèles avec distribution. Le système dont on suit l'évolution dans le temps n'est plus le peuplement pris dans son ensemble, mais un groupe d'arbres « identiques », la similitude pouvant être définie selon différents critères : on peut ainsi suivre une classe de diamètre, une classe de hauteur, une classe d'âge ou même une classe de biomasse (modèles FORMIX et FORMIX2, de Bossel et Krieger, resp. 1991 et 1994, que Vanclay, 1994, classe dans les modèles de peuplement avec distribution à base physiologique. Ces modèles présentent par ailleurs de nombreuses caractéristiques communes aux « gap models » : voir plus bas).

On distingue plusieurs types de modèles de peuplement avec distribution, rapidement décrits ci-dessous.

2.2.2.1 - Modèles utilisant des fonctions de distribution (« distribution models »)

Ces modèles classés par Wan Razali (1986) ou par Houllier (1992) dans les modèles avec distribution sont en réalité, dans la plupart des cas, davantage des modèles de peuplement au sens strict (catégorie dans laquelle les range Vanclay, 1994). En effet, même s'ils requièrent des informations concernant la distribution des individus dans les classes, ce sont bien des variables caractéristiques de l'état du peuplement que l'on suit dans le temps et dont on se sert pour déduire une nouvelle distribution à un instant donné. On utilise pour ce faire différentes fonctions de densité de probabilité : les fonctions gamma, log-normale, beta ont été employées à partir des années 1960, mais la fonction de Weibull à deux ou trois paramètres, plus aisée à manipuler, s'est rapidement imposée (Ek et Monserud, 1975, Kuru et al., 1992). L'évolution de la distribution ainsi modélisée peut être calculée soit par prédiction de l'évolution des paramètres (« parameter prediction model » : Burkhart et Strub, 1974, Watts, 1988) soit par reconstitution de leur valeur (« parameter recovery model » : Kuru et al., 1992). On trouvera de nombreuses références sur ces modèles dans Wan Razali (1986), Kuru et al. (1992) et Vanclay (1994).

Les modèles utilisés par Kohyama (1991, 1992a et b) sont eux de vrais modèles de distribution. L'évolution de la répartition des individus dans chaque classe de diamètre est prédite à tout instant par un système d'équations différentielles, faisant notamment intervenir un indice de compétition traduisant le statut social des individus (analogue à l'indice « *STD* » dont nous

parlerons plus loin au chapitre 4). Ces modèles ont été appliqués à l'étude de la dynamique de forêts humides tempérées (sud du Japon) et tropicale (ouest de Sumatra).

2.2.2.2 - Tables de production structurées (« stand table projection ») et modèles matriciels (« matrix models »)

Ces modèles sont caractérisés par une structuration du peuplement en classes de taille ou d'âge généralement fixe et des lois de passage des individus d'une classe à l'autre. L'utilisation du calcul matriciel a permis de formaliser cette approche, tout en lui faisant bénéficier de propriétés intéressantes telles celles associées au calcul des valeurs et vecteurs propres des matrices.

Différentes améliorations ont été apportées aux premières applications forestières de la modélisation par les chaînes de Markov, avec l'utilisation de matrices de Usher puis de matrices de Usher « généralisées » (Vanclay, 1994) permettant de lever progressivement les contraintes imposées par les hypothèses de base⁵, mais aussi de limiter le nombre de paramètres à estimer dans les modèles. Ces approches sont abondamment décrites et documentées dans Favrichon (1995), auteur du premier modèle de dynamique forestière appliqué aux peuplements du dispositif de Paracou. Ce modèle, basé sur une matrice de Usher généralisée, est présenté en annexe 2, § 2. Nous y ferons souvent référence par la suite.

2.2.2.3 - Modèles de cohortes (« cohort models »)

La plupart du temps, la classe considérée par le modélisateur, quelle que soit sa nature, peut être résumée à un individu « type » assorti du nombre, que l'on appelle « le facteur d'expansion », d'individus qu'il représente : c'est exactement ce que, dans un autre domaine (celui de l'halieutique) Scheffer et *al.* (1995) appellent le « super-individu ». C'est l'évolution de ce super-individu que l'on suit dans le temps, à l'aide de modèles qui s'apparentent à ceux des modèles individuels.

La mortalité est traduite soit par la modification du facteur d'expansion qui entraîne l'amaigrissement du super-individu, soit par l'incrémentation d'un compteur qui, lorsqu'il atteint 1, provoque la disparition pure et simple de la cohorte. Ce système permet d'éviter la conservation de classes trop peu abondantes et la gestion du taux de mortalité (que faire quand il faut éliminer 1% de dix individus ?). Le recrutement donne lieu à l'apparition de nouvelles cohortes. Pour que le nombre de cohortes du système reste gérable, un dispositif permet de fusionner des cohortes dont les caractéristiques deviennent trop similaires.

Ces modèles sont particulièrement souples et permettent assez naturellement de passer des modèles de peuplement avec distribution aux modèles individuels par simple jeu sur le facteur d'expansion. Alder (1995) souligne que l'hétérogénéité caractéristique des forêts tropicales peut être prise en compte en découpant la zone étudiée en « petites unités de simulation » de taille réduite, chacune affectée de sa liste de cohortes. Cette pratique caractérise également les modèles individuels indépendants de la distance et les « gap models ».

Le fonctionnement général de ces modèles est très bien décrit dans Scheffer et *al.* (1995) et Alder (1995) qui a construit un tel modèle en utilisant les données du dispositif de Tapajos, situé près de Santarem au Brésil.

⁵ *Hypothèse de Markov* : la probabilité d'occurrence d'un événement ne dépend que de l'état présent du système et *hypothèse de stationnarité* : cette probabilité ne change pas avec le temps.

2.2.3 - Modèles individuels (« single tree models », « individual-based models »)

Ces modèles s'attachent à suivre le devenir des différentes caractéristiques de chaque arbre constituant le peuplement : diamètre, hauteur, dimension des houppiers, biomasse, etc. Ce faisant, ils permettent d'obtenir des informations détaillées très précieuses pour le gestionnaire concernant notamment la composition, voire la qualité, des futures récoltes potentielles. Mais leur intérêt dépasse souvent celui de la prédiction. En effet, si l'arbre fournit du bois, il n'en constitue pas moins une source de nourriture variée au travers notamment de ses feuilles, de ses fruits et de ses graines, un abri, une source de litière ou une source de gènes. C'est également un indicateur des potentialités du substrat sur lequel il se développe ainsi qu'une machinerie complexe régulatrice d'un certain nombre d'échanges entre géosphère et atmosphère. L'arbre représente ainsi le point d'intérêt commun à de nombreuses disciplines s'intéressant au fonctionnement de l'écosystème forestier. Par la quantité de données qu'ils intègrent ou sont naturellement susceptibles d'intégrer, les modèles individuels tendent de plus en plus à devenir des outils de recherche.

Les modèles individuels possèdent en commun :

- au minimum, un modèle ou un système de modèles individuels de croissance, intégrant plus ou moins explicitement l'influence de la station sur laquelle le peuplement se développe et de la compétition subie par chaque individu ;
- un ou plusieurs modèles individuels de mortalité, décrivant, pour chaque individu, une probabilité de mourir ou de survivre en fonction de différents facteurs externes ou internes ;
- éventuellement un modèle de régénération ou de recrutement décrivant l'apparition de nouveaux individus dans le peuplement en fonction de ses caractéristiques.

La plupart du temps, dans les peuplements équiennes, la régénération est parfaitement maîtrisée par le gestionnaire et sa modélisation inutile. Cette composante prend en revanche toute son importance dans les peuplements inéquiennes et plus généralement dans les peuplements naturels, lorsque les simulations sont réalisées à moyen ou long terme c'est-à-dire qu'elles dépassent le cadre de la simple prévision de la future récolte. Elle pose rapidement problème lorsque le nombre d'espèces pris en compte devient élevé.

Nous distinguons quatre types de modèles individuels, selon (i) qu'ils requièrent ou non une information sur la position géographique des individus : modèles dépendants et indépendants de la distance et (ii) le degré d'empirisme caractérisant la description des différentes composantes de la dynamique forestière, en particulier la croissance : modèles dendrométriques et fonctionnels, ces termes faisant référence à l'échelle de l'arbre. A l'échelle du peuplement, les modèles individuels peuvent être considérés comme fonctionnels à des degrés divers.

Nous revenons plus en détail sur la modélisation des différentes composantes de la dynamique forestière dans les paragraphes 2.3.1 à 2.3.3.

2.2.3.1 - Modèles indépendants de la distance

Il en existe deux grands types : les modèles dendrométriques classiques à vocation essentielle de gestion qui prédisent l'évolution de la ressource en fonction de divers scénarios sylvicoles, et les modèles de trouée (« gap models »), plus fonctionnels, à vocation plus écologique.

Les arbres pris en compte sont localisés sur des placettes de petite surface, placettes d'inventaire ou trouées de quelques dizaines ou quelques centaines d'ares, sans qu'il soit jamais fait référence à leur localisation spatiale. La compétition subie par chaque individu est exercée par l'ensemble du peuplement présent sur la placette ; elle est exprimée par l'intermédiaire de mesures de la densité et/ou du statut social de l'arbre.

Modèles dendrométriques⁶ (« distance independent models »)

Houllier (1992) souligne que ces modèles, relativement simples, « n'ont connu leur essor maximal qu'un peu après les modèles d'arbre dépendant des distances ». Ils en constituent une simplification « pragmatique », étant donné que :

- les données très détaillées nécessaires à la construction de modèles individuels dépendant des distances sont rarement collectées dans les inventaires classiques et donc rarement disponibles ;
- les modèles de croissance intégrant des données spatialisées ne sont généralement pas plus efficaces que des modèles plus simples non dépendant des coordonnées des individus.

Ces modèles sont aujourd'hui très répandus et connaissent des applications dans tous les types de peuplement. C'est à cette catégorie qu'appartiennent les grands modèles de gestion développés et utilisés en forêts mélangées par les services forestiers américains, « Stand Prognosis Model » (Wykoff et al., 1982), STEMS (« Stand and Tree Evaluation and Modeling System », Belcher et al., 1982) et TWIGS (Belcher, 1982, cité par Meldahl et al., 1988) ainsi que leurs dérivés (nombreuses références chez Murphy et Shelton, 1996) ; citons également le système CACTOS (« California Conifer Timber Output Simulator ») de Wensel et Biging (1988). Ils intègrent directement les données issues des inventaires classiques en générant éventuellement les données manquantes.

En France, on peut citer par exemple le modèle développé par Dhôte (1990, 1991) pour les hêtraies équiennes ou par Dentand (1990) pour le Pin noir d'Autriche, en Pologne le modèle de Siekierski (1991) pour des peuplements résineux mélangés inéquiennes et en Belgique le modèle de Lejeune (1996) pour des peuplements inéquiennes mélangés à base de Hêtre. En zone tropicale, notons les travaux de Alder (1979) dans des plantations de résineux exotiques d'Afrique orientale, de Wan Razali (1986) et Wan Razali et Rustagi (1988) dans les forêts mixtes à Diptérocarpacées de Malaisie péninsulaire, de Vanclay (1991a, 1991b, 1992) dans les forêts denses tropicales humides du Queensland, de Ong et Kleine (1996) dans les forêts à Diptérocarpacées du Sabah.

Nous revenons plus en détail au § 2.3.1 sur certains de ces modèles, ainsi que sur d'autres traitant spécifiquement de la croissance.

Modèles fonctionnels : modèles de trouée classiques (« gap models »)

Shugart (1984) les qualifie de modèles de *succession*, faisant référence à leur utilisation principale qui consiste à étudier l'évolution de la composition floristique des peuplements forestiers souvent sur le long terme, en fonction de facteurs variés allant des interventions sylvicoles (modèle KIAMBRAM de Shugart et al., 1990) au changement de climat (modèles

⁶ On trouve parfois, dans la littérature, le terme « tree list models », mais il peut prêter à confusion. Il désigne en effet, selon les auteurs, des modèles individuels indépendants de la distance ou des modèles de cohortes.

LINKAGES de Post et Pastor, 1996, ou FORCLIM de Bugmann, 1996), en passant par l'influence du passage répété des feux (modèle BRIND de Shugart et Noble, 1981, cités par Shugart, 1984). Le premier modèle de ce type, JABOWA, a été construit par Botkin et *al.* (1972) et a donné lieu à de nombreuses adaptations dont la plus connue est le modèle FORET de Shugart et West (1977, cités par Shugart, 1984). Liu et Ashton (1995) présentent dans leur article un arbre généalogique des modèles de trouée, construit à partir de 17 « descendants » de JABOWA et FORET (Korzukhin et *al.*, 1996, indiquent qu'il en existe plus de 30).

On trouvera un historique intéressant dans Huston (1992) et une analyse détaillée chez Bugmann et *al.* (1996) ou Franc et Picard (1997).

Les « gap models » sont tous de vrais modèles de dynamique forestière, dans le sens où chaque composante de la dynamique est explicitement modélisée et tout particulièrement la régénération, ce dernier aspect étant indispensable à la réalisation de simulations à long terme. Plus fonctionnels que les précédents dans le sens où ils intègrent une description plus fine de l'influence des différents facteurs du milieu et notamment de la lumière, ils reposent sur les concepts de « trouée », d'« éco-unité » et de « mosaïque sylvatique ». Une présentation claire de ces notions figure dans Mortier (1990) et Collinet (1993a). Schématiquement, une trouée apparaît à la suite de la chute d'un ou de plusieurs arbres ; elle fait alors l'objet, si sa taille est suffisante, d'une recolonisation par un ensemble d'individus qui vont constituer un élément du peuplement appelé « éco-unité » (Oldeman, 1990, cité par Mortier, 1990). La juxtaposition dans l'espace d'éco-unités plus ou moins âgées forme la mosaïque forestière. Les « gap models » s'attachent à suivre les arbres individuellement au sein de la trouée, au lieu de les suivre sur un plateau d'inventaire comme précédemment ; la mosaïque forestière est générée par la prise en compte simultanée de plusieurs « unités-trouée ».

Les principaux problèmes posés par ces modèles sont : (i) la détermination de la taille à prendre en compte pour les trouées. Ce point est assez critique pour l'explicitation de la compétition qui est supposée s'exercer de manière homogène dans chacune d'elles. Il est clairement discuté dans Shugart et West (1979) ; (ii) la non spatialisation des « unités-trouée » les unes par rapport aux autres : aucune trouée n'a donc d'influence sur ses voisines. Quelques exceptions cependant avec le modèle ZELIG (Smith et Urban, 1988, Urban, 1990, cités par Pacala et *al.*, 1993) et les modèles FORMIX et FORMIX2 de Bossel et Krieger (1991, 1994), hybrides entre modèles de peuplement avec distribution et « gap models », qui prennent en compte sur un hectare vingt-cinq trouées de quatre cents ares interagissant les unes avec les autres dans un environnement de simulation spatialisé. Un travail sur la spatialisation des « gap models » est également en cours à Paracou (Picard, thèse en cours) ; et (iii) la non prise en compte des phénomènes de dissémination des graines : les sources de graines sont supposées être toujours présentes et ne sont pas spatialisées (mais Pacala et *al.*, 1993, Liu et Ashton, 1996, notent que ce point a été amélioré dans les versions les plus récentes).

L'ensemble de ces caractéristiques fait des « gap models » des modèles adaptés aux formations forestières complexes (forêts naturelles, peuplements inéquiennes plurispécifiques) dans lesquelles se produisent des « remises à zéro » périodiques, artificielles ou naturelles, sur de petites surfaces.

Remarques.

Korzukhin et Ter-Mikaelian (1996) ont développé un modèle individuel indépendant de la distance reproduisant explicitement la compétition pour la lumière de manière assez semblable à ce qui est fait pour les « gaps models », mais sans aucune référence au système des trouées. Les individus étudiés sont supposés être uniformément et indépendamment distribués sur un plateau. En ce sens, leur modèle est un intermédiaire entre les deux types que nous venons de décrire.

Certains travaux utilisent l'approche « automates cellulaires » pour étudier les mécanismes de succession végétale selon une philosophie assez proche de celle des modèles de trouées. Chaque cellule porte un ensemble d'individus caractéristique d'une phase de développement de la végétation et interagit de manière simple avec les cellules adjacentes : différents types de comportements peuvent être étudiés en fonction des règles d'interaction utilisées. Une application aux forêts européennes figure dans Wissel (1991).

2.2.3.2 - Modèles dépendants de la distance (« distance dependent models », « spacially explicit models »)

Ces modèles ont été développés pour pouvoir rendre compte de manière aussi fine que possible des phénomènes locaux de compétition qui s'exercent sur chaque individu au sein d'un peuplement, avec deux buts essentiels : (i) pouvoir tester l'effet de n'importe quel type d'évènement artificiel (interventions sylvicoles variées) ou naturel (incendies, infestations diverses) survenant dans le peuplement et (ii) pouvoir rendre compte de l'extrême hétérogénéité prévalant dans certaines formations forestières. Ils requièrent au minimum une cartographie des arbres sur les placettes inventoriées ce qui constitue encore un frein réel à leur utilisation dans un contexte opérationnel.

Nous distinguerons là encore les modèles dendrométriques des modèles plus fonctionnels issus de la lignée des modèles de trouée.

Modèles dendrométriques

Ces modèles sont apparus historiquement assez tôt. Les premiers d'entre eux ont été développés dans les années 60/70, par une série d'étudiants en thèse dans différentes universités américaines : Newnham (1964) puis Lee (1967), Mitchell (1969), Lin (1970), Bella (1970), Arney (1971) et Hatch (1971) (cités par Hegyi, 1974, Shugart, 1984, Liu et Ashton, 1995). Arney (1974) justifie ainsi l'apparition et le développement de ces modèles : « (...) if we assume that forest management will intensify in the future, we will need methods that can be used to forecast the outcome of a range of alternative silvicultural strategies. The impact on tree and stand growth of spacing, density, site, defoliation, and fertilization will have to be considered. (...) What is required is an operational tree growth model and stand simulator capable of providing yield estimates for natural and managed forest stands. ».

A l'origine, les peuplements cibles étaient presque exclusivement des peuplements résineux monospécifiques et équiennes et la croissance individuelle modélisée de façon très détaillée, à partir d'une description fine de la dynamique des houppiers dans les trois dimensions. Le modèle de Mitchell (1969 sur *Picea glauca*, 1975 sur *Pseudotsuga menziesii*) en constitue une forme très achevée dans laquelle la séquence des opérations, assez représentative de ce type de

modèle, est ainsi décrite par l'auteur (1975) : « age, site quality and tree vigor → height growth → branch extension → size and shape of the crown → foliar volume → quantity and distribution of annual bole increment and subsequent height growth ». Ces travaux ont servi de base à ceux de Ottorini (1991, 1995) sur les peuplements de Douglas du nord-est de la France.

En 1974, Ek et Monserud ont publié leurs travaux sur l'un des modèles dendrométriques les plus complets existant à l'heure actuelle, pour les forêts feuillues mélangées du Wisconsin : FOREST (Ek et Monserud, 1974a et b, Monserud, 1975). Toutes les composantes de la dynamique forestière sont prises en compte, le modèle de régénération étant particulièrement détaillé. FOREST reste une référence dans de nombreux travaux de modélisation individuelle (voir par exemple l'adaptation réalisée par Hasenhauer, 1994, pour les forêts mélangées inéquiennes de Bohême) et a largement inspiré notre propre démarche. Le modèle que nous avons construit peut être considéré comme un descendant simplifié de FOREST du moins en ce qui concerne sa structure, car la mise en œuvre informatique est très différente. Les différentes composantes de FOREST sont présentées dans les Tableaux a3, a4 et a5 en annexe 6 (voir paragraphes 2.3.1 à 2.3.3 ci-dessous).

Une étape supplémentaire est franchie par Pretzsch avec le modèle SILVA (1990, cité par Courbaud, 1991 et Pretzsch, 1992a et b) développé pour les forêts mélangées à Epicéa, Hêtre et Sapin de Bavière. Les arbres sont localisés dans une matrice en trois dimensions composée de cellules ou voxels de 1m^3 , les houppiers sont représentés par des formes géométriques simples et la compétition est décrite (i) pour l'occupation de l'espace par ces houppiers et (ii) pour l'interception de la lumière compte-tenu de la présence de feuillage dans les strates surplombantes. Ce type de modèle, s'attachant à une description assez fine de l'appareil photosynthétique de l'arbre, constitue un pont entre les modèles empiriques et les modèles à base physiologique décrivant plus explicitement les mécanismes impliqués dans la photosynthèse et l'allocation des ressources conduisant à la croissance. On peut encore citer, à l'interface entre modèle empirique et modèle à base physiologique, les travaux de Courbaud (1991, 1995, 1997) et Courbaud et al. (1993) sur les pessières pures irrégulières de montagne, dans lesquels les phénomènes de compétition pour la lumière tenant compte de la disposition et de la morphologie des houppiers, ainsi que de la caractérisation dans l'espace du rayonnement incident sont pris en compte avec beaucoup de détails.

En ce qui concerne les forêts tropicales, il n'existe que très peu de réalisations opérationnelles dans cette catégorie. Un modèle du type FOREST, SYMFOR, est cependant en cours de paramétrisation par Young et Muetzelfeldt (1996) pour les forêts mixtes indonésiennes. On peut mentionner par ailleurs, en suivant l'ordre chronologique :

- le travail ponctuel réalisé par Hubbell et al. (1990) sur le dispositif de Barro Colorado Island au Panama, pour une espèce particulière, *Trichilia tuberculata* : il s'agissait pour eux de tester l'effet de l'existence d'une compétition intra-spécifique dépendant négativement de la densité sur la dynamique de cette espèce des strates supérieures, bien représentée sur le dispositif (exemple de modèle d'hypothèses au sens de Legay, 1973) ;
- un travail en cours depuis 1992 sur le dispositif de Pasoh en Malaisie péninsulaire (Liu, 1994) qui conduira à l'élaboration d'un modèle très complet du type FOREST ;
- le travail engagé par Mercier dans le cadre d'une thèse sur la dynamique d'une espèce particulière, *Carapa procera*, sur le dispositif de Paracou ;

- le travail engagé par Moravie (1995) sur le dispositif d'Uppangala en Inde, également dans le cadre d'une thèse ;
- le travail de Doligez (1996) qui a construit un modèle de recherche visant à étudier l'influence théorique de l'exploitation forestière sur la structure génétique d'une population en forêt tropicale. Ses hypothèses de base sont formulées à partir de connaissances théoriques et pratiques sur le fonctionnement de l'écosystème forestier, plus particulièrement à Paracou. Le modèle est appliqué au cas de *Carapa procera* en utilisant des données collectées sur le dispositif.

L'histoire des modèles individuels empiriques dépendant de la distance est indissociable de celle des indices de compétition : depuis les premiers travaux de Staebler en 1951, de très nombreux auteurs ont cherché à rendre compte des phénomènes de compétition entre individus pour l'accès aux ressources (lumière, eau, éléments minéraux), critiques pour l'évaluation et la modélisation de la croissance. Diverses formulations, visant à pallier les difficultés d'une approche directe des mécanismes mis en cause, ont été proposées ; elles reposent sur un certain nombre de principes, énoncés sous forme d'axiomes et de postulats par Ford et Sorrensen, dans un article très complet traitant de ce sujet (1992).

En résumé : en se développant, une plante modifie la disponibilité en ressources dans son environnement. Plus sa taille est importante, plus elle exerce d'influence sur ces ressources, dont la disponibilité est réduite pour ses voisines (fonction de la nature de la ressource et de la taille des voisines) : celles-ci s'y adaptent plus ou moins, la compétition subie pouvant éventuellement conduire à la mort. La compétition pour la lumière dans les communautés formant des strates conduit à l'étagement de ces strates. Les indices de compétition empiriques, dont nous dressons un inventaire dans Gourlet-Fleury (1992a), exploitent de façon plus ou moins sophistiquée ces différents principes.

L'échec relatif qu'ont connu la plupart des indices de compétition spatialisés dans « l'explication » correcte de la variabilité de la croissance observée sur les individus en peuplement de toute nature (Larocque et Marshall, 1988, Gourlet-Fleury, 1992a et 1992b), ainsi que les difficultés d'accès aux données nécessaires pour les construire, ont contribué au succès comparatif des modèles indépendants de la distance actuellement beaucoup plus répandus et utilisés en tant qu'outils de prédiction et de gestion.

Modèles fonctionnels

SORTIE, élaboré par Pacala, Canham et Silander (1993) est l'un des derniers descendants de JABOWA et de FORET dont il revendique clairement la paternité. Présenté par certains auteurs comme un « gap model », il s'agit en réalité d'un système entièrement spatialisé qui n'a plus en commun avec ses ancêtres qu'un aspect fonctionnel nettement plus poussé que celui des modèles dendrométriques dont nous avons parlé précédemment ; la philosophie de modélisation de la croissance, notamment, est demeurée la même. Etant spatialisé, SORTIE a résolu les trois principaux problèmes inhérents aux modèles de trouée (voir ci-dessus). La modélisation des processus de régénération est particulièrement intéressante et la méthode utilisée devrait pouvoir être adaptée au cas des peuplements que nous suivons à Paracou. Nous y revenons dans le paragraphe 2.3.3.4.

Pour mémoire et bien que leur base physiologique soit assez poussée, nous citerons encore (i) le modèle ARCADIA (Williams, 1996) développé pour décrire la dynamique à long terme de vieilles forêts mélangées du nord-est des Etats-Unis, s'inspirant de l'acquis des « gap

models » en matière de modélisation de la croissance. Dans ce modèle très complet prenant en compte de manière détaillée les processus de régénération, les individus sont localisés dans une matrice tridimensionnelle constituée de cellules « tri-hexagonales » de $1,02 \text{ m}^3$, au travers desquelles le cheminement de la lumière est décrit de manière précise ; et (ii) les modèles construits selon la « théorie écologique opérationnelle » (« ecological field theory ») (Wu et al., 1985, Pukkala, 1989) dont SPGROW (Mou et al., 1993) constitue un bon exemple. Il s'agit de l'un des rares modèles à décrire dans le détail l'évolution de tous les types de ressources disponibles pour les arbres. Conçu pour étudier sur le court terme la structuration d'une jeune plantation mixte de *Pinus taeda* et de *Liquidambar styraciflua*, SPGROW rend compte explicitement 1) de la disponibilité, pour chaque individu, des ressources présentes sur la station (lumière, eau, éléments minéraux), compte-tenu de la présence de ses voisins ; 2) de l'influence exercée par chaque individu sur ces ressources, à travers la prise en compte d'une représentation géométrique de son système racinaire et de son houppier. L'importance des informations nécessaires pour construire ce type de modèles, notamment en ce qui concerne l'architecture des systèmes racinaires, limite pour l'instant grandement leur champ d'application.

2.2.4 - Modèles architecturaux

Les variables étudiées et prédites dans ces modèles touchent aux différentes entités constitutives des plantes, à leur mise en place et leur organisation dans l'espace en fonction d'un certain nombre de critères morphogénétiques. Plusieurs approches de la question sont présentées dans Clément (1991a). L'école de Lindenmayer simule la croissance des plantes en utilisant la technique des L_systèmes (grammaires informatiques) (Clément, 1991b) ; l'équipe du laboratoire d'Analyse et de Modélisation de l'Architecture des Plantes (AMAP) du CIRAD, elle, s'appuie sur les connaissances qualitatives apportées par l'école de Hallé en architecture végétale (Hallé et al., 1978, cités par Blaise et de Reffye, 1994) : l'approche est basée sur la description du fonctionnement des bourgeons (croissance, mort, ramification) par des processus stochastiques (Blaise et de Reffye, 1994) et s'intéresse essentiellement aux arbres. Les travaux de l'Unité AMAP sont décrits en bonne partie dans Bouchon et al. (1997).

De la réalisation de maquettes d'arbres réalistes pour des applications paysagères (approche très descriptive), les chercheurs d'AMAP sont progressivement passés à une approche plus fonctionnelle en intégrant diverses connaissances sur le fonctionnement physiologique des arbres au support géométrique généré. L'étude fine des phénomènes de compétition pour l'espace, pour la lumière et pour l'eau à l'échelle des éléments constitutifs rend maintenant possible celle de leur influence sur l'accroissement en diamètre de différents individus sur une parcelle (logiciel AMAPpara, Blaise et de Reffye, 1994). Pour l'instant, les applications sont limitées à des groupes d'arbres de même âge et appartenant à la même espèce, mais l'objectif à moyen terme consiste bien à (i) simuler la croissance des arbres dans n'importe quel type de peuplement et en particulier hétérogène et (ii) à pouvoir représenter l'effet de différents traitements sylvicoles sur la production ligneuse (de Reffye et al., 1995) : un projet de ce type est en cours sur le dispositif d'Uppangala en Inde (Houllier et al., 1997).

Dans ce contexte, la modélisation de la croissance d'un arbre repose sur une accumulation considérable de données de terrain. Celle de la dynamique d'un peuplement n'est donc envisageable que pour quelques espèces très connues et très bien étudiées et la dynamique des peuplements naturels tropicaux paraît, pour quelque temps encore, hors de portée de cette approche du moins dans les milieux très diversifiés comme ceux de Paracou.

2.2.5 - Discussion

2.2.5.1 - Quelques considérations sur les niveaux de complexité

Les différents modèles que nous venons de présenter peuvent être replacés dans une grille à cinq entrées (voir annexe 6, Tableau a2) en fonction :

- du degré de fonctionnalité introduit à l'échelle de l'arbre et permettant de distinguer (notes 1 à 4 dans le Tableau a2) : (i) les modèles empiriques du type CAFOGROM (Alder, 1994, 1995) ou FOREST (Ek et Monserud, 1974a), dans lesquels les équations régissant la croissance mettent directement en relation des variables très synthétiques (croissance en hauteur ou en diamètre en fonction d'indices de compétition empiriques) ; (ii) les modèles « semi-empiriques » du type de celui de Mitchell (1969, 1975) ou SILVA (Pretzsch, 1992a et b) dans lesquels la croissance en diamètre d'un individu est reconstituée à partir de l'évolution d'éléments du houppier, cette évolution étant elle-même décrite de manière empirique ; (iii) les modèles fonctionnels du type « gap models » dans lesquels on modélise plus précisément la diffusion de la lumière et son impact sur le houppier, sans entrer dans le détail des mécanismes impliqués dans la photosynthèse et l'allocation des ressources carbonées dans l'arbre et (iv) les modèles davantage à base physiologique du type FORMIX ou FORMIX2 (Bossel et Krieger, 1991, 1994), SPGROW (Mou et *al.*, 1993) ou ARCADIA (Williams, 1996). Nous renvoyons aux travaux de Deleuze (1992, 1996) pour des détails sur ce type de modèle ;
- de la manière dont on exprime la pression environnementale subie par chaque arbre : (i) tous les individus sont « logés à la même enseigne » et la compétition est exprimée par des indices simples de densité, indépendants de la distance (cf. Gourlet-Fleury, 1992a). Il s'agit des « *i-state distribution models* » selon la terminologie de Metz et Diekmann (1986), cités par Caswell et John (1992) ; (ii) les arbres sont soumis à des conditions locales variables et la compétition est exprimée par le biais d'indices dépendants de la distance qui peuvent être très complexes : « *i-state configuration models* ». Ce premier critère distingue les modèles potentiellement applicables aux milieux hétérogènes des autres ;
- de la manière dont on explicite la disponibilité en ressources dans le milieu. En effet, l'accès d'un individu aux ressources dépend à la fois de la manière dont il occupe son espace (« zone d'influence », « espace vital », etc., voir Gourlet-Fleury, 1992a), de la compétition exercée par ses voisins, mais aussi de la quantité de ressources disponibles dans l'environnement. On distingue ainsi les modèles dans lesquels (i) ressources disponibles, occupation de l'espace et compétition sont agrégés au sein d'indices de compétition indépendants ou dépendants de la distance ; (ii) la disponibilité de la ressource lumineuse est explicitement prise en compte, de manière globale, au travers de la loi de Beer-Lambert ou (iii) de manière plus détaillée par analyse des rayons lumineux directs et diffus provenant de l'environnement, avec éventuellement discrétisation de l'hémisphère céleste ; (iv) les autres ressources, eau et éléments minéraux sont également pris en compte ;
- de la ou des variables caractérisant les individus suivis : (i) hauteur, diamètre ou surface terrière, volume ou biomasse ; (ii) variables précédentes auxquelles s'ajoute une description plus ou moins synthétique du houppier (largeur et/ou hauteur) ; (iii) affinement par prise en considération d'une matrice cubique au sein de laquelle se développe l'individu : dans ce cas on suit, au sein de chaque voxel, un volume foliaire dont la mise

en place peut se faire selon des règles plus ou moins complexes et réalistes. Ce critère comme le précédent distingue les modèles purement dendrométriques de modèles plus fonctionnels, à haut potentiel d'intégration de processus physiologiques. Il distingue également, pour les forestiers, les modèles à vocation prévisionnelle de modèles à vocation plus spécifique de recherche ;

- des objectifs poursuivis par les auteurs des modèles. Ils sont essentiellement de trois ordres : (i) objectifs de prévision de la production ligneuse à courte ou moyenne échéance en terme de quantité de produits, mais aussi et de plus en plus de qualité, en fonction de différents scénarios : sylvicoles, climatiques, épidémiologiques ou autres ; (ii) objectifs de prévision de l'évolution de la composition floristique à moyen et long terme en fonction des mêmes scénarios. Les modèles concernés comportent généralement un sous-modèle de recrutement ou de régénération, parfois très détaillé comme dans le cas des modèles de trouée ; (iii) objectifs de compréhension : modèles d'hypothèses et de mécanismes. Ces objectifs peuvent être recherchés simultanément.

Chacun des points ci-dessus évoqués comporte un gradient de complexification cohérent avec celui que nous avons déjà évoqué à propos de la classification générale des modèles de dynamique forestière. Cette complexification, visant à une représentation plus réaliste du fonctionnement des peuplements forestiers à l'aide de modèles moins empiriques et plus fonctionnels que ce soit à l'échelle du peuplement ou à celle de l'arbre, poursuit un double but :

- gagner en généralité. Les modèles empiriques sont plutôt des modèles précis, bien adaptés à la prédiction de la production forestière et donc de précieux outils pour l'aménagement forestier mais ils sont largement dépendants (i) de l'existence de gros jeux de données permettant de les calibrer et (ii) de l'existence de conditions d'environnement stables, identiques à celles qui prévalaient au moment de la collecte de ces données. Ils offrent donc des possibilités d'extrapolation limitées dans l'espace, dans le temps lorsque les conditions environnementales changent (et elles changent : Pretzsch, 1992c, Phillips et Gentry, 1994, Loehle et Leblanc, 1996) et dans le type de scénarios qu'il est possible de tester avec eux. Le passage à des modèles plus fonctionnels basés sur la description des mécanismes fondamentaux régissant croissance, mortalité et régénération permet de s'affranchir, pour une bonne part, de ces contraintes (Levin, 1992, Mohren et Burkhardt, 1994, Deleuze, 1995, Korzukhin et al., 1996), à condition bien sûr que les mécanismes pris en compte et décrits soient pertinents (voir notamment Reynolds et Acock, 1985 et Loehle et LeBlanc, 1996) ;
- gagner en compréhension sur le fonctionnement du système (Deakin, 1989, Ekschmitt et Breckling, 1994, Grimm, 1994, Pavé 1994). Ce point est parfois dissocié du précédent dans les objectifs affichés (Hubbell et al., 1990) même s'ils sont fondamentalement convergents.

La complexification a un coût, puisqu'elle se traduit le plus souvent (i) par une plus grande difficulté de validation des sous-modèles dont les paramètres sont généralement difficiles à estimer à partir de données de terrain et sont fournis par la littérature (Mohren et Burkhardt, 1994, Korzukhin et al., 1996) ou du modèle lui-même, dont la complexité devient telle que n'importe quelle observation peut être reproduite en modifiant légèrement fonctions et/ou valeurs des paramètres (Murdoch et al., 1992) ; (ii) par une perte en précision des prédictions (Bruce et Wensel, 1988, Levin, 1992, Mohren et Burkhardt, 1994, Dunning et al., 1995, Korzukhin et al., 1996). Ces considérations rejoignent celle de Levins (1966, cité par Burkhardt et Tham, 1992) selon lequel on ne peut simultanément viser « generality, reality and

precision » lorsque l'on construit un modèle. Il semble cependant que cette affirmation devienne de plus en plus contestable avec les progrès réalisés dans le domaine des modèles à base physiologique dont l'ambition ne se limite plus à appartenir à la catégorie « tools to increase knowledge » (Deleuze, 1995, Korzukhin *et al.*, 1996, et nombreux exemples concrets dans le numéro 69 (1994) de la revue *Forest Ecology and Management*).

Notons qu'il existe un débat entre partisans de la construction de systèmes de plus en plus réalistes (« (...) la simulation du fonctionnement d'un écosystème dans toute sa complexité n'a pas encore vu le jour. C'est théoriquement possible et il n'y a aucun doute que l'on parviendra à proposer rapidement des simulations intégrant un grand nombre d'espèces et de facteurs, atteignant un degré de réalisme satisfaisant. », Coquillard et Hill, 1997) et chercheurs pour lesquels un modèle n'a d'intérêt que s'il est « understandable, manageable and able to be fully explored » (Grimm, 1994). Ce dernier auteur affirme notamment : « Many creators of system models consider a system to be a good point of departure. They hope to be able to reproduce their system on a computer (the unrealizable dream of all natural scientist), in order then to perform experiments using this surrogate. (...) this method cannot lead to success. ». Ce débat recouvre celui qui oppose tenants de l'approche réductionniste et tenants de l'approche holistique en écologie (Lomnicki, 1992). Il existe cependant de nombreux auteurs pour reconnaître qu'il est déplacé et que l'avenir appartiendra vraisemblablement aux modèles « hiérarchiques », privilégiant l'analyse systémique et capables d'emboîter différentes échelles d'approche en allant de la plus détaillée à la plus synthétique (voir paragraphe suivant).

2.2.5.2 - Quelques considérations sur les problèmes d'échelle

Les différents points que nous venons d'évoquer sont difficilement dissociables des problèmes liés aux échelles d'étude, spatiale et temporelle. D'une manière générale, on associe modèles stratégiques / empiriques / déterministes aux échelles globales et modèles fonctionnels / mécanistes / stochastiques / à base physiologique aux échelles locales, « global » et « local » caractérisant aussi bien l'espace que le temps. Objectifs poursuivis, niveau d'organisation étudié, échelles de temps et d'espace concernés et type de modèle construit sont ainsi plus ou moins liés (voir par exemple Houllier et Millier, 1995). Citant Ludwig *et al.*, (1978), Levin (1992) souligne : « Just as we would not seek to build a model of human behavior by describing what every cell is doing, we cannot expect to model the dynamics of ecosystems by accounting for every individual, or for every species ». De même, DeAngelis et Rose (1992) reconnaissent-ils : « An i-space configuration is likely to be more appropriate for short-term predictions at which fine-scale detail (...) can play an important role. Long-term data generally consist of highly aggregated quantities (...) collected at relatively long intervals making the i-space distribution approach more appropriate. ».

Il convient d'insister sur le terme « plus ou moins lié ». En effet, s'il est clair que des modèles à base physiologique très détaillés comme ceux de Mou *et al.* (1993) ou Zhang *et al.* (1994) sont construits pour travailler à l'échelle de la (petite) parcelle et de l'année, on peut vouloir s'intéresser à la dynamique d'un même peuplement, sur des échelles d'espace identiques, avec des objectifs proches en l'abordant à des niveaux très différents : peuplement avec classes ou cohortes, trouée ou placette, arbre, compartiments de l'arbre, volume foliaire. Ainsi, les modèles de Alder (1994), de Favrichon (1995), de Bossel et Krieger (1994), de Shugart *et al.* (1980), de Wykoff *et al.* (1982), de Ek et Monserud (1974a) et les modèles évoqués par Deleuze (1995) ont-ils tous comme objectif principal le test de l'effet de scénarios sylvicoles sur

la production ligneuse à plus ou moins court terme, même s'ils diffèrent grandement dans leurs potentialités d'extrapolation et dans leur précision.

Les travaux sur le modèle SORTIE (Pacala *et al.*, 1993, 1996, Ribbens *et al.*, 1994) nous paraissent également illustrer une tendance paradoxale, compte-tenu du schéma esquissé au premier paragraphe : issu des « gap models » et conçu pour étudier la dynamique des successions végétales, ce modèle fournit des prédictions à long terme (1000 à 2000 ans) à partir d'une description extrêmement détaillée du peuplement, spatialisé de la plantule jusqu'à l'arbre adulte ce qui représente environ 6000 individus/ha, et des processus physiologiques intervenant dans la croissance. L'échelle spatiale, allant de quelques hectares à 1 km², n'est limitée que par les capacités machine utilisées (Pacala *et al.*, 1993). Or, le fait même de travailler sur le long terme implique que les peuplements simulés seront soumis à des changements climatiques et Loehle et LeBlanc (1996) insistent sur le fait que ce type de modèle ne pourra pas faire l'économie d'une intégration beaucoup plus détaillée des mécanismes physiologiques fondamentaux (cycle du carbone notamment) s'il veut pouvoir fournir des prédictions correctes. On se trouve là confronté à une situation dans laquelle, pour mieux prédire l'évolution à une échelle globale, il faut décrire mieux et davantage à l'échelle locale ce qui peut paraître contradictoire avec la citation de Levin (1992).

La contradiction n'est bien sûr qu'apparente. Le problème posé par SORTIE est celui du changement d'échelle et de l'opportunité de l'intégration au sein d'un même modèle du maximum d'informations allant du local au global. Dans son article « The problem of pattern and scale in ecology », Levin (1992) insiste ainsi à plusieurs reprises sur la nécessité absolue de rechercher les bonnes échelles d'agrégation de l'information, condition indispensable pour passer d'une échelle à l'autre de manière pertinente : « To scale from the leaf to the ecosystem to the landscape and beyond (...), we must understand how information is transferred from fine scales to broad scales, and vice-versa. We must learn how to aggregate and simplify, retaining essential information without getting bogged down in unnecessary detail. ». Pour cela, Levin défend l'utilisation des modèles : « The essence of modeling, is, in fact, to facilitate the acquisition of this understanding, by abstracting and incorporating just enough detail to produce observed patterns. ». Ce n'est pas en incorporant toujours davantage de détails dans un modèle que l'on progressera dans cette recherche, mais en articulant, en emboîtant différents types de modèles travaillant à différentes échelles. Ce point de vue, partagé par de nombreux auteurs (Clark, 1992, Murdoch *et al.*, 1992, De Roos et Sabelis, 1995, Dunning *et al.*, 1995, Pacala et Deutschman, 1995, Luan *et al.*, 1996, Pacala *et al.*, 1996) transparait dans certaines tentatives de couplages de modèles de type différent (couplage arbre/peuplement chez Dhôte, 1990, arbre/peuplement/écosystème chez Clark, 1992, couplage du modèle SORTIE avec des modèles plus globaux de type « raster », Levin, 1992, liaison « gap model » / « modèle matriciel » chez Acevedo *et al.*, 1995, 1996) et se trouve parfaitement illustré dans le modèle FORDYN (Luan *et al.*, 1996) qui incorpore quatre niveaux hiérarchiques :

- 1) le niveau peuplement, traitant de la croissance, de la mortalité et du recrutement à l'échelle de l'arbre ;
- 2) le niveau arbre, traitant de l'allocation journalière de la biomasse aux différents compartiments aérien et souterrain ;
- 3) le niveau « compartiments » (feuilles), traitant de la photosynthèse et de la respiration à l'échelle horaire ;
- 4) le niveau cellulaire, traitant du cycle du carbone à l'échelle de la seconde.

Le modèle est conçu pour que l'utilisateur accède directement au niveau qui l'intéresse compte-tenu des données dont il dispose et des objectifs qu'il poursuit. Ce type de modèle hiérarchique nous paraît particulièrement pertinent et nous semble constituer un objectif à atteindre dans le domaine de la dynamique des peuplements naturels tropicaux (sans préjuger des niveaux d'organisation à intégrer).

Il existe un point commun « évident » à tous les types de modèles de dynamique dont nous avons parlé jusqu'ici, qu'ils aillent jusqu'à décrire le cycle du carbone dans la cellule ou qu'ils traitent directement de l'évolution de la surface terrière à l'échelle de la parcelle voire du grand massif forestier : c'est l'arbre, qui constitue une articulation naturelle entre les différentes échelles de travail. Construire des modèles à l'échelle de l'individu (végétal ou animal) présente ainsi, pour Murdoch et *al.* (1992) un double avantage : « First, they are potentially eminently testable (a) because they are natural vehicles for incorporating detailed mechanisms that can be examined experimentally, (b) because their parameters and functions typically can be estimated directly and (c) because they make more detailed predictions of population behavior and there are therefore more points at which to compare the model against reality, in contrast with unstructured models. Second, individual-based models lend themselves to sequential removal of detail in a process of progressive simplification ». Mullon (1995), après avoir remarqué qu'il existe peu de cas de transferts d'échelle réussis dans le domaine de la recherche appliquée, reconnaît que les modèles de la Vie Artificielle et notamment les « Systèmes Multi-Agents » (appliqués à la forêt, ces SMA peuvent être considérés comme une « forme moderne des modèles d'arbres dépendants des distances » d'après Houllier, 1995. Nous revenons sur les « SMA » dans le chapitre 7) qui mettent en jeu des individus dotés d'un certain nombre de facultés, peuvent être une voie pour aborder le transfert d'échelle, en privilégiant une approche ascendante des individus au système. La même analyse est faite par Kawata et Toquenaga (1994). Cela n'exclut bien entendu pas l'approche descendante : « We should not abandon the distribution approach, but use it as a starting point for developing the more detail-rich configuration models that may often be needed. The boundary region between the areas of applicability of the two approaches should be a rich area for study. » (DeAngelis et Rose, 1992).

Ainsi, la construction d'un modèle hiérarchique de dynamique forestière passe, à un moment ou à un autre, par la construction d'un modèle d'arbre, clé du passage de la cellule et/ou de la feuille et/ou du houppier au peuplement, clé du passage du domaine de la recherche au domaine de la gestion. Notons qu'à ces divers titres, il nous paraît inévitable que cette catégorie de modèle comporte à la fois des aspects « modèle d'hypothèses / de mécanismes » et des aspects « modèle de prédiction ».

2.2.5.3 - Avantages et inconvénients des modèles individuels dépendants de la distance

Après avoir évoqué le rôle clé que peuvent jouer les modèles d'arbre, il nous paraît important (i) d'expliquer pourquoi la spatialisation de ces modèles nous semble fondamentale et (ii) d'établir les inconvénients pratiques que soulève cette approche.

Différents types d'arguments militent en faveur de l'utilisation de modèles spatialisés dans les milieux hétérogènes comme celui qui nous intéresse ici ; ils sont de nature théorique et pratique.

Considérations théoriques

La modélisation en écologie comme dans tout autre domaine impose des hypothèses simplificatrices. L'une des plus importantes, souvent utilisée, consiste à supposer que tout ou partie des individus d'une population peuvent être considérés comme identiques et représentés par une variable de base comme l'effectif de la population ou d'une classe de la population. DeAngelis et Gross (1992), à la suite de Huston et *al.* (1988) indiquent que cette hypothèse transgresse deux principes de base de la biologie : « The first tenet is that biological individuals are unique, differing from each other physiologically and behaviorally, depending on their specific genetic and environmental influences. (...) The second tenet transgressed is that of « locality », which means that a given organism is primarily affected only by other organisms in its spatial-temporal neighborhood ».

Le principe de « locality » est opposé à celui de « mixing ». Si l'on peut dans certaines conditions considérer que l'hypothèse de « mixing » est vraie notamment dans les populations animales, il est un cas dans lequel cette hypothèse ne peut à l'évidence être posée sans risques, c'est celui des êtres fixés à leur substrat et notamment des végétaux (DeAngelis et Rose, 1992, Venable et Brown, 1993). Le risque est d'autant plus grand que le milieu dans lequel chaque individu se développe est hétérogène, à la fois du point de vue du substrat, de la structure et de la composition spécifique : « This imperfect mixing within populations is even more important for plant communities consisting of many species populations. Each plant is exposed to a unique set of circumstances, a factor that has implications for the preservation of diversity in natural communities. ». Or, hétérogénéité locale, compétition (notamment de type « contest », c'est-à-dire dans laquelle les individus les plus gros et/ou les plus forts s'approprient les ressources), co-existence, diversité et stabilité (ou instabilité) des écosystèmes sont liées à des titres divers (Lomnicki, 1992, Ekschmitt et Breckling, 1994, Tilman, 1994, Roberts et Gilliam, 1995, Barbault, 1995, Uchmanski et Grimm, 1996). Dans ce contexte, la non prise en compte de l'hétérogénéité locale dans un modèle constitue une hypothèse forte.

Huston et *al.* (1988) insistent sur l'importance du traitement des interactions locales entre individus, qui « have consequences that are propagated through positive feedbacks to produce complex patterns at large scales ». DeAngelis et Rose (1992) donnent ainsi l'exemple d'une population de poissons dont la croissance individuelle est corrélée positivement à la taille initiale de chaque individu et à la rencontre aléatoire de proies. Quelques individus chanceux acquièrent rapidement une croissance supérieure à celle des autres, qui s'auto-entretient au cours du temps et pénalise le reste de la population (en compétition locale pour les mêmes ressources). Une analogie peut être faite avec les gros arbres dans un peuplement hétérogène en ce qui concerne la compétition pour la lumière. Les conséquences de la prise en compte des interactions locales sur la genèse de structures complexes globales ont par ailleurs été largement discutées par les utilisateurs d'automates cellulaires (Wissel, 1991, Phipps, 1992, Auger, 1995, Franc et *al.*, 1995).

De nombreuses études ont montré que « la spatialisation d'un modèle n'est pas triviale mais peut au contraire modifier de manière importante ses propriétés. » (Auger, 1995). Ainsi l'auteur reprend-il l'exemple du modèle hôte-parasite dont la version non-spatialisée est instable, c'est-à-dire qu'elle conclut à l'extinction des deux espèces après des oscillations de forte amplitude dans les effectifs des populations alors que la version spatialisée, autorisant hôtes et parasites à se déplacer dans l'espace, rend le modèle stable sous certaines conditions (voir également Tilman, 1994). Venable et Brown (1993), citant différents auteurs, concluent que « Even different

spatial distributions with the same overall density can have dramatically different consequences for population dynamics ». Dans une étude théorique comparant l'efficacité relative de trois modèles individuels dépendant ou non-dépendant de la distance (prédiction de l'accroissement en surface terrière d'un peuplement mélangé en forêt bavaroise) Pretzsch (1995) montre que : « position-independent prognostic models, given regular spatial patterns, and position-dependent ones show similar stand increments. With increasing clustering, however, position-independent increment models lose their validity and produce considerable errors in estimating the stand increment ». L'étude théorique réalisée par Pukkala (1989) va dans le même sens. On peut enfin évoquer les résultats obtenus par Pacala et Deutschman (1995) qui comparent le comportement à long terme d'un peuplement modélisé par le système SORTIE et par deux versions non spatialisées de ce modèle : ils concluent que la prise en compte de la dimension spatiale est fondamentale (i) dans le maintien du stock de biomasse à un niveau réaliste et (ii) dans le maintien de la dynamique des successions végétales.

Considérations pratiques

Nous faisons ici plus spécifiquement référence au cas guyanais, mais les arguments avancés sont pour tout ou partie transposables à d'autres milieux hétérogènes.

Possibilité de liaison avec d'autres disciplines s'intéressant à l'arbre spatialisé.

Un exemple concret nous est fourni par le travail de Doligez (1996) à Paracou. Pour pouvoir étudier l'influence potentielle de l'exploitation forestière sur la structuration génétique au sein d'une population, elle a construit un modèle individuel spatialement explicite de la dynamique d'une espèce virtuelle (appliqué par la suite au cas de *Carapa procera*) en simplifiant à l'extrême la description des différentes composantes de cette dynamique. Ceci lui permet de travailler à grande échelle, 64 ha à 9980 ha en l'occurrence, sans être pénalisée par des temps d'exécution trop importants. L'utilisation d'un modèle d'arbre dépendant de la distance comme celui que nous avons construit est tout à fait possible pour réaliser exactement le même type de travail, mais en pratique le temps machine nécessaire pour travailler à de telles échelles serait prohibitif, l'essentiel des calculs portant par ailleurs sur une majorité d'arbres n'appartenant pas à l'espèce étudiée. Cela dit, le modèle de Doligez repose sur des hypothèses fortes du type : absence d'influence du peuplement environnant et pas de compétition, trouées réparties de manière suffisamment homogènes dans l'espace et dans le temps pour ne pas influencer la dynamique de la population, chevauchement très simplifié des générations avec structure en classes d'âge uniforme et règles de passage très simples d'une classe à l'autre, pas de liaison entre le taux de recrutement des reproducteurs et l'intensité ou la fréquence de l'exploitation, valeurs théoriques attribuées aux distances de pollinisation et de « dissémination effective » de reproducteur à reproducteur, etc. L'influence ou la plausibilité de telles hypothèses pourraient fort bien être testées avec un modèle comme le nôtre.

Possibilité d'étude des répartitions spatiales. Faisant suite aux premiers travaux de Cabrera-Gaillard et Gignoux (1989), Deschères (1991), puis Doligez (1996) sur la répartition spatiale de quelques espèces à Paracou et sur les blocs des inventaires papetiers ONF/CTFT (réalisés dans les années 1970 en Guyane française, voir Valeix et Mauperin, 1990), l'étude systématique de Collinet (1997) portant sur 28 taxons « structurants » parmi les mieux représentés sur le dispositif a montré que 90% d'entre eux présentaient une répartition de type agrégatif. L'échelle à laquelle se constituent les agrégats peut être mise en parallèle avec le mode de dissémination des graines, mais l'auteur montre que la logique n'est pas toujours respectée et que d'autres facteurs interviennent nécessairement dans la genèse des répartitions existantes,

particulièrement des agrégats de petite taille. Elle conclut ainsi : « Une attention toute particulière pourrait être portée sur la dynamique spatio-temporelle des agrégats et des plaques, qui suscite de nombreuses interrogations. L'agrégation peut concerner quasiment tous les modes de dissémination, seule l'endozoochorie par les plus petits vertébrés (chauves-souris et oiseaux) aboutissant rarement à ce genre de structure. Quels que soient les autres modes de dissémination et la situation des agrégats (...) certains mécanismes doivent nécessairement intervenir pour maintenir la taille des agrégats, c'est-à-dire empêcher leur « étalement » par régénération, ce qui conduirait à terme à une colonisation complète et homogène du milieu, et à la disparition des structures agrégatives (...). Par ailleurs, l'évolution dans le temps de ces structures reste inconnue ; il doit être envisagé que les agrégats et les plaques « se déplacent » au cours des générations, grâce à une localisation différentielle du recrutement (...). ». En ce qui concerne *Dicorynia guianensis*, première espèce exploitée en Guyane et caractérisée par une répartition complexe en petits agrégats (rayon d'environ 50 m) eux-mêmes agrégés en plaques d'à peu près 140 m de rayon (Collinet, 1997), cette hypothèse est privilégiée par Deschères (1991), alors que Kokou (1992) milite pour un « éclatement » à partir d'un agrégat originel.

Seules des simulations réalisées à l'aide de modèles individuels spatialement explicites peuvent permettre d'étudier ces questions de manière plus approfondie. Au-delà de l'intérêt théorique qu'elles suscitent, leur intérêt pratique ne peut être négligé : on ne sait rien de l'influence à moyen ou long terme qu'aura la pression de l'exploitation forestière actuelle sur la dynamique des populations à répartition bien typée comme *Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea*, *Eperua falcata* ou *Vouacapoua americana*.

Possibilité de simulations d'interventions sylvicoles complexes. Une étude théorique concernant les modes d'intervention sylvicoles après exploitation, menée par Gourlet-Fleury (1992b) sur le dispositif de Paracou a montré que les éclaircies menées suivant des règles systématiques comme dans les traitements 2 et 3 :

- étaient, à coût identique (= effort de dévitalisation), moins efficaces et intéressantes⁷ que des éclaircies plus souples orientées vers le peuplement d'avenir, les résultats variant en fonction de la définition de ce peuplement (espèces prioritaires à favoriser, etc.) et de sa densité ;
- pouvaient avoir, à moyen terme, une influence importante sur l'évolution de la composition floristique du peuplement résiduel.

Ces résultats montrent qu'il est important de ménager la possibilité de tester l'influence sur la dynamique forestière à court, moyen et long terme, de scénarios sylvicoles variés allant de l'éclaircie systématique des peuplements à l'éclaircie sélective pied à pied, voire une combinaison des deux comme le tente actuellement l'ONF dans ses forêts expérimentales de Risquetout et d'Organabo (ONF, 1996). Là encore, seul un modèle de type individuel spatialisé pourra, à terme, aider le gestionnaire dans ce type de démarche.

⁷ Les termes « efficacité » et « intérêt » sont définis de la manière suivante : efficacité = nombre de voisins gênants éliminés / nombre de voisins gênants total autour des arbres d'avenir ; intérêt = nombre de voisins gênants éliminés / nombre total d'arbres éliminés.

Les inconvénients de l'approche individuelle spatialisée

Ils sont essentiellement de quatre ordres.

- Ces modèles sont lourds à construire, en terme de données indispensables à leur calibration.

Les données doivent être spatialisées, ce qui nécessite au minimum une cartographie des individus. Même si l'effort à fournir pour localiser les arbres sur des placettes expérimentales en forêt aménagée n'est pas forcément prohibitif (Reed *et al.*, 1989), ce type d'information, non collecté dans les inventaires classiques, limite fortement les possibilités d'utilisation de cette approche.

S'il est relativement aisé de calibrer des modèles de croissance, voire de mortalité, un vrai problème se pose en ce qui concerne les modèles de régénération lorsque le nombre d'espèces présentes dans le peuplement devient important. Travailler dans un système spatialisé impose en effet d'être capable de faire apparaître, à un moment donné et à un endroit donné un individu appartenant à une espèce ou, plus raisonnablement, à un groupe d'espèces donné. Force est de reconnaître qu'en milieu tropical et plus particulièrement en Guyane, si de nombreuses connaissances existent sur la phénologie des espèces, les interactions plante/animal et leur impact sur la dissémination et la germination des graines ou la survie des plantules (voir par exemple Sabatier, 1983, Forget, 1988, Loubry, 1994, Charles-Dominique, 1995), elles sont souvent qualitatives, partielles et éparées, de toute façon non utilisables pour une implémentation dans un modèle tel que celui que nous voulons construire sans un important travail de synthèse et de mise en forme préalable. Différentes manières de « passer outre » sont bien sûr envisageables, nous y revenons au § 2.3.3.

- Lomnicki souligne (1992) qu'il est difficile de décrire de façon pertinente le partitionnement des ressources entre individus, et virtuellement impossible lorsque ces individus sont des plantes du moins en ce qui concerne l'eau et les éléments minéraux. De fait, dans la plupart des modèles individuels sauf lorsqu'ils sont à base physiologique, ce partitionnement est approché de manière empirique par l'intermédiaire d'indices de compétition dont l'efficacité reste généralement limitée. Nous n'échapperons pas à cette règle au cours de ce travail, des possibilités d'amélioration importantes subsistant toutefois dans ce domaine : le partitionnement de la ressource « lumière » peut, elle, être approchée de manière efficace comme l'ont montré Pacala *et al.* (1993, 1996) ou Courbaud (1997).
- Le comportement de ces modèles est relativement difficile à analyser. Il n'existe pas, contrairement à des modèles plus simples de peuplements basés sur des systèmes d'équations différentielles ou des matrices de passage, d'outils mathématiques permettant d'établir leurs propriétés et d'analyser simplement leur sensibilité aux différents paramètres en jeu (Lomnicki, 1992, Murdoch *et al.*, 1992, Houllier, 1995). L'étude de leurs propriétés repose lourdement sur les simulations numériques et le nombre de paramètres impliqués, de même que les nombreuses interactions simulées, tendent à opacifier l'identification des liens de cause à effet.
- Enfin, l'incertitude liée aux estimations des paramètres se propage à travers le modèle et peut conduire à des anomalies de fonctionnement global, comme cela est montré par Pacala *et al.* (1996) sur le modèle SORTIE. Ils soulignent ainsi : « (...) the model is probably not so far from the limit of complexity where most predictions evaporate because of sampling uncertainty. » ; « As the number of parameters grows, the likelihood

increases that an unlucky parameter estimate will cause unreasonable large-scale behavior ».

Les inconvénients liés à l'approche individuelle spatialement explicite ne nous ont pas paru contrebalancer suffisamment les avantages que présente, sinon l'utilisation, du moins l'élaboration de tels modèles. Nous faisons le point en conclusion de ce chapitre.

2.3 - Le traitement des différentes composantes de la dynamique forestière dans les modèles individuels

En nous limitant toujours aux modèles de dynamique à large base empirique, nous envisagerons successivement la modélisation individuelle de la croissance, de la ou des mortalités, puis celles du recrutement et de la régénération. A noter que de très nombreux points communs existent, notamment en ce qui concerne la croissance, entre modèles individuels spatialisés, non spatialisés et modèles de cohortes.

2.3.1 - Modélisation de la croissance

Il n'existe pas de différence fondamentale dans la manière de modéliser la croissance d'un peuplement ou d'un individu. Ainsi que le rappelle Pavé (1994) : « L'une des caractéristiques essentielles des êtres vivants, et plus généralement des systèmes vivants, est d'assurer leur propre croissance en transformant en biomasse des éléments puisés dans le milieu environnant. Les sources d'énergie nécessaires à cette transformation sont, d'une part des éléments chimiques du milieu (...), d'autre part des sources physiques (lumière et/ou chaleur). (...) Tous les niveaux d'intégration peuvent être examinés de ce point de vue, des populations macromoléculaires aux peuplements et aux écosystèmes, en passant par les cellules, organismes et populations. ». Par ailleurs, Zeide (1993) note : « Growth results from the interaction of two opposing forces. The positive component, most vividly manifested in expansion of an organism, represents the innate tendency toward exponential multiplication. This component is associated with biotic potential, photosynthetic activity, absorption of nutrients, constructive metabolism, anabolism, etc. The opposing component represents the restraints imposed by external (competition, limited resources, respiration, and stress) and internal (self-regulatory mechanisms, and aging) factors. Those factors that adversely affect growth have been referred to as environmental resistance, destructive metabolism, catabolism, respiration, and so on. »

Ce concept, déjà formulé par Bertalanffy (1957, cité par Zeide, 1993) à propos de la croissance animale et notamment repris par Richards (1959, cité par Zeide, 1993) remonte à la fin du XIXe siècle : Zeide l'attribue à Spencer (1898). Il est d'importance, car il sous-tend l'utilisation largement répandue d'une catégorie de modèles mathématiques particuliers que sont les modèles sigmoïdes, utilisés à tous les niveaux d'intégration cités par Pavé (1994). Outre le fait, évidemment important, que ces modèles s'ajustent généralement bien aux données de croissance, leur intérêt principal réside dans le fait qu'ils font dépendre cette croissance d'un terme positif contrebalancé par un terme négatif, censés représenter respectivement les deux processus antagonistes d'anabolisme et de catabolisme. Ils contiennent ainsi, implicitement, une dimension explicative (voir Pavé, 1994, qui réalise une interprétation fonctionnelle de ces modèles en utilisant le formalisme des réactions chimiques). L'historique, la présentation et l'utilisation de tout ou partie de ces modèles sont présentées notamment dans Turnbull (1963), Lebreton et Millier (1982), Jolivet (1983), Cusset (1991). Une présentation très complète est

réalisée par Abidi (1991, dans le cadre d'une application à la croissance staturale chez l'être humain) et par Zeide (1993, dans le cadre de la croissance des plantes).

Nous avons classé les modèles de croissance individuels rencontrés en trois catégories (voir Tableau a3 en annexe 6):

- modèles linéaires polynômiaux, reposant sur une relation totalement empirique entre variables expliquées et variables indépendantes. Ces modèles présentent les avantages et les inconvénients de l'empirisme pur : ils sont précis, peu « généraux » et peu « explicatifs » ;
- modèles de type sigmoïde « simples » dans lesquels l'expression de la compétition pour les ressources est implicite ;
- modèles de type « *potentiel*réducteur* » basés sur une hypothèse fonctionnelle sous-jacente plus complète (Hahn et Leary, 1979 ; Leary et Holdaway, 1979 ; Ek et Dudek, 1980 ; Martin et Ek, 1984, qualifient ces modèles de « semi-empiriques »). Dans ce cas, la croissance est décrite explicitement comme une fonction des potentialités intrinsèques de l'individu, modulées par l'influence de son environnement qui prend généralement la forme d'une compétition pour différentes ressources.

En pratique, le « *potentiel* » exprimé sous forme polynômiale ou sigmoïde, dépend de la dimension de chaque individu et est ajusté (*i*) soit aux données d'accroissement individuel maximal observées dans le peuplement, (*ii*) soit à des données prélevées sur des individus en situation de « croissance libre » ou supposée telle, c'est-à-dire en situation d'isolement. La fertilité du site peut être prise en compte. La fonction est ensuite régulée par un « *réducteur* », fonction plus ou moins complexe d'indices de compétition plus ou moins empiriques, chargés de rendre compte du partitionnement des ressources entre individus. Aikman (1992) illustre de manière très complète l'intérêt et les nombreuses possibilités de construction d'un modèle « *potentiel*réducteur* » pour décrire la croissance individuelle.

Turnbull (1963) fait remonter assez loin dans le temps cette manière de concevoir la croissance : « One of the earliest attempts to derive quantitative theory in the plant sciences appears to be the work of the botanist Nageli who, in 1874, attempted to formulate mathematical expression for the effects of competition between plants. Clearly, since competition is not a physical entity, it can be measured and expressed only in its effects. It may be stated in simple terms that organisms grow as a result of biotic potential, the realisation of which depends on environmental restriction, which may include competition ». Turnbull souligne par ailleurs : « It must be realized that environmental restriction may be not only the result of intra-species competition, but can be due also to other inhibitory influences such as accumulation of excretory products, depending on the specific organism » (mais aussi inhibiteurs de croissance divers : voir Pavé, 1994). Cela peut justifier l'utilisation fréquente de modèles sigmoïdes pour la formulation du terme « *potentiel* » : dans ce cas, le terme négatif rend plus spécifiquement compte des processus de limitation « interne » de la croissance.

Les modèles polynômiaux et les modèles de type « *potentiel*réducteur* » sont les plus fréquemment utilisés en modélisation individuelle, lorsque l'on travaille à partir de données transversales. C'est le cas dans la majeure partie des études de modélisation de la dynamique forestière en raison essentiellement du type de données disponibles : peu de longues séries chronologiques et/ou impossibilité de déterminer l'âge des individus à partir de comptage de cernes comme c'est le cas pour la majorité des espèces tropicales. Les modèles sigmoïdes

simples sont davantage utilisés pour des ajustements à des séries chronologiques (courbes hauteur=f(t) lorsqu'il s'agit d'étudier la fertilité des stations — Rennolls, 1995 — ou la variabilité génétique intraspécifique à partir de caractéristiques synthétiques que sont les paramètres de ces fonctions — Danjon et Hervé, 1994 —), ou bien lorsque le jeu de données de croissance disponible est trop réduit pour pouvoir réaliser l'ajustement correct d'un modèle : un exemple d'une telle utilisation est fourni par Loffeier (1989) qui utilise l'interprétation « biologique » donnée aux deux paramètres du modèle de Gompertz pour estimer l'évolution à moyen terme d'un peuplement tropical dense humide sur le dispositif d'Uppangala en Inde. Notons par ailleurs que les modèles sigmoïdes simples sont souvent appliqués à la description et la prédiction de la croissance globale des peuplements (Turnbull, 1963).

Les exemples présentés au Tableau a3 montrent que les variables utilisées pour décrire la croissance sont multiples. Selon les données disponibles, elles concernent la hauteur totale des individus et leur circonférence à 1m30 (diamètre ou surface terrière), plus rarement les dimensions du houppier (travaux sur les résineux essentiellement, mais voir aussi Pretzsch, 1992a et b, et le travail de Moravie, 1995, en Inde). Dans certains modèles, les différentes dimensions de chaque individu sont déduites les unes des autres par l'intermédiaire de relations d'allométrie (modèle de Mitchell, 1969, 1975), alors que dans d'autres elles sont, pour tout ou partie, modélisées séparément (Ek et Monserud, 1974a et b, Pretzsch, 1992a et b) ; ainsi, dans la plupart des modèles de type « *potentiel*réducteur* », l'accroissement « potentiel » en diamètre est déduit de l'accroissement « potentiel » en hauteur, les phénomènes de compétition intervenant ensuite de manière différentielle sur chaque dimension.

En ce qui concerne les variables explicatives de la croissance il convient de les classer, elles aussi, en trois grandes catégories :

- variables de dimension : il s'agit en général de la variable dont la variation dans le temps est utilisée pour décrire la croissance. Elle est utilisée de manière statique (valeur en début de période de croissance), sauf exception : ainsi, Wan Razali (1986) prédit-il le futur accroissement en diamètre de ses individus en fonction de leur accroissement passé ;
- variables de compétition : indices de tout type (voir Gourlet-Fleury, 1992a). Dans les modèles dendrométriques indépendants de la distance, tout particulièrement les modèles linéaires à base de polynômes, la variable la plus largement utilisée est la surface terrière cumulée sur la placette des individus de diamètre supérieur à celui du sujet. Le « crown ratio », rapport entre longueur du houppier et hauteur totale de l'arbre, apparaît également souvent : il traduit à la fois la compétition subie par l'individu dans le passé et une potentialité liée à ses capacités photosynthétiques. Dans les modèles de type « *potentiel*réducteur* » ces variables sont incluses dans la composante « *réducteur* », le plus souvent sous forme exponentielle décroissante. Certains auteurs éprouvent par ailleurs le besoin d'inclure, dans leurs modèles, une variable dynamique traduisant l'effet d'une modification brutale de l'environnement des arbres suite à une intervention sylvicole : c'est par exemple le cas de Ek et Monserud (1974a et b) dans FOREST (ils utilisent la variable ΔCI , variation de leur indice de compétition avant et après traitement) ou de Vanclay (1991a) avec sa variable TST (temps écoulé depuis la dernière intervention) ;
- variables de site : plus ou moins synthétiques, parfois booléennes, elles sont abondamment utilisées dans les modèles linéaires à base de polynômes et traduisent à des degrés divers l'influence de la localisation géographique (type de secteur écologique,

durée de la période de végétation, etc.), de l'altitude, de la topographie et de caractéristiques pédologiques diverses voire d'un type de station reflété par une composition floristique particulière. Dans les modèles de type « *potentiel*réducteur* », elles sont incluses dans la composante « *potentiel* » soit explicitement (exemples de STEMS de Belcher *et al.*, 1982, des modèles de Fairweather, 1988 ou de Hilt et Teck, 1988) soit implicitement au travers des courbes de type « *site-index curve* » lorsqu'elles existent (ex. du modèle de Mitchell, 1969, 1975, de FOREST de Ek et Monserud, 1974a et b) : dans ce cas, l'accroissement potentiel en hauteur est directement calculé à partir de ces courbes et l'accroissement potentiel en diamètre en est déduit par allométrie. On trouve plus rarement les variables de site au niveau du « *réducteur* » (excepté dans les « *gap models* », et voir également Parresol, 1995) : les potentialités du site sont supposées influencer majoritairement sur le comportement intrinsèque de l'individu, même si, en pratique, il y a toute raison de supposer qu'elles affectent également l'intensité de la compétition inter-individuelle.

L'utilisation de ces variables de site vise à conférer un caractère plus général aux modèles à forte base empirique, en facilitant leur extrapolation géographique.

Il est difficile de se faire une idée correcte de l'efficacité de tous ces modèles. La statistique la plus communément renseignée est le coefficient de détermination R^2 calculé sur le jeu de données ayant servi à calibrer le modèle, plus rarement sur un jeu de données indépendant (voir exemples dans le Tableau a3 : ils varient de $R^2=0,20$ chez Wan Razali, 1986, à $R^2=0,94$ chez Pretzsch, draft). Ils ne sont pas comparables d'un modèle à l'autre : nous ne les avons rapportés qu'à titre indicatif.

La plupart des auteurs s'accorde à reconnaître les variables de dimension comme les meilleurs prédicteurs de la croissance individuelle (Larocque et Marshall, 1988 et synthèse chez Gourlet-Fleury, 1992a), la dimension traduisant à la fois les performances passées de l'individu ainsi que son statut social dans le peuplement (Lin, 1974 ; NB : la remarque sur les performances passées n'est vraie que si l'on a une idée de l'âge des individus, ce qui n'est pas le cas en forêt dense tropicale, par exemple) : l'adjonction d'indices de compétition n'apporte pas énormément d'informations supplémentaires à la fois parce qu'ils sont souvent construits à partir de ces mêmes variables et ensuite parce qu'ils ne rendent compte que très imparfaitement de la partition des ressources entre individus (mais voir Pacala *et al.*, 1993, 1996 et Courbaud, 1997 lorsque l'on décrit de manière détaillée la compétition pour la lumière). L'utilisation de variables de site est par ailleurs souvent décevante.

Gerrard (1967) étudiant les accroissements en surface terrière dans des peuplements feuillus inéquiennes plurispécifiques à l'aide d'un modèle linéaire, montre ainsi que, suivant les espèces, 34% à 53% de la variabilité observée est expliquée par les termes en D et D^2 , l'ensemble des termes incluant indice de site et indices de compétition (y compris termes d'interaction) n'en prenant en compte que 4 à 10%. Dans les forêts mixtes à Diptérocarpacées du Sabah Ong et Kleine (1996), travaillant avec le même type de modèle, ne parviennent à établir un effet significatif de leurs indices de compétition que pour 11 groupes d'espèces sur les 20 étudiés, la croissance dans les autres groupes ne dépendant que de la surface terrière initiale des individus et éventuellement d'un indice de site. Enfin, Monserud et Sterba (1996) en peuplement inéquienne plurispécifique d'Autriche notent que, toujours avec un modèle linéaire à base de polynômes : « size variables (breast height diameter and crown length) accounted for 14-47% of the variation in basal area increment, depending on tree species. (...) Competition variables accounted for 9% of the variation on average, and up to 15% for some species. Topographic factors (elevation, slope, aspect) explained up to 3% of the variation, as did soil factors. Remaining site factors, such as vegetation type and growth district

accounted for a maximum of 3% of the variation in increment. In total, site factors explained from 2 to 6% of the variation. »

Soulignons cependant que les indices de compétition, même si leur intérêt est fréquemment mis en question en matière d'efficacité dans les prédictions, possèdent un intérêt fondamental : ils permettent la simulation des traitements sylvicoles. Ils sont à ce titre indispensables à tout modèle de dynamique basé sur l'individu (au moins des modèles visant à tester de tels traitements et étudier leur influence sur différents processus) et une attention toute particulière devrait être apportée à leur amélioration.

2.3.2 - Modélisation de la mortalité

Une analyse détaillée des causes de la mortalité dans les peuplements forestiers est réalisée par Franklin *et al.* (1987) et Durrieu de Madron (1993). Un historique des méthodes utilisées pour modéliser ce phénomène figure notamment dans Monserud (1976), Wan Razali (1986) et Vanclay (1994). Nous envisagerons successivement le cas de la mortalité « naturelle » et celui de la mortalité provoquée par les interventions sylvicoles.

2.3.2.1 - Mortalité naturelle

Elle n'est pas systématiquement prise en compte dans les modèles, notamment lorsque les peuplements traités sont équiennes, gérés de manière intensive avec coupes d'éclaircie régulières et le comportement étudié sur une période allant de la mise en place du peuplement à son exploitation définitive. Dans ce cas et sauf accidents que constituent épidémies et feux de forêt, la mortalité est essentiellement due aux interventions humaines et les causes naturelles sont considérées comme négligeables.

Lorsque les peuplements étudiés sont hétérogènes (et/ou font l'objet d'une gestion « extensive » : peuplements équiennes hyper-denses) et leur évolution est suivie sur une longue période, la prise en compte de ce phénomène critique pour la dynamique forestière devient indispensable quels que soient les objectifs du modèle construit.

Une classification utilisée par de nombreux auteurs distingue « mortalité régulière » et « mortalité irrégulière » (Lin, 1974), essentiellement en fonction de leur échelle d'occurrence dans le temps (événement rare) et/ou dans l'espace (événement étendu), ainsi qu'à un moindre degré des facteurs biotiques ou abiotiques qui les provoquent. Nous en proposons une représentation dans le Tableau 2.1 (voir page suivante).

D'une manière générale c'est dans les modèles de trouée, par essence même, que la mortalité est la plus complètement décrite qu'il s'agisse de mortalité régulière : morts sur pied et chablis avec description explicite de chaque type et de l'influence respective de divers facteurs comme âge et compétition (KIAMBRAM) ou de mortalité irrégulière : (i) incendies répétés en forêt mixte à *Pinus taeda* et *Quercus falcata* d'Arkansas (Mielke *et al.*, 1977, 1978, cités par Shugart, 1984) ou dans les forêts d'Eucalyptus d'Australie (Shugart et Noble, 1981, cités par Liu et Ashton, 1995) ; (ii) ouragans dans les peuplements à *Dacryodes excelsa* de Porto-Rico (Doyle, 1981, cité par Liu et Ashton, 1995).

Tableau 2.1. Grands types de mortalité naturelle.

Types de mortalité	Mortalité « régulière » (évènement régulier dans l'espace et dans le temps)		Mortalité « irrégulière » (ou accidentelle : évènement irrégulier dans l'espace et dans le temps)	
	Morts sur pied	Chablis (et volis)	Morts sur pied	Chablis (et volis)
Facteurs biotiques	Age, compétition, maladies et/ou attaques d'insectes, blessures de diverses origines	Blessures, déséquilibre du houppier	Epidémies, infestations	
Facteurs abiotiques		Sols, climats (pluie, vent)	Feux, évènements climatiques exceptionnels (sécheresse, inondations), pollution	Evènements climatiques exceptionnels (foudre, cyclones et ouragans), éruptions volcaniques ...

En ce qui concerne les modèles dendrométriques, la mortalité accidentelle est rarement considérée sauf dans des cas bien particuliers, notamment d'infestations massives de peuplements par divers insectes pouvant avoir des conséquences lourdes en termes économique et écologique (modules spécifiques du Stand Prognosis Model de Wykoff et *al.*, 1982, par exemple). Dans la grande majorité des cas, seule la mortalité régulière est considérée et, plus précisément, la mortalité due à la compétition. Sauf exception, la distinction « mort sur pied » / « chablis » n'est pas faite et les dégâts entraînés par ce dernier type de mortalité ne sont pas explicitement pris en compte.

La mortalité régulière (morts sur pied + chablis) due à la compétition peut être mise en oeuvre de différentes manières dans un modèle de dynamique forestière (voir quelques illustrations dans le Tableau a4, situé en annexe 6) :

- en référence à une norme de densité du peuplement (lois d'auto-éclaircie ou tables de production lorsque celui-ci est équienné et monospécifique : exemple des modèles de Lin (1974), Hegyi (1974) ou Mitchell (1975). Dans ce cas, le nombre d'individus à éliminer dépend de la densité maximale acceptable sur le site. Leur identité est établie de manière déterministe en fonction d'une de leurs caractéristiques telles que valeurs maximales de l'indice de compétition, valeurs minimales du « crown ratio », ou bien de manière stochastique par tirage au hasard dans une catégorie éventuellement ciblée d'individus (les dominés chez Mitchell, 1975, ou bien « every third tree commencing from the smallest » et « any tree smaller than one-seventh of the largest diameter in the stand » chez Opie, 1972, cité par Vanclay, 1994) ;
- en référence à une valeur minimale d'accroissement à maintenir pour demeurer « viable » : lorsque l'accroissement observé reste inférieur à une valeur « seuil » pendant une période déterminée, l'individu concerné est éliminé. Cette méthode repose sur différentes analyses comparatives du comportement historique d'arbres restés vivants ou bien morts au cours d'une période donnée (voir plusieurs exemples dans Vanclay, 1994) ;
- en attribuant à chaque individu une probabilité de survie ou de mort et en comparant cette probabilité à une variable aléatoire, généralement distribuée uniformément sur l'intervalle [0, 1] (Monserud, 1976, DeAngelis et Rose, 1992). Cette probabilité peut être :

(i) fixée une fois pour toutes : chez Shugart et al. (1980), $P_s = 0,368$ si $\Delta D =$ accroissement de $P_s =$ probabilité de survie durant la période en cours et $\Delta D =$ accroissement de $P_s =$ probabilité de mourir durant la période précédente ; chez Ong et Kleine (1996), pour toutes les parcelles pionnières, $P_m = \alpha(c)$ avec $P_m =$ probabilité de mourir durant la période en cours et $\alpha(c) =$ constante fixée empiriquement pour chaque classe de diamètre ;

(ii) évaluée en fonction de différentes variables caractéristiques de la parcelle (diamètre, densité de peuplement et/ou du site sur lequel il se développe par l'intermédiaire d'un indice de simple ou, le plus souvent, de la fonction logistique qui présente l'avantage de varier sur l'intervalle [0, 1]. La régression logistique permet de tenir compte de la variable dépendante, dans le modèle que l'on cherche à ajuster, est binaire (soit vivant, soit mort pendant la période étudiée) et donc que le modèle est une loi binomiale. La probabilité de survivre ou de mourir s'exprime alors de la manière suivante :

$$P = \frac{e^{f(X,b)}}{1 + e^{f(X,b)}} = (1 + e^{-f(X,b)})^{-1},$$

avec $X =$ vecteur de variables explicatives et $b =$ vecteur des paramètres du modèle. La fonction $f(X,b)$ s'exprime de manière simple en fonction du « logit », logarithme népérien du ratio entre les probabilités d'occurrence de chaque événement. Si S désigne l'état de l'arbre (0 = observée), on peut ainsi écrire :

$$f(X,b) = \sum_i b_i X_i = \text{Log} \left[\frac{p(S=0)}{p(S=1)} \right],$$

avec $S=0$ signifiant que l'individu est vivant ou mort, selon la probabilité observée (Norusis, 1990, Trexler et Travis, 1993).

Cette dernière méthode est la plus répandue (voir Tableau a4 en annexe 6) et peut être utilisée plus généralement, pour modéliser différents types d'évènements dont le résultat est binaire. En ce qui concerne la mortalité régulière, les variables explicatives les plus retenues sont (i) le diamètre et/ou la surface terrière du sujet ; (ii) un indice de surface terrière totale sur la placette ou indice dépendant de la distance selon le type de peuplement ; (iii) une variable décrivant l'accroissement durant la période précédente, en fonction de la surface terrière. A ce sujet, Monserud (1976) souligne qu'il y a lieu, autant que possible, de baser sur un accroissement prédit et non sur un accroissement observé pour estimer les paramètres du modèle de mortalité : en effet, en phase d'utilisation dans le simulateur, un sous-modèle de croissance qui fournit la valeur de cette variable. Utiliser des paramètres du modèle de mortalité estimés sur la période étudiée pour laquelle on dispose d'une meilleure estimation conduit à une meilleure estimation sur la période étudiée pour laquelle on dispose d'une meilleure estimation mais le résultat n'est pas optimal dans le simulateur. Vanclay (1994), quant à lui, considère que la meilleure solution au regard de ce problème est de ne pas utiliser la variable d'accroissement dans le modèle de mortalité. Il souligne notamment le fait que toute modification de la variable d'accroissement implique alors que l'on ré-estime les paramètres du modèle de mortalité, ce qui n'est pas rationnel. « If mortality can be estimated from predicted increments, then it should be possible to estimate it from the explanatory variables for increment without the intention of estimating diameter increment. Modelling mortality directly from tree and stand variables is a more robust approach and should be preferred. ».

2.3.2.2 - Mortalité induite par les interventions humaines

Dans la plupart des modèles individuels empiriques et dans certains « gap models » comme KIAMBRAM (Shugart et *al.*, 1980) il est prévu de pouvoir à tout moment réaliser une intervention sylvicole, qu'il s'agisse d'une exploitation forestière ou bien d'une éclaircie. Les règles utilisées sont simples et toujours systématiques, aisément implémentables dans un simulateur : prélèvement de telle catégorie d'arbres, appartenant à telles catégories de diamètre et/ou de hauteur. Les dégâts induits par ces opérations, destructions directes au moment de la chute des individus et éventuellement dommages causés par les pistes de débardage, sont rarement pris en compte et lorsqu'ils le sont, c'est par un renforcement empirique de la probabilité de mourir dans le voisinage de l'arbre exploité (Shugart et *al.*, 1980, Ong et Kleine, 1996). La mise en oeuvre est relativement simple dans les modèles individuels indépendants de la distance : les dégâts touchent uniformément la placette d'inventaire, la position relative des individus et/ou des pistes n'ayant pas d'importance. L'utilisation d'un modèle spatialisé impose, en revanche, le recours à des calculs plus complexes : détermination de la direction de chute lors de l'abattage, détermination des cellules et/ou des voisins touchés par l'arbre abattu (voir Williams, 1996) ; la prise en compte des destructions liées aux pistes de débardage est encore plus compliquée puisqu'elle nécessite l'identification du tracé. Ce faisant, cependant, la description des dégâts est plus réaliste.

Il convient de souligner la manière originale dont Vanclay (1989, 1994) a abordé le problème des interventions humaines dans les forêts denses humides du Queensland : exploitation, éclaircie, dégâts dus à l'exploitation sont traités comme des variables binaires et reliés, par l'intermédiaire d'un modèle logistique, à différentes variables explicatives telles que diamètre du sujet, diamètre d'exploitabilité, temps écoulé depuis la dernière intervention (exploitation ou éclaircie), surface terrière éliminée, topographie (voir Tableau a4 en annexe 6. A noter que l'auteur utilise la même technique pour prédire la qualité des arbres sur pied et la valeur marchande des arbres abattus). Cette manière de procéder permet de s'affranchir des règles de sylviculture systématiques et de simuler des interventions « raisonnées » ciblées sur les individus présentant certaines caractéristiques particulières : elle est, à ce titre, particulièrement intéressante en milieu hétérogène.

2.3.3 - **Modélisation des processus de régénération**

On entend par régénération l'ensemble des processus allant de la floraison d'un arbre adulte à l'apparition d'un « nouvel individu » dans le peuplement en passant par la production et la dissémination des graines, la germination et l'établissement d'une plantule autotrophe. La taille du « nouvel individu » peut-être quelconque : une fois fixée, elle définit le seuil de recrutement et l'on appelle « recruté » tout individu ayant franchi ce seuil durant la période étudiée. En pratique, le seuil de recrutement correspond à la taille limite inférieure, diamètre ou hauteur, prise en compte dans les inventaires ; il est souvent fixé à 10 cm de diamètre et varie entre 5 et 20 cm sur la plupart des placettes de mesure permanentes (Alder, 1995).

L'importance accordée à la modélisation de ces processus dépend essentiellement du type de peuplement étudié, des modes de gestion envisagés et des objectifs assignés au modèle de dynamique. Elle est évidemment faible ou nulle lorsque les peuplements sont régénérés par plantation à un instant *t* et que le modèle est construit pour fournir des prévisions de production

à l'issue d'une rotation⁵. Elle est fondamentale pour les « gap models » dont l'objectif essentiel consiste à prévoir l'évolution de la composition spécifique d'un peuplement à long voire très long terme, tout en permettant de démontrer les mécanismes sous-jacents.

La complexité de la modélisation dépend par ailleurs de la spatialisation ou de la non spatialisation du modèle. Prédire le nombre et l'identité spécifique (plus ou moins précise) de nouveaux individus « entrant » dans le peuplement à un instant donné constitue une problématique commune à tous les modèles de dynamique s'intéressant à la régénération et peut être traitée de manière relativement simple dans les modèles individuels indépendants de la distance ; mais dans les modèles spatialisés, les liaisons existant entre répartition des nouveaux individus et répartition des adultes reproducteurs ne peut être ignorée, ce qui constitue une réelle source de difficultés tout particulièrement dans les formations plurispécifiques.

De nombreux auteurs soulignent l'importance des « missing link(s) » (Houle, 1995) existant entre les connaissances accumulées sur les processus de dissémination à partir des pieds reproducteurs (Venable et Brown, 1993, Schupp et Fuentes, 1995) et celles concernant l'apparition et la répartition spatiale des nouveaux individus viables dans le peuplement. Les difficultés rencontrées dans l'établissement de liens de cause à effet entre ces deux phénomènes sont bien illustrées par les résultats de Collinet (1997) à Paracou. Différents modèles ont été proposés (modèles de Janzen-Connell, de Hubbell, de McCanny et Cavers analysés par Houle, 1995 ; voir également, à ce sujet, Forget, 1988, Schupp, 1992, Hulme, 1996) pour rétablir ces liaisons et permettent, en théorie, de prévoir un certain type de répartition spatiale des nouveaux individus dans le peuplement étant donnée celle des graines et donc, dans une certaine mesure celle des adultes. En réalité, ces modèles sont difficiles à confirmer ou infirmer sans un suivi expérimental lourd espèce par espèce : (i) en raison de la multiplicité des facteurs biotiques et abiotiques favorables ou défavorables intervenant à tous les stades de la régénération ; (ii) parce que des mécanismes sous-jacents très différents sont susceptibles de conduire au même type de répartitions spatiales sur le terrain. Dans ce contexte, la compréhension des mécanismes impliqués dans la genèse de ces répartitions constitue un vrai défi que peuvent relever les modèles individuels spatialisés par les tests d'hypothèse qu'ils permettent.

Il est facilement compréhensible, dans ces conditions, qu'une solution fréquemment retenue dans les modèles de dynamique forestière consiste à « shunter » les étapes difficiles et à s'attacher à la modélisation du recrutement plutôt qu'à celle de la régénération. Le nombre et l'identité des individus franchissant le seuil de recrutement dépend alors directement de variables caractérisant les potentialités du site et/ou la place disponible dans le peuplement, ainsi que de la composition spécifique globale de ce peuplement sans lien explicite avec les pieds-mères potentiels. Ce choix est assez naturellement fait dans les modèles individuels indépendants de la distance (à l'exception des « gap models »), les modèles spatialisés cherchant davantage à tirer partie de leurs potentialités explicatives. Nous donnons, dans les paragraphes qui suivent, quelques éléments illustrant la manière dont différents auteurs ont ainsi traité le problème des « liaisons manquantes ».

⁵ Il faut cependant noter que dans certains modèles de gestion américains, il est prévu de décrire de manière assez complète la régénération de parcelles coupées à blanc. Cette régénération dépend de l'état de la station, du type de peuplement précédent, de l'objectif de gestion, de la préparation éventuelle du sol, de la plantation éventuellement réalisée, etc. Des données d'inventaire détaillées doivent être fournies au simulateur (cas du « Regeneration Establishment Model » de Ferguson et Crookston, 1984, extension du Stand Prognosis Model de Wykoff et *al.*, 1992), ou bien celui-ci se charge de les générer en fonction d'instructions simples (STEMS, de Belcher et *al.*, 1982).

2.3.3.1 - Modèles de recrutement

L'un des reproches formulés par Vanclay (1992) à l'encontre des modèles de régénération tient à ce qu'ils reposent trop lourdement sur des données arbitraires, rarement issues de l'inventaire qui a éventuellement servi à calibrer les sous-modèles concernant le peuplement adulte. Les processus sous-jacents sont mal compris et l'enchaînement des événements trop aléatoire. Il souligne, en ce qui concerne les forêts denses humides tropicales : « Data concerning regeneration are often not available, or may be unreliable owing to inability to reliably identify species of seedlings, whereas recruitment data are always available from permanent sample plots. The germination and initial survival of seedlings in the rain forest is an uncertain phenomenon ; vast numbers of individuals and species may germinate but never attain a significant size. The longer term survival and continued growth of these seedlings is much more under environmental control and thus recruitment is more predictable than regeneration. ».

Différentes approches de la modélisation du recrutement sont présentées dans Shifley et *al.* (1993) et dans Vanclay (1992, 1995). Dans les modèles individuels, le travail se fait souvent en deux temps (« two stage approach » de Vanclay, 1992, au moins en ce qui concerne les modèles indépendants de la distance ; les modèles spatialisés requièrent une opération supplémentaire, portant sur l'attribution de coordonnées au nouvel individu) :

- (i) détermination du nombre d'individus à recruter puis (ii) ventilation de ces individus dans les différentes espèces et/ou groupes d'espèces susceptibles de s'être reproduites et installées : exemple des modèles de Vanclay (1989, cité par Vanclay, 1992) et de Alder (1994), présentés dans le Tableau a5 en annexe 6 ;
- ou bien (i) détermination, pour une espèce ou un groupe d'espèce donnés, de la probabilité d'occurrence d'un recrutement puis (ii) détermination du nombre d'individus susceptibles de s'installer, sachant le recrutement acquis : exemples du modèle de Vanclay (1992, voir Tableau a5), du modèle de Wykoff et *al.* (1982) dans lequel la probabilité d'occurrence de ce recrutement est fonction de variables environnementales telles que type d'habitat, pente, orientation et altitude, mais aussi de la distance à une source de graines et du temps écoulé depuis la dernière perturbation. Lorsque le recrutement se produit, le nombre d'individus concernés et leur appartenance à telle ou telle espèce sont déterminés aléatoirement (Stage et Ferguson, 1982, Ferguson et *al.*, 1986, cités par Vanclay, 1992) ;
- de manière plus simple, les deux étapes peuvent être réduites en une seule comme chez Ong et Kleine (1996) où l'on attribue directement aux sept groupes d'espèces commerciales un effectif recruté au-dessus de 10 cm de diamètre constant, fonction de la surface terrière (valeurs réparties en cinq classes) présente sur la placette. Lorsque l'effectif est inférieur à 1, il est géré par un compteur.

Sans parler des limites théoriques qu'impose cette approche, deux difficultés importantes inhérentes à la modélisation du recrutement nous paraissent devoir être soulignées. Elles concernent :

- la détermination de la composition floristique de l'ensemble d'individus recrutés lors des simulations. Deux options peuvent être prises : (i) on suppose qu'il existe une source permanente de graines provenant de toutes les espèces ou groupes d'espèces étudiés (Shugart et *al.*, 1980, Shifley et *al.*, 1993, Ong et Kleine, 1996) et le recrutement ne dépend alors que de la place disponible sur la station et du tempérament des espèces ; (ii) le recrutement dépend explicitement de la présence et éventuellement de la quantité

d'adultes de la même espèce ou du même groupe sur la placette (Vanclay, 1992, Alder, 1994). Dans ce cas, la gestion d'évènements tels que l'explosion de pionnières suite à une exploitation ou une éclaircie intenses, ou bien la forte diminution, voire la disparition de reproducteurs au moment des traitements sans que cela entraîne nécessairement de « dépression » dans le recrutement s'avère délicate. Sur ce dernier point, Vanclay (1992) indique que : « the best compromise may be to use the relative abundance of species in the original stand, on the condition that the species remains in the simulated stand. ». Alder (1995) propose de tenir compte du type de formation végétale traité, indicateur de la présence de pieds-mères potentiels à l'extérieur des placettes étudiées. D'une manière générale, on conçoit que cette difficulté impose d'être très prudent dans les conclusions de simulations à moyen ou long terme, surtout lorsque les scénarios testés sont fortement perturbateurs ;

- l'appréciation et l'implémentation correctes de l'intervalle de temps séparant une forte perturbation du pic de recrutement qui s'en suivra. Le même type de problème se pose lors de la modélisation de la mortalité, mais il est plus simple à résoudre. En effet, le pic de mortalité suit d'assez près la perturbation (de un à quatre ans) ce qui n'est pas le cas avec le recrutement pour lequel il intervient au-delà de quatre ans : voir données du paragraphe 1.2.4 en ce qui concerne Paracou. Selon les types de peuplement et de perturbations, les délais peuvent être plus longs (neuf ans selon Vanclay, 1992, cinq à dix ans selon Alder, 1995). Dans les modèles de recrutement, on cherche ainsi à établir des liaisons empiriques entre des variables descriptives de l'état du peuplement à un instant t et un phénomène dépendant en bonne partie d'évènements largement antérieurs survenus dans des conditions différentes, ce qui est d'autant plus illusoire que le peuplement a été fortement traité. Vanclay (1992) tient compte explicitement de ce problème en introduisant un terme dépendant du temps dans son modèle annuel. Une autre solution consiste à choisir un pas de temps suffisamment grand pour la construction du modèle de recrutement et la réalisation des simulations.

2.3.3.2 - Modèles de régénération

La modélisation de tout ou partie des processus de régénération constitue un exercice difficile, mais qui présente certains avantages théoriques : (i) lorsque le modèle est spatialisé et la superficie prise en compte suffisante, l'évolution de la composition floristique du peuplement peut être approchée de manière plus fiable grâce au repérage des reproducteurs (ce n'est pas le cas des modèles non spatialisés, notamment de la plupart des gap models) ; (ii) l'intervalle de temps séparant reproduction et recrutement peut être reproduit de manière réaliste quelle que soit la nature des perturbations éventuellement subies par le peuplement ; (iii) lorsque le modèle est spatialisé, cette approche offre d'importantes possibilités d'investigation des mécanismes sous-jacents, par exemple de ceux qui contrôlent la genèse et le maintien de différents types de répartitions spatiales ; (iv) elle permet d'établir des liens avec d'autres disciplines plus axées sur l'étude de la dynamique des populations animales et leurs interactions avec la flore (animaux pollinisateurs, disséminateurs, prédateurs), axées sur l'étude des sols et des humus (pouvant avoir un impact sur la germination des graines, la survie et le développement des plantules, l'enracinement, etc.), ou bien encore axées sur la génétique des populations grâce à la possibilité de conserver un lien entre reproducteurs et juvéniles (Kawata, 1995a, Doligez, 1996) ; (v) ce faisant, une estimation plus réaliste des conséquences de scénarios sylvicoles variés sur l'évolution de la composition floristique du peuplement devient possible ce qui doit permettre à terme de renforcer le point (i).

Ce sont les modèles fonctionnels et/ou les modèles spatialisés qui font la place la plus large aux processus de régénération. Nous décrivons, dans le Tableau a5 (annexe 6), les méthodes mises en oeuvre dans trois types différents de modèles individuels au travers de quelques exemples :

- modèles de trouée non spatialisés (indépendants de la distance, de type fonctionnel) : exemples de KIAMBRAM (Shugart et al., 1980) et de FORCLIM (Bugmann, 1996). D'une manière générale : « Most gap models use mathematically simple formulations that often are little more than computerized verbal descriptions of the establishment of trees. (...) It appears that gap models can, in most cases, capture the essential elements of tree reproduction for many species simply by tabulating the environmental conditions at a site during a given year and then matching this tabulation against the conditions that are associated with the species regeneration (...) ». « The gap models attempt to capture the important conditions for a given forest ecosystem as factors that filter species from being eligible or ineligible to become established as small trees. Species then are drawn randomly from the list of eligible species (for a given site and year), and a small number (usually 1-8) of individuals of each selected species are planted. » (Shugart, 1984). Les « filtres » utilisés peuvent concerner des éléments tels que type de sol, présence éventuelle de litière, abondance de prédateurs, occurrence d'évènements climatiques particuliers, quantité de lumière disponible au sol, présence d'une source de graines (pied-mère ou banque du sol), présence de singularités topographiques, etc. L'acquisition de la régénération par une espèce donnée se traduit habituellement par l'apparition de plants de 2 cm de diamètre dans la trouée. Parfois, des matrices de Leslie prennent en charge les éléments disséminés jusqu'à produire des individus suffisamment âgés pour être suivis individuellement. Les arbres sont également parfois autorisés à rejeter ;
- modèle dépendant de la distance de type dendrométrique : exemple de FOREST (Ek et Monserud, 1974a), qui décrit la régénération à partir du processus de fructification sur les pieds-mères. Dans la version évoquée par Monserud (1975), la régénération est gérée au moyen d'une subdivision de la parcelle étudiée en quadrats élémentaires, de taille spécifiée par l'utilisateur. Après dissémination et germination, les plantules survivantes dans chaque quadrat intègrent la première classe de hauteur d'un peuplement juvénile dont la dynamique est reproduite par un modèle de type matriciel. Lorsqu'un individu atteint la limite supérieure de la dernière classe (entre 7 et 8 m), on lui affecte des coordonnées dans son quadrat de naissance et il est « pris en charge » par le système de simulation du comportement des adultes ;
- modèle dépendant de la distance de type fonctionnel : exemple de ARCADIA (Williams, 1996). La régénération est prise en compte à partir du processus de floraison des pieds-mères. La dissémination alimente la banque de graines des cellules tri-dimensionnelles du modèle et la germination se trouve conditionnée à de nombreux facteurs (voir Tableau a5 en annexe 6). L'entrée dans le système de simulation du comportement individuel se fait à un stade précoce, comparable à ce qui est réalisé dans les « gap models » : les plants ont alors entre 1 et 2 cm de diamètre.

Si la prise en compte détaillée du cycle plus ou moins complet de régénération permet en théorie de gagner considérablement en possibilités d'investigations de mécanismes, de tests de scénarios et d'extrapolation dans le temps et dans l'espace, il nous paraît important de signaler que dans la pratique l'exercice reste presque aussi périlleux que lorsque l'on travaille directement sur le recrutement. En effet, l'une des raisons majeures qui poussent à ce travail direct à savoir le manque de données expérimentales, reste d'actualité. Les modélisateurs de la régénération contournent ce problème en recourant aux informations fournies par la littérature et en utilisant

de manière parfois très lourde les générateurs de nombres pseudo-aléatoires (ainsi Shugart et *al.*, 1980, qualifient-ils le modèle de régénération implémenté dans KIAMBRAM de « highly stochastic » ... : voir Tableau a5 en annexe 6), la validation du comportement obtenu restant très qualitative et sujette à d'importantes difficultés d'interprétation.

Il n'est ainsi pas certain que des résultats obtenus sur le moyen ou long terme à l'aide de modèles incluant de nombreux détails sur la régénération soient davantage fiables que ceux que l'on obtiendrait en se limitant à décrire le recrutement, surtout lorsque les perturbations reproduites sont importantes. La seule manière de progresser dans ce domaine (à tous points de vue : fiabilité du comportement, précision des prédictions, compréhension des mécanismes) consiste à ne pas déconnecter le travail de modélisation du travail de terrain et à reconnaître l'impérative nécessité du contrôle expérimental des hypothèses incluses dans la composante régénération des modèles de dynamique.

2.3.3.3 - Un compromis efficace dans le cadre des modèles spatialisés : SORTIE

SORTIE (Pacala et *al.*, 1993, Pacala et *al.*, 1996) est un des très rares modèles à décrire directement et explicitement les liens existant entre répartition spatiale des adultes et répartition des juvéniles à l'aide de modèles calibrés sur des données expérimentales. La méthode utilisée par les auteurs (Ribbens et *al.*, 1994 : voir une description détaillée et quelques développements en annexe 2, § 3) permet, pour chaque espèce dont le comportement est étudié :

- d'estimer le nombre moyen de nouveaux individus viables produit par arbre « standard » : dans le cas de SORTIE, ces nouveaux individus sont des plantules de l'année ou tout juvénile faisant moins de 25 cm de hauteur et l'arbre « standard » est un adulte reproducteur de 30 cm de diamètre ;
- d'estimer les paramètres de la fonction de dispersion des nouveaux individus à partir d'un pied-mère potentiel.

La calibration de tels modèles, permettant de quantifier sur des bases objectives et à l'aide d'un inventaire simple des informations aussi complexes à obtenir en forêt plurispécifique inéquienne, présente différents avantages :

- selon l'objectif assigné au modèle de dynamique, selon les mécanismes que l'on cherche à étudier, le lien entre pieds-mères et descendance peut être établi à différents stades de la régénération selon la même méthode moyennant éventuellement l'ajustement du protocole ;
- elle fournit une méthode simple de comparaison entre espèces et une méthode potentielle de classification en « groupes de régénération » fort utile dans les milieux très riches en espèces, lorsque la phénologie et les modes de dissémination ne sont qu'imparfaitement connus et peu ou pas quantifiés ;
- l'implémentation dans un simulateur spatialement explicite est relativement aisée à réaliser. Ek et Monserud (1974a, Monserud, 1975) ont construit leur modèle de régénération à partir de paramètres de même nature, mais en utilisant des données de la littérature, sans possibilité de réaliser de validation autre que qualitative et portant sur le fonctionnement global du modèle.

Une telle méthode pourrait, avec avantage, être testée sur le dispositif de Paracou.

2.4 - Le problème de la validation

La validation des modèles constitue en théorie l'avant-dernière étape de la démarche classique de modélisation qui comporte généralement les étapes suivantes (Legay, 1973, Houllier, 1986 citant Cheruy, 1985, Bousquet, 1994, Pavé, 1994) :

- définition des objectifs ;
- définition et analyse du système et des processus à modéliser ;
- choix et/ou construction du modèle ;
- « calibration » du modèle : attribution de valeurs numériques aux paramètres, si possible à partir de données expérimentales (Hegyí, 1974, Belcher et *al.*, 1982, Wan Razali, 1986, Law et Kelton, 1991, Oreskes et *al.*, 1994) ;
- validation ;
- utilisation du modèle.

Notons qu'il ne s'agit pas d'une démarche linéaire et que l'on procède, dans la plupart des cas, par itérations : on revient ainsi souvent sur la construction du modèle voire sur l'analyse du système après avoir constaté une impossibilité de calibration et/ou une validation problématique ; on est parfois même amené à modifier ses objectifs, et l'on peut, bien entendu, ne jamais parvenir à la dernière étape.

Dans les modèles complexes faisant intervenir une série de sous-modèles distincts comme c'est le cas en dynamique des peuplements, cette succession d'opérations doit être répétée autant de fois qu'il y a de sous-modèles à mettre au point mais la démarche doit, bien évidemment, être également appliquée au niveau du modèle global et c'est généralement là que les ennuis commencent. En effet, quand bien même les sous-modèles ont-ils été construits, calibrés et validés de manière rigoureuse, leur réunion et leur interconnection au sein d'un simulateur peut générer des artéfacts imprévisibles. Ainsi que le souligne Alder (1995) : « it is likely that weaknesses will be seen that will require the original functions to be revised on some degree. » : nous n'avons pas échappé à ce problème (voir chapitre 8, § 8.4.1).

Le lecteur intéressé trouvera en annexe 2 (§ 4.1) quelques considérations sur la nature de la validation, son utilité et le crédit que l'on peut lui accorder. Il en ressort notamment :

- que le terme de « validation » peut prêter à confusion (Oreskes et *al.*, 1994) : nous lui préférons celui de « évaluation » (évaluation des performances au regard d'une réalité observée) ;
- que l'évaluation des performances d'un modèle doit revêtir des aspects qualitatifs aussi bien que quantitatifs (Oderwald et Hans, 1993, Bart, 1995, Soares et *al.*, 1995, Pacala et *al.*, 1996) et doit intervenir, à des titres divers, tout au long du travail de modélisation. Elle doit être aussi complète que possible, tout en sachant que « evaluation is problem-dependent » (Soares et *al.*, 1995) ;
- que les échecs dans l'évaluation sont plus utiles que les succès qui, de toute façon, ne prouvent rien (Oreskes et *al.*, 1994, Caswell, 1976, Oderwald et Hans, 1993).

Nous nous intéressons, dans les paragraphes qui suivent, à l'aspect opérationnel du problème : comment évaluer un modèle ? Les différents points et exemples évoqués nous ont guidés dans notre propre démarche.

2.4.1 - Comment évaluer les performances d'un modèle ?

La mise au point de sous-modèles décrivant les composantes de base de la dynamique forestière au travers de techniques de régression se prête naturellement à l'évaluation quantitative (parfois au détriment de l'évaluation qualitative) sauf en ce qui concerne les processus complexes pour lesquels on dispose de données insuffisantes. Elle est, dans la littérature : systématique en ce qui concerne la croissance, peu fréquente en ce qui concerne la mortalité (mais voir Monserud, 1975, 1976, Wan Razali, 1986 et Vanclay, 1991c) et le recrutement (voir Shifley et *al.*, 1993), quasi-inexistante en ce qui concerne la régénération (seule exception notable : SORTIE). L'évaluation du comportement global, quant à lui, se fait le plus fréquemment de manière qualitative.

Si l'évaluation quantitative recourt à des critères statistiques et/ou des tests bien précis et peut être qualifiée d'objective, l'évaluation qualitative repose davantage sur la logique et sur les connaissances accumulées par les spécialistes du système modélisé ; à ce titre elle comporte nécessairement une part de subjectivité et se réduit difficilement à une énumération de méthodes. Nous donnons, dans les paragraphes qui suivent, un aperçu de quelques pratiques courantes dans chacun de ces deux domaines. A noter qu'en matière d'évaluation d'un modèle de dynamique forestière, l'étude la plus complète que nous ayons eue entre les mains est celle qui a été réalisée par Pacala et *al.* (1996) sur le modèle SORTIE.

2.4.1.1 - Évaluation de nature qualitative

Une telle évaluation est réalisée à des degrés divers dans tous les modèles, notamment pour tout ce qui concerne la logique interne du système construit. Une évaluation de base sur laquelle insistent de nombreux auteurs de modèles de croissance concerne par exemple la vérification de l'existence d'un comportement logique en dehors du domaine de validation des fonctions de régression (Oderwald et Hans, 1993). Snee (1977) note à ce sujet : « A model may have been developed for interpolation purposes ; however, once a model user finds that he has a good interpolation function, no amount of disclaimer by the model developer will keep the user from using the model to predict outside the region of the data and interpreting the coefficients to see how the different parts of the model work ».

L'évaluation qualitative se fait en référence à un comportement « plausible », établi à partir de données trouvées dans la littérature ou bien résultant de connaissances empiriques. Elle se substitue à l'évaluation quantitative quand les données expérimentales concernant certains processus modélisés ne sont pas disponibles : cela peut se produire à différents niveaux du modèle, selon la nature du processus « invalidable » qu'il s'agisse de l'allocation d'assimilats à l'intérieur de compartiments constituant l'individu ou bien de successions végétales sur 2000 ans. La substitution peut être partielle et ne concerner que :

- le comportement global du modèle une fois que les différentes composantes ont été évaluées quantitativement.

A propos de CAFOGROM, Alder (1995) note : « no data was available to fully test the model over longer periods of time [*en l'occurrence : dix ans*]. To do this, reliance was placed on examining the general behaviour of the model, and comparing it with the expected features of tropical forest dynamics. ». Alder vérifie ainsi que des variables telles que la surface terrière ou le volume total du peuplement restent plus ou moins constantes en l'absence de perturbations ; qu'en cas de coupe rase se produit une

« explosion » dans l'apparition et le développement d'espèces à croissance rapide accompagnée d'un pic volumique et suivi d'une chute avant retour à l'état d'équilibre ; qu'en cas de coupe d'exploitation, le jeu différentiel des différentes composantes de la dynamique forestière permet une reconstitution progressive du volume sur pied autorisant une nouvelle coupe au bout d'un certain nombre d'années. Il conclut ainsi à un comportement qualitativement correct de son modèle.

Le comportement global du modèle de Pacala *et al.* (1996) est évalué qualitativement de différentes manières, par exemple : (i) l'évolution de la surface terrière totale au cours du temps à partir d'un état zéro : passage par un maximum, puis retour vers un état d'équilibre stable, ainsi que de celle des neuf espèces étudiées est cohérent avec ce que l'on connaît de la dynamique des peuplements et du tempérament de ces différentes espèces ; (ii) certaines espèces forment, au bout d'un certain temps, des agrégats monodominants et spatialement stables, ce qui est conforme à différentes observations faites par ailleurs ; (iii) la modification anormale de certains paramètres tels que quantité de plantules présentes en début de simulation, taux de mortalité de certaines espèces, distances de dispersion, production moyenne des reproducteurs de certaines espèces, etc., provoque des réactions logiques du simulateur.

- Ou bien certaines des composantes du modèle, une évaluation quantitative rigoureuse n'intervenant qu'au niveau du modèle global pour « valider » un comportement émergent.

C'est le cas par exemple des modèles de croissance à base physiologique reposant sur une description fine de l'allocation des ressources au sein de chaque individu et pour lesquels une évaluation quantitative ne peut porter que sur les accroissements observés et prédits en diamètre, en hauteur ou en biomasse de ces individus (Mou *et al.*, 1993, Williams, 1996).

C'est encore le cas des modèles comportant une description détaillée des processus de régénération, l'évaluation se faisant sur l'évolution observée et prédite de la surface terrière totale et/ou de l'effectif total du peuplement dans le temps (Monserud, 1975).

L'évaluation qualitative peut également se substituer à l'évaluation quantitative à tous les niveaux, comme pour de nombreux modèles de succession dans lesquels :

- la valeur ou la gamme de valeurs d'une grande partie des paramètres des sous-modèles sont puisées dans la littérature ;
- les performances du modèle global sont jugées en terme de conformité du comportement des espèces impliquées à ce que l'on connaît de leur tempérament. Le modèle de Shugart *et al.* (1980) est construit et évalué de cette manière. L'un de ses objectifs consistant à prévoir les conséquences d'une exploitation répétée du peuplement, ses auteurs ont également vérifié que son comportement, suite à une opération d'exploitation, était conforme à ce que l'on pouvait attendre (voir remarques ci-dessus à propos de CAFOGROM). Leur conclusion est la suivante : « In a qualitative sense, these results are not unexpected both for rain forests in general (...) and for the complex notophyll vine forest » !

2.4.1.2 - Évaluation de nature quantitative

Dans ce domaine comme dans le précédent, l'évaluation peut (doit) se faire à plusieurs niveaux : (i) celui des sous-modèles constitutifs : en général il s'agit de modèles de régression, linéaires ou non linéaires ; (ii) celui du modèle global : « The ability to accurately predict aggregate stand statistics such as basal area/acre is of primary importance in any stand model ».

« Not only must the component models work well, they must work well together. » (Monserud, 1975) ; (iii) ou n'importe quel niveau intermédiaire : Bart (1995) insiste ainsi sur l'importance de l'étude des sous-produits du modèle (« secondary predictions ») qui peuvent être révélateurs de défaillances (voir plusieurs exemples dans Pacala et *al.*, 1996).

Le type d'évaluation le plus fréquemment réalisé consiste à caractériser les écarts entre valeurs prédites et valeurs observées (voir quelques mots sur les jeux de données utilisables, en fin de paragraphe). Deux critères essentiels pour cela : le biais et la précision des prédictions, sans parler de l'analyse graphique des erreurs et de leur variation en fonction de variables diverses. Le plus souvent, il ne s'agit pas au vu des résultats de décider « ex-abrupto » si le modèle est bon ou mauvais, mais davantage de comparer différents modèles candidats afin de sélectionner le meilleur en fonction des objectifs poursuivis.

Cet examen est réalisé de manière rigoureuse (chiffage des écarts + tests statistiques) pour la plupart des sous-modèles directement issus de régression. Différentes statistiques sont ainsi proposées, analysées et/ou comparées par des auteurs comme Freese (1960), Reynolds et *al.* (1981), Reynolds (1984), Mayer et Butler (1993), Power (1993), Mayer et *al.* (1994), Smith et Rose (1995), Mesplé et *al.* (1996), Thornton et Hansen (1996) : nous présentons certaines d'entre elles en annexe 2 (§ 4.2). Peu d'auteurs parlent de l'évaluation quantitative des modèles de régression logistique et les modèles de mortalité (voir Tableau a4, annexe 6) sont rarement évalués autrement que par le biais de l'étude quantitative du comportement global du peuplement. Trois exceptions notables :

- Monserud (1975, 1976) réalise à partir de son jeu de données de calibration une table de classification (cf. Norusis, 1990) et s'intéresse au nombre d'arbres vivants correctement classés vivants et au nombre d'arbres morts correctement classés morts par son modèle ;
- Wan Razali (1986) somme par classes de diamètre des probabilités individuelles de mortalité sur sept ans et les compare à un nombre de morts observées pendant la même période au travers d'un test du χ^2 ;
- Vanclay (1991c) compare des moyennes annuelles de mortalité observées et prédites par classe de diamètre sur les données de calibration et calcule un biais global.

Différents tests sont signalés dans Norusis (1990) et Trexler et Travis (1993) (voir annexe 2, § 4.2).

Lorsque les valeurs prédites sont fournies par un modèle global, résultat de l'interaction de différents sous-modèles, l'évaluation quantitative est réalisée de façon beaucoup moins rigoureuse (voir différents exemples au Tableau a6, annexe 6) ; elle se limite le plus souvent à un chiffage commenté des écarts ou à une simple vérification de l'existence de « tendances cohérentes » entre les deux séries de données. Dans ce cas en effet, les données observées auxquelles il faut faire référence sont incomplètes ou posent des problèmes de représentativité plus ou moins importants : elles peuvent être fournies par l'état initial du peuplement étudié, provenir de dispositifs différents de ceux ayant servi à la construction du modèle, être extraites de la littérature ou encore « reconstituées » (analyses de cernes, analyses palynologiques) ou « inférées » (la composition floristique de forêts jugées « old-growth » permet de valider des résultats de simulation à long terme) comme cela se produit fréquemment pour les modèles de succession.

Entrent par ailleurs dans le cadre de l'évaluation quantitative : (i) l'étude de la propagation des erreurs dans le modèle. Pacala et *al.* (1996), après avoir déterminé le domaine de variation conjoint des paramètres de SORTIE, tirent au hasard 100 jeux de valeurs possibles de ces paramètres avec lesquels ils réalisent des simulations ; la comparaison des résultats à ceux obtenus à partir de 100 répétitions de simulations avec les paramètres de base leur permet de chiffrer les parts de variabilité dans les prédictions du modèle dues respectivement à l'imprécision sur l'estimation des paramètres et au fonctionnement intrinsèque du simulateur (intervention du générateur de nombres pseudo-aléatoires). (ii) L'étude de la sensibilité du modèle à la valeur de certains paramètres. Ce type d'analyse peut être réalisé de manière formelle sur les modèles mathématiques (calcul des dérivées partielles premières), mais doit être réalisé numériquement sur les modèles globaux. Quelques exemples intéressants figurent dans Pacala et *al.* (1996). Ces deux types d'évaluation sont assez lourds à mettre en oeuvre dans les modèles individuels ; s'ils sont régulièrement mentionnés, on trouve très peu d'exemples de réalisation concrète.

Remarque : jeu de données de calibration et jeu de données indépendant

Quelques mots doivent être dits de l'origine possible des données observées, lorsqu'elles sont de nature expérimentale. Tous les auteurs s'accordent sur le fait qu'un modèle devrait toujours être évalué en fonction de données indépendantes n'ayant pas servi aux opérations de calibration, l'idéal consistant à prélever des données supplémentaires une fois que le modèle a été construit. Cela étant rarement possible car coûteux, la solution la plus fréquemment retenue consiste à scinder, lorsqu'il est suffisamment important, le jeu de données de départ en deux parties (« *data splitting* » ou « *cross-validation* » : Snee, 1977, Power, 1993) : la première est utilisée pour calibrer le modèle, la deuxième pour réaliser l'évaluation quantitative. Snee (1977) parle de « *estimation data* » et de « *prediction data* » respectivement et discute les deux principaux problèmes liés à cette stratégie :

- comment couper en deux le jeu de données en l'absence de critère évident ?
- comment perdre un minimum d'information alors que toutes les données peuvent se révéler utiles à l'estimation des paramètres ?

L'auteur propose l'utilisation d'un algorithme qui permet de partager le jeu de données en deux ensembles couvrant approximativement le même domaine de variation et dotés de propriétés statistiques similaires, de manière à ce que l'essentiel de l'information figure dans chacun d'eux. Cela, évidemment, ne résout pas parfaitement le deuxième problème et réduit partiellement l'intérêt de l'évaluation quantitative dans la mesure où les potentialités du modèle en terme d'extrapolation ne peuvent alors être réellement testées. Des méthodes de ré-échantillonnage telles que « *jackknife* » et « *bootstrap* » permettent à la fois d'estimer les paramètres des modèles et leur efficacité prédictive en profitant de manière optimale de l'ensemble des informations disponibles (voir Jones et Carberry, 1994) : elles paraissent davantage adaptées à ce genre de situation. Nous illustrons au chapitre 4 l'utilisation de la technique du « *jackknife* » sur les données d'accroissement de nos arbres.

2.5 - Conclusion

Les modèles de dynamique forestière élaborés en milieu tropical humide relèvent aujourd'hui essentiellement de deux catégories :

- modèles de peuplement avec distribution, dont la vocation principale est la prédiction de l'évolution de la production ligneuse et de la composition floristique en fonction de scénarios sylvicoles : exemples du modèle de cohortes CAFOGROM élaboré à Tapajos par Alder (1994) et du modèle matriciel de Favrichon (1995) construit à partir des données de Paracou ;
- modèles individuels indépendants de la distance, dont la vocation est identique à celle des précédents : modèle dendrométrique comme DIPSIM de Ong et Kleine (1996) ou de vocation plus large allant de la prédiction à la compréhension de certains mécanismes : modèles fonctionnels de trouée (KIAMBRAM de Shugart et al., 1980), FORICO (Doyle, 1981, cité par Shugart, 1984), FORMIX2 (Bossel et Krieger, 1994), etc.

Il existe encore très peu de modèles individuels spatialement explicites essentiellement du fait du manque de données disponibles sur une période de temps suffisante, tout particulièrement en ce qui concerne les processus de régénération. Or, ces modèles nous paraissent intéressants pour plusieurs raisons théoriques ou pratiques :

- ils partagent avec les autres modèles individuels le fait de s'intéresser plus précisément à l'arbre, dont nous avons souligné le rôle clé à la fois en tant que niveau d'organisation privilégié à l'interface entre échelles micro et macro, et en tant qu'objet d'étude commun à différentes disciplines scientifiques s'intéressant au fonctionnement de l'écosystème forestier ;
- la spatialisation, dont nous avons montré qu'elle n'était pas anodine en terme de conséquences sur le fonctionnement du système global simulé : (i) les rend plus cohérents avec les deux principes de base de la biologie rappelés par Huston et al. (1988) : unicité de l'individu et localité de l'influence exercée par l'environnement. Ces caractéristiques prennent toute leur importance dans un milieu aussi spatialement hétérogène que la forêt dense tropicale humide ; (ii) oblige à la mise en place raisonnée de modèles de régénération, élargissant ainsi le champ des possibles en matière d'investigation de mécanismes et de questionnement scientifique : déterminisme des liaisons juvéniles/adultes, genèse et maintien des répartitions spatiales, influence de divers types de perturbation sur la dynamique des espèces à répartition agrégative, etc. ; (iii) rend possible le couplage avec tout type d'information spatialisée contenue, par exemple, dans un SIG ;
- ils offrent enfin la possibilité de s'affranchir des scénarios sylvicoles classiques basés sur des règles systématiques d'exploitation et d'éclaircie, en ciblant les interventions sur les individus les plus intéressants : la mise au point et/ou le test de sylvicultures mieux adaptées à la structure et à la composition du peuplement est ainsi envisageable ce qui correspond à une demande réelle, au moins de la part du gestionnaire en Guyane.

Au-delà de la synthèse et de la mise en forme de l'information indispensables à leur élaboration, les modèles individuels spatialement explicites nous paraissent ainsi constituer des outils idéaux de recherche, de planification expérimentale et de dialogue interdisciplinaire, toutes choses dont nous avons besoin pour progresser efficacement et rapidement dans la compréhension du fonctionnement de la forêt tropicale humide. Ils doivent également pouvoir être à terme des

outils de prédiction, même si leur précision risque au moins dans un premier temps d'être inférieure à celle que l'on peut attendre de modèles plus empiriques comme les modèles de peuplement avec distribution.

Rappelons qu'un modèle de dynamique forestière a déjà été élaboré à Paracou (Favrichon, 1995) : modèle de peuplement avec distribution, il constitue le premier élément de base d'un modèle hiérarchique. Nous voulons construire le deuxième élément qui nous donnera à terme, avec le modèle de trouée élaboré par Picard (thèse en cours) le moyen d'explorer les conséquences d'un changement d'échelle.

CHAPITRE 3 - CONSIDÉRATIONS SUR DIFFÉRENTS CHOIX ET MÉTHODES DE TRAVAIL

Dans ce chapitre, nous exposons et justifions une série de choix préliminaires indispensables à la mise en route de notre travail de modélisation. Ils concernent le traitement de l'information « espèce », le pas de temps du modèle de dynamique, les périodes retenues pour l'étude sachant que douze campagnes sont disponibles dans la banque de Paracou, les types de sous-modèles élaborés et l'évaluation effectuée tant à leur niveau qu'à celui du modèle global. Le dernier paragraphe retrace les grandes étapes du travail.

3.1 - Traitement de l'information « espèce »

3.1.1 - Espèce « grise »

L'essentiel du travail présenté dans le cadre de cette thèse a porté sur un peuplement "gris", c'est-à-dire au sein duquel aucune espèce n'a été distinguée. Ce choix, qui peut paraître a priori surprenant lorsque l'on prétend vouloir construire un "laboratoire virtuel d'expérimentation sylvicole" dans un milieu plurispécifique, résulte d'un certain nombre de faits incontournables :

- distinguer une espèce au sein du peuplement gris suppose que l'on possède des connaissances suffisantes (dont un minimum de connaissances chiffrées) sur l'ensemble de son cycle biologique. Le dispositif de Paracou permet d'avoir une information relativement bien quantifiée sur la croissance et sur les structures populationnelles, mais nettement moins sur les phénomènes de mortalité du simple fait qu'une détermination botanique plus précise n'a été entreprise qu'en 1993. Plus critique est le problème de la régénération. N'oublions pas, en effet, que travailler sur un modèle individuel **spatialisé** impose d'être capable d'associer à chaque point de l'espace une probabilité d'apparition d'un nouvel individu, ce qui est relativement simple lorsque l'on s'adresse à une espèce grise mais nettement plus compliqué pour une espèce particulière. Dans la plupart des cas (et uniquement pour les espèces bien déterminées !), les informations disponibles concernant des éléments tels que phénologie de la reproduction, distances de dissémination des graines, installation et survie des plantules etc. sont essentiellement qualitatives et obligent, dans le cadre de la modélisation, à faire de nombreuses hypothèses qu'il faut tester. Le modèle que nous avons choisi de construire peut servir à ce genre de travail, mais la complexité de la tâche ne doit pas être sous-estimée ; nous avons ainsi "tenté l'aventure" avec l'Angélique (*Dicorynia guianensis*) pour laquelle l'INRA dispose à Paracou de données quantifiées sur différents stades de la régénération. Cela nous a permis de compléter notre simulateur avec un module "Stade Juvénile" détaillé (voir § 7.2.2.5 au chapitre 7) mais les résultats obtenus sont trop partiels pour pouvoir être présentés dans le cadre de ce travail ;

- si l'on peut envisager de distinguer quelques espèces particulières dans le simulateur, il ne peut être question de les distinguer toutes (d'abord parce que nous n'en sommes botaniquement pas capables, ensuite parce que la faiblesse des effectifs devient très vite un facteur limitant à la construction de sous-modèles spécifiques, enfin parce que la quantité de paramètres impliqués rendrait impossible l'analyse du comportement du système : voir l'exemple du modèle SORTIE de Pacala et *al.*, 1996). Par contre il est tout à fait possible de travailler de manière exhaustive sur des regroupements spécifiques « judicieusement » constitués en fonction des objectifs à atteindre ;
- travailler **dans un premier temps** toutes espèces confondues nous a permis de limiter le nombre de sous-modèles à construire tout en fournissant des données suffisantes pour la conception et la construction d'une première plate-forme informatique de simulation ainsi que pour l'étude de son comportement.

3.1.2 - Quelques mots sur les groupes d'espèces

Favrillon (1994, 1995) a réalisé une synthèse bibliographique sur les différentes méthodes d'établissement de groupes d'espèces en forêt tropicale. Il montre comment s'est imposée progressivement la notion de l'existence d'un continuum des comportements spécifiques, quels que soient les critères pris en compte (cela va de l'autécologie des plantules à certaines caractéristiques technologiques), rendant toute classification partiellement subjective et dépendante des objectifs de l'opérateur. Cette constatation est particulièrement bien illustrée par Collinet (1997) à Paracou.

Favrillon a inclus dans son modèle à compartiments en temps discret cinq groupes d'espèces issus d'une « analyse statistique des seuls paramètres quantitatifs nécessaires à la construction de ce modèle » : diamètre moyen des individus, accroissements annuels par classes de diamètre en parcelles témoins et en parcelles traitées, taux de recrutement en parcelles témoins et en parcelles traitées. Il s'est attaché à montrer que ces groupes présentaient une certaine homogénéité et une certaine signification écologique au regard du mode de dissémination et de la taille des graines, de l'écologie des plantules, de la densité du bois ou du type de répartition spatiale. Il a ainsi essayé de réaliser des « groupes fonctionnels » simultanément homogènes du point de vue des différentes composantes de la dynamique forestière, plus simples à manipuler dans un modèle matriciel (le terme « fonctionnel » fait donc ici référence à une fonction multiple).

L'approche de Vanclay (1991a et b, 1992) en forêt tropicale humide du nord-est du Queensland est différente. Ses travaux sont également orientés vers la modélisation, mais il s'agit cette fois de modélisation individuelle et la distinction est clairement faite entre les différentes composantes modélisées (voir Tableaux a3 à a5 en annexe 6). Son souci est d'obtenir des groupes homogènes du point de vue respectif de la croissance, de la mortalité et de la régénération, sans limitation a priori du nombre de groupes et sans se préoccuper des chevauchements inévitables. On peut cette fois parler réellement de groupes « fonctionnels » homogènes vis-à-vis d'une fonction bien identifiée, ce qui limite les ambiguïtés et facilite les analyses tout en rendant possible une représentation plus précise et plus réaliste du comportement des espèces dans un simulateur. Cette approche ne nous paraît pas incompatible avec l'existence d'une « signification écologique » : Favrilion (1995) note à propos du travail de Vanclay que « Le principal problème est que les groupes sont différents suivant le paramètre étudié. Chaque classement est bon pour chaque critère pris individuellement mais ces

groupements n'ont pas forcément de signification écologique (certains groupes contenant à la fois des espèces héliophiles et des espèces tolérantes ou des émergentes et des espèces de sous-bois) ». Il est clair qu'un comportement écologique cohérent et homogène va naître du croisement, dans le simulateur, des différentes informations apportées par chaque groupe. Le fait qu'une espèce de sous-bois appartienne à un groupe de croissance A et à un groupe de régénération B auquel appartient également une espèce émergente dont la croissance est décrite par C ne pose pas de problème particulier. Cela signifie simplement que l'espèce de sous-bois appartient à un sous-groupe « écologiquement homogène » AB et l'espèce émergente à un sous-groupe « écologiquement homogène » CB.

Nous avons utilisé l'approche de Vanclay dans notre travail sur la croissance pour aboutir à la constitution de quinze groupes d'espèces dotés chacun de leur modèle, prêts à être implémentés dans un simulateur (voir § 4.5.3.3, nous parlerons de « groupes de croissance »). Le même type de travail reste à faire pour la mortalité et surtout pour la régénération (et/ou le recrutement) : en effet, rattacher une espèce à un groupe de croissance est une chose, savoir comment faire réapparaître un individu de cette espèce dans le système simulé en est une autre. Seule la constitution de groupes de régénération permettra de résoudre ce problème.

3.1.3 - Espèce ou groupe d'espèces ?

Travailler sur certaines espèces identifiées au sein du simulateur, ou bien travailler sur des groupes d'espèces sont deux options qu'il est possible de prendre : elles dépendent de l'objectif de l'utilisateur. Si l'objectif consiste à étudier les conditions de genèse et de maintien de la répartition spatiale d'espèces comme *Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea* ou *Vouacapoua americana*, implémenter le cycle de vie complet de ces espèces au sein d'un peuplement gris présente un réel intérêt. S'il s'agit de tester l'influence de l'exploitation répétée d'un groupe d'espèces sur la dynamique et la composition floristique du peuplement à moyen terme, l'implémentation de groupes d'espèces judicieusement constitués doit être privilégiée. Les deux problématiques ne s'excluent évidemment pas et peuvent parfaitement coexister au sein de la base de données qui doit alimenter le simulateur sous forme de modèles statistiques.

Notre travail basé sur une espèce « grise » ne constitue qu'une toute première étape : le système se complexifiera progressivement et nécessairement dès que l'on cherchera à formuler des questions précises. Cette complexification n'ira sans doute pas sans une augmentation des difficultés d'analyse et d'interprétation des résultats, sans garantie d'obtenir en final un système simulé réaliste. Mais chaque étape franchie, quelle que soit l'issue atteinte, apportera quelque chose en terme de mise en forme ou d'acquisition de connaissances, voire de produit scientifique.

3.2 - Pas de temps du modèle de dynamique

Ce point a été rapidement évoqué au paragraphe 1.2.4.1. Les données disponibles dans la base de Paracou sont, comme nous l'avons vu, entachées d'imprécisions mais aussi d'erreurs plus ou moins importantes selon la taille des arbres, liées entre autres à la difficulté de positionner correctement le ruban mesureur sur le niveau de peinture. Pour en limiter les effets nous avons choisi, lors de la mise au point du sous-modèle de croissance, de travailler sur des données d'accroissement individuel "lissées" sur trois années consécutives ce qui a imposé, par la suite, le pas de temps du modèle global.

Les pas de temps choisis par les différents auteurs cités au chapitre 2 sont très variables. Ils vont de un an (JABOWA de Botkin et *al.*, 1972 ou STEMS de Belcher et *al.*, 1982) à dix ans (Stand Prognosis de Wykoff et *al.*, 1982), les pas de deux à cinq ans étant les plus fréquents. Au-delà des contingences pratiques imposées par la disponibilité en données issues d'inventaires (les modèles utilisant des pas de un an sont généralement inférés de calibrations sur des périodes plus longues), différents éléments théoriques sont invoqués dans le choix des pas de temps, plus particulièrement :

- l'influence différée des traitements sylvicoles sur la croissance, la mortalité et le recrutement, qui impose le choix de pas de temps longs d'au minimum trois ans pour la mortalité et jusqu'à dix ans pour la croissance et le recrutement. En effet, dans les quelques années suivant une exploitation forestière on assiste : (i) à une mortalité accrue des individus subsistant dans les parcelles, du fait des blessures et/ou des déséquilibres infligés par les opérations d'abattage et de débardage. Durrieu de Madron (1993) a montré qu'à Paracou ces phénomènes dépendaient de l'intensité de l'exploitation, qu'ils se manifestaient pour l'essentiel dans les quatre ans suivant l'intervention et restaient supérieurs à la normale pendant une période inférieure à dix ans ; (ii) à une augmentation des accroissements individuels, immédiate et d'autant plus importante (mais dans une certaine limite) que la place libérée est importante : cet effet se poursuit donc sur une période plus longue que celle qui caractérise la mortalité. Les expérimentations sylvicoles menées au Surinam montrent qu'elle est de l'ordre de huit ans (de Graaf, 1986) ; (iii) à une augmentation du recrutement d'autant plus importante que la place libérée est importante. Ce recrutement est différé dans le temps, la période de latence dépendant du type d'espèce recruté et donc elle aussi de l'intensité de l'exploitation ;
- la nécessité de disposer de trois points dans le temps pour calibrer la plupart des modèles de mortalité, la variable indépendante utilisée étant souvent un accroissement au cours de la période précédant celle sur laquelle le phénomène est observé. On utilise de ce fait l'intervalle de temps séparant deux inventaires consécutifs, en général bien inférieur à dix ans ;
- la nécessité de décrire aussi correctement que possible différents processus de régénération, qui impose le choix de pas de temps courts. En effet, les processus de floraison, de fructification et de dissémination se produisent généralement à l'échelle de l'année, deux à trois ans maximum. Il faut également pouvoir gérer correctement le problème de la survie des graines : la solution la plus simple dans le cas d'un modèle de dynamique « classique » consiste à supposer que tout le stock de graines disséminé disparaît au cours d'un cycle de simulation, soit sous forme de plantule installée et prise en charge par un modèle de croissance quelconque, soit sous forme d'individu, graine ou jeune plantule de l'année, non viable. En forêt dense humide, l'entrée en dormance sur une longue durée (plus de deux ou trois ans) caractérise en majorité les espèces pionnières (Lescure et *al.*, 1990). Or, la gestion des graines de ces espèces peut se faire de manière simple dans un modèle d'arbre, en supposant par exemple que sous certaines conditions, existe en tout point de la forêt un stock permanent en attente d'une ouverture dans le couvert. En revanche, les graines de la plupart des espèces structurantes ou dryades au sens de Van Steenis (1956, cité par Riéra et *al.*, 1990) germent très rapidement après leur arrivée au sol (Bazzaz et Pickett, 1980) : la mortalité est massive dans les un à deux ans qui suivent, période au terme de laquelle on peut considérer que le stock de graines provenant d'une vague de dissémination a disparu. Le choix d'un pas de temps court calé sur ce phénomène simplifie la gestion de l'entrée de nouveaux individus dans le système.

Favrillon (1995) a choisi de travailler avec un pas de temps de deux ans. Il justifie cette décision en invoquant : (i) l'imprécision sur les mesures, trop importante pour travailler avec un pas de temps de un an ; (ii) la nécessité de disposer de suffisamment de périodes consécutives pour tester par exemple la stationnarité de sa matrice de passage. Notre marge de manoeuvre étant plus grande du fait de l'accumulation de campagnes de données supplémentaires, un pas de temps de trois ans nous a paru présenter davantage de garanties au vu de ce qui vient d'être exposé. Il n'est :

- ni trop court pour permettre au lissage d'être effectif et pour pouvoir prendre en compte l'essentiel de l'effet différé des traitements sylvicoles sur l'accroissement des individus et le taux de mortalité (voir Tableau 3.1 ci-dessous) ;
- ni trop long pour rendre possible (i) une étude plus approfondie de la régénération de certaines espèces et (ii) la calibration des sous-modèles sur une période de trois ans post-traitement tout en disposant de trois années de données supplémentaires pour les évaluer quantitativement en fonction du temps.

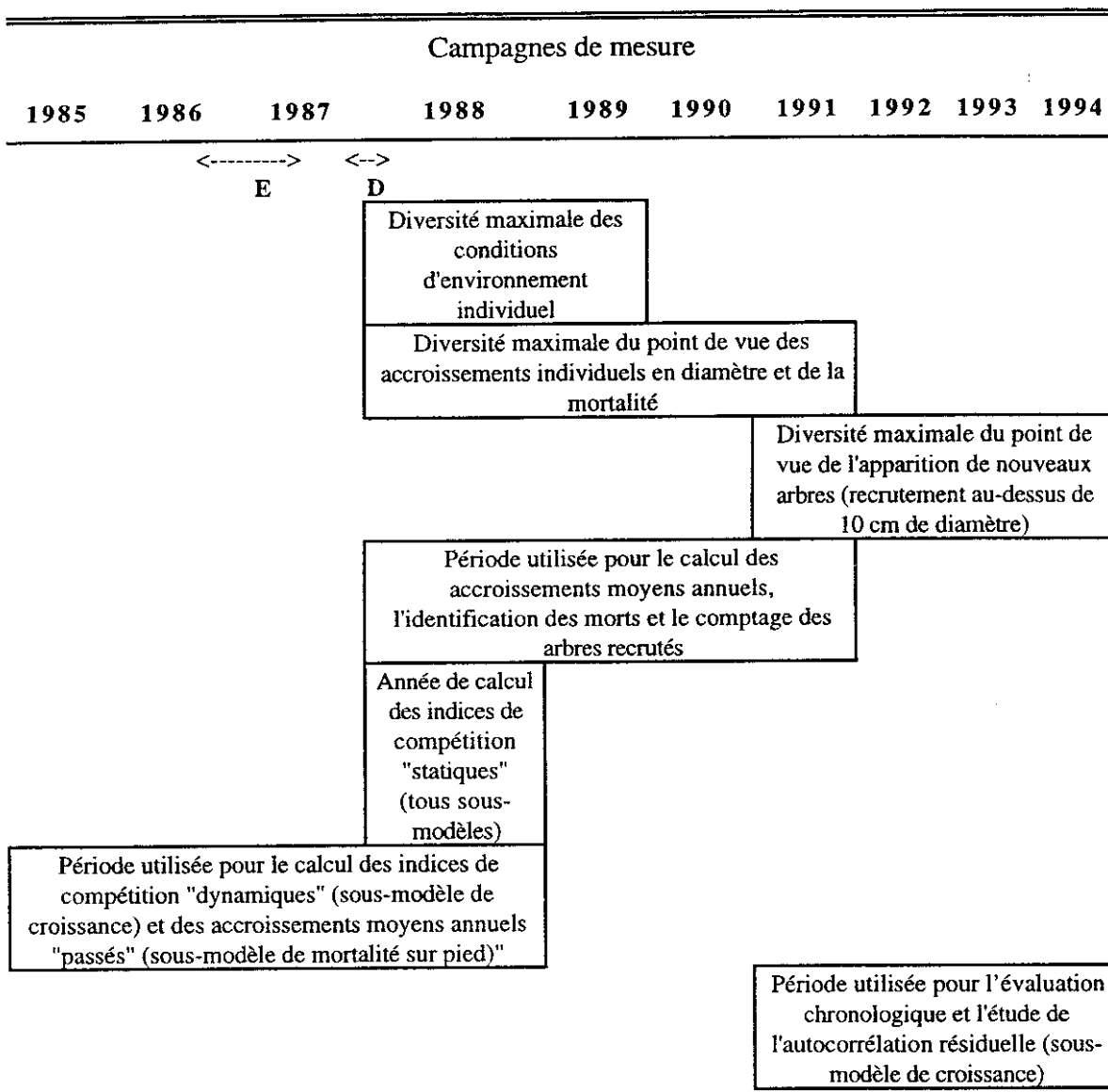
3.3 - Choix des périodes d'étude

Chaque sous-modèle construit (croissance, mortalité, recrutement) devait rendre compte du plus grand éventail possible de situations individuelles, allant des environnements très contraignants rencontrés en parcelle témoin, loin de toute trouée, aux environnements très ouverts créés par les interventions sylvicoles. Il était donc important pour cela de calibrer les modèles en utilisant la période présentant une hétérogénéité maximum à la fois des situations environnementales à l'instant t et des réactions des individus entre t et $t+3$. Le Tableau 3.1 présente la situation à Paracou et les choix effectués compte-tenu du pas de temps choisi.

Les modèles de croissance et de mortalité ont été calibrés en utilisant les deux périodes successives 1985-1988 et 1988-1991, la période 1991-1994 offrant la possibilité d'évaluer quantitativement les modèles sur une période différente et de calculer une éventuelle autocorrélation temporelle des résidus. Ce choix appelle quelques commentaires :

- en ce qui concerne les accroissements, il est clair que l'effet traitement s'étend au-delà des trois années 1988 à 1991 prises en compte. Cet effet est partiellement compensé par la forme du modèle de croissance que nous présentons au chapitre 4 : en effet, nous faisons dépendre l'accroissement au cours d'une période t à $t+3$ à la fois d'une évolution de la compétition entre $t-3$ et t et de la situation environnementale à l'instant t . Cette dernière demeurant faible tant que le recrutement n'a pas compensé la mortalité, l'effet induit sur les accroissements perdure au-delà des trois ans. Nous verrons cependant que cela ne suffit pas à donner des prédictions réalistes et nous serons amenés à introduire une autocorrélation temporelle dans les simulations ;
- en ce qui concerne la mortalité, le graphique de la Fig1.12 montre qu'au-delà de la période 1988-1991, la situation tend à se régulariser sur l'ensemble des parcelles même si le taux de mortalité demeure plus élevé qu'en parcelle témoin ;
- le graphique de la Fig1.13 montre clairement que le recrutement, s'il a augmenté pendant la période 1988-1991 à la suite des traitements sylvicoles, présente une intensité et une diversité maximales sur la période 1991-1994. Nous n'avons pas compensé cet effet dans le modèle et il se trouve, comme nous le verrons, à l'origine de dysfonctionnements dans le comportement des peuplements simulés.

Tableau 3.1. Interventions sylvicoles sur le dispositif et périodes prises en compte pour la construction des sous-modèles. NB : les inventaires sont réalisés en fin d'année.



E : exploitation forestière, qui s'est déroulée du 6/10/86 au 21/05/87.

D : éclaircie par dévitalisation réalisée entre le 8/12/87 et le 22/01/88.

3.4 - Choix de la forme théorique des différents sous-modèles

3.4.1 - Le modèle de croissance

Nous avons retenu l'approche « *potentiel*réducteur* » pour construire notre modèle de croissance individuel. La composante « *potentiel* », censée représenter les potentialités de croissance intrinsèques des individus sur le site, est décrite par un modèle de type sigmoïde pour rendre compte des processus théoriques d'anabolisme et de catabolisme dont dépend leur développement. La composante *réducteur* traduit l'effet a priori déprimant de l'environnement sur la croissance avec une hypothèse sous-jacente : les relations entretenues entre un arbre et ses voisins sont essentiellement des relations de compétition et ce sont elles qui, une fois prise en

compte l'appartenance à une espèce, déterminent la réponse d'un individu à un traitement sylvicole. Nous avons cherché à les quantifier en utilisant des indices empiriques.

Nous verrons au chapitre 4 que différents essais de calibration nous ont conduit à modifier légèrement cette manière de voir les choses

L'utilisation d'une forme « fonctionnelle », ou « semi-empirique » selon Martin et Ek (1984), pour décrire la croissance nous a paru préférable à celle d'une forme totalement empirique comme un modèle linéaire à base de polynômes éventuellement plus efficace : cela garantit en effet le maintien d'un comportement raisonnable de la variable prédite quelle que soit la configuration environnementale. L'argument développé par Snee (1977) (voir début du § 2.4.2.1) en faveur de l'utilisation de modèles capables de prédictions correctes en dehors de leur domaine de calibration, invoquait le risque encouru lorsque le modèle « échappait » à son concepteur et pouvait être utilisé de manière abusive. Nous nous trouvons ici, d'une certaine manière, dans le même type de situation : le modèle de croissance étant destiné à interagir de manière autonome avec d'autres sous-modèles au sein d'un modèle global, sans aucune contrainte particulière imposée « par le haut », il n'était pas possible de garantir les conditions de son utilisation au cours des simulations.

3.4.2 - Les modèles de mortalité

Dans son étude sur Paracou, Durrieu de Madron (1993) a montré que la mortalité naturelle sur le dispositif était de type « régulier » selon la classification présentée au Tableau 2.1, chapitre 2. En cette matière Riéra (1995), s'appuyant sur les travaux de différents auteurs, distingue les cas suivants :

- arbre mort sur pied ;
- chablis élémentaire : chute d'un seul arbre ;
- volis : chute d'une branche ou d'une partie de l'arbre ;
- chablis multiple : chute de plusieurs arbres ;
- chablis complexe : chutes décalées dans le temps de plusieurs arbres.

Dans la base de données de Paracou, on dispose d'une information sur trois types de mortalité naturelle : la mortalité sur pied, la mortalité par chablis primaire et la mortalité par chablis secondaire. Le chablis primaire correspond à l'arbre qui crée l'ouverture et le chablis secondaire désigne l'arbre éventuellement détruit par la formation d'un chablis primaire, l'ensemble des deux constituant le chablis multiple. Le chablis complexe peut n'être constitué que de chablis primaires, ou bien d'une série de chablis multiples. Le volis est considéré comme un chablis lorsque la rupture se produit à une hauteur n'autorisant pas, a priori, la survie des individus.

Sur le dispositif, la mortalité naturelle se partage pour part à peu près égale en effectifs entre mortalité sur pied et mortalité par chablis primaires et secondaires (voir § 1.2.4.1, sous-paragraphe *mortalité*). La nécessité de représenter ces deux types de phénomènes était impérative, eu égard au rôle très différent qu'ils peuvent jouer dans la dynamique du peuplement : la mortalité sur pied s'accompagne en effet préférentiellement d'un processus de substitution (Loffeier, 1989, Pascal, 1995) alors que les chablis donnent naissance à des trouées de taille plus ou moins importante dont dépend la remise à zéro totale ou partielle de la sylvigénèse.

En ce qui concerne les chablis proprement dits, nous avons naturellement distingué chablis primaires et chablis secondaires, le déterminisme de leur occurrence étant tout-à-fait différent : les chablis secondaires sont directement liés aux chablis primaires et, à la suite des analyses détaillées de Durrieu de Madron (1993), on peut établir des règles simples pour les relier. L'examen spécifique des chablis primaires nous a permis d'établir une liaison avec une variable caractéristique du peuplement qui n'était pas décelable tous chablis confondus.

Disposant des données nécessaires nous avons donc ajusté séparément, par régression logistique (Monserud, 1976, Vanclay, 1991b, voir méthode exposée au § 2.3.2.1), deux modèles décrivant respectivement la probabilité d'occurrence d'une mort sur pied et d'un chablis primaire. L'occurrence des chablis secondaires est déduite de manière simple de celle des chablis primaires et fait intervenir la distance au pied du chablis primaire et la direction de chute de l'arbre.

La modélisation de la mortalité par chablis nous a permis de reproduire les chablis multiples. Un problème plus délicat concernait le phénomène du « chablis complexe ». Durrieu de Madron (1993) a montré que : (i) sur quatre années étudiées, plus d'un quart des chablis primaires se produit au bord ou à proximité immédiate d'une trouée, le phénomène étant d'autant plus important que l'année a été pluvieuse ; (ii) environ un tiers des trouées apparaissant à un instant t évolue en chablis complexe au cours des deux années qui suivent. Ce phénomène, déjà décrit par Hartshorn (1980), devait donc être pris en compte au sein d'un seul cycle de simulation par renforcement de la probabilité de chute au voisinage d'une trouée : nous l'avons décrit au moyen d'un modèle logistique mais pour le moment de manière purement arbitraire.

La mortalité induite par les traitements sylvicoles a été traitée de manière simplifiée en assimilant un arbre exploité à un chablis primaire, induisant des dégâts sous forme de chablis secondaires et un arbre dévitalisé à un arbre mort sur pied, n'entraînant donc pas de dégâts au peuplement résiduel. Il s'agit d'une simplification dans la mesure où :

- l'élimination de certains individus sur le tracé des pistes de débardage n'a pas été considéré, non plus que les blessures infligées aux arbres lors de la circulation des engins et du débardage des grumes qui peuvent entraîner la mort à plus ou moins brève échéance ;
- l'opération de dévitalisation minimise les dégâts causés au peuplement résiduel lors de la chute des individus traités (le houppier s'est préalablement et progressivement désagrégé) mais ne les élimine pas totalement. Durrieu de Madron (1993) estime qu'il les réduit aux deux-tiers par rapport à ceux qui sont dus à des chablis primaires « sains » de diamètre équivalent.

En résumé, quatre modèles de mortalité ont été construits dans le cadre de ce travail : (i) un modèle de mortalité sur pied, ajusté par régression logistique sur les données disponibles ; (ii) un modèle de mortalité par chablis primaire, ajusté de la même manière ; (iii) un ensemble de règles permettant de localiser les chablis secondaires éventuels lorsqu'un chablis primaire a eu lieu et (iv) un modèle de mortalité « par chablis complexe », de type logistique, déterminé de manière arbitraire. Il n'est mis en oeuvre qu'en cas de chablis primaire de gros diamètre. Aucun effet spécifique des traitements sylvicoles n'est pour l'instant pris en compte. Nous n'avons pas davantage traité l'aspect « constitution de groupes fonctionnels de mortalité » qui, s'il doit certainement faire l'objet d'une étude plus approfondie, ne nous paraissait pas prioritaire : la mortalité a été traitée toutes espèces confondues.

3.4.3 - Le traitement de la régénération

La description des processus de régénération reste une tâche malaisée en raison de la nature des connaissances accumulées (souvent qualitatives) et/ou de la dispersion des données existantes. Alder (1995) reconnaît ainsi que : « Development of an effective regeneration model for a single species requires considerable detailed research. To do so for a large number of species, as is required for modelling the natural regeneration of tropical moist forest, is a formidable task ».

A ce jour, les informations collectées sur la régénération et stockées dans la base de données de Paracou sont nombreuses, diversifiées, mais malheureusement difficiles à utiliser pour calibrer des modèles de régénération, sauf en ce qui concerne quelques espèces abondantes. Le problème principal tient à la non prise en compte de la localisation des semenciers potentiels et à la mauvaise appréhension de la régénération « installée », qui rend tout travail espèce par espèce illusoire. A notre connaissance et d'une manière plus générale, peu d'espèces ont fait en Guyane l'objet d'une étude complète systématique portant sur l'ensemble de la chaîne floraison -> apparition d'un nouvel individu dans le peuplement (mais voir les travaux de Forget, 1988).

Pour pouvoir faire fonctionner le modèle global de dynamique forestière, il nous fallait cependant impérativement disposer de règles de création de nouveaux individus dans le peuplement, cycle après cycle. Nous avons travaillé à deux échelles :

- à l'échelle du peuplement « gris » qui ne doit constituer qu'une étape vers une complexification progressive intégrant mieux l'information espèce, nous avons décidé de construire directement un modèle de recrutement. Ce modèle décrit la probabilité d'apparition toutes espèces confondues, au cours d'un cycle donné, d'individus faisant plus de 10 cm de diamètre à l'intérieur d'une maille carrée de 100 m². Il est ajusté par régression logistique généralisée ;
- à l'échelle de l'espèce : nous nous sommes intéressés, pour différentes raisons déjà exposées précédemment, à l'une des espèces les mieux connues et les plus étudiées en Guyane : l'Angélique (*Dicorynia guianensis*). Notre premier objectif était de mettre en place un vrai module de gestion de la régénération qui n'avait pas été possible avec les données « grises » et d'utiliser l'Angélique en tant qu'espèce « modèle » pour ce faire. Ce travail a permis de mettre en lumière les difficultés liées à ce genre d'entreprise et les défaillances du système actuel d'inventaire.

3.5 - Méthodes d'évaluation utilisées

3.5.1 - Évaluation des sous-modèles de régression

Nous avons choisi de travailler, malgré tous les problèmes qui peuvent être liés à cette technique, selon un schéma de « *cross-validation* » tel que décrit par Snee (1977) ou Power (1993). Les différents sous-modèles de croissance, de mortalité et de recrutement ont donc été ajustés sur un jeu de données de calibration et évalués quantitativement à l'aide d'un jeu de données indépendant. Le choix respectif des deux jeux a été réalisé en tenant compte des règles suivantes :

- conservation du cadre des parcelles, par souci de simplicité ;
- inclusion, dans le jeu de calibration, de parcelles concernées par les quatre types de traitement sylvicole pour que chaque sous-modèle puisse autant que possible rendre compte de l'ensemble des situations environnementales rencontrées sur le dispositif ;
- constitution d'un jeu de données indépendant ayant le même type de profil que le jeu de données de calibration pour pouvoir disposer, au minimum, de la même gamme de variation dans les situations.

Dans chaque type de traitement, nous avons donc tiré au hasard deux parcelles parmi les trois ayant été traitées selon la même règle : huit parcelles (1, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 12) ont ainsi servi aux ajustements des modèles, quatre parcelles (2, 3, 8, 11) étant laissées de côté pour l'évaluation quantitative : nous parlerons respectivement de parcelles « de calibration » et de parcelles « indépendantes » dans la suite du texte. Cette manière de procéder ne peut évidemment être optimale. D'autres solutions auraient été possibles, comme celle qui aurait consisté à s'affranchir du cadre des parcelles et à raisonner directement en terme de situations environnementales individuelles, mais cela aurait été plus lourd à mettre en oeuvre.

Le sous-modèle qui a fait l'objet de notre attention principale est celui que nous avons ajusté à nos données de croissance. Nous nous sommes attachés à l'étude de ses propriétés comportementales ainsi qu'à la logique des valeurs obtenues sur certains de ses paramètres. Une évaluation quantitative a été réalisée en utilisant plusieurs des statistiques présentées en annexe 2, § 4.2. Elle a porté :

- sur les résidus des différents modèles de régression testés ;
- sur les écarts entre prédictions et observations sur les parcelles indépendantes ;
- sur les écarts entre prédictions et observations sur les parcelles de calibration mais pendant la période 1991-1994, postérieure à celle qui a servi à l'ajustement des modèles (voir Tableau 3.1).

Enfin, pour pallier la perte d'information due à la soustraction d'une partie des données pour constituer un jeu indépendant, nous avons eu recours à la technique du « *jackknife* » qui nous a permis à la fois de quantifier les problèmes liés au « *data-splitting* » et d'obtenir une estimation finale moins biaisée des paramètres du modèle de croissance reconnu comme a priori le plus intéressant.

Les modèles de mortalité et de recrutement n'ont été étudiés que de manière très rapide. Nous avons vérifié que leur comportement global était logique au regard de ce que nous connaissons du fonctionnement de l'écosystème forestier. Le principal critère d'évaluation qualitative nous a été fourni de manière indirecte par l'étude de leur comportement au cours du temps lors des simulations.

3.5.2 - Évaluation du modèle global

Le comportement global du modèle de dynamique, une fois tous les sous-modèles placés en situation d'interaction dans le simulateur, a été évalué sous une forme essentiellement qualitative. Seul le fonctionnement du peuplement « gris » a été étudié. Nous avons vérifié qu'en situation non perturbée :

- les principaux modèles de mortalité (mortalité sur pied, mortalité primaire et mortalité secondaire) et le modèle de recrutement généraient des résultats plausibles à court, moyen et long terme en situation non perturbée ;
- le modèle de croissance générait des courbes de croissance individuelle d'allure logique et interprétable ;
- les temps de demie-vie observés au cours des différentes simulations réalisées prenaient des valeurs comparables à celles calculées par Durrieu de Madron (1993) sur le dispositif ;
- la structure diamétrique du peuplement ainsi que la distribution de fréquence des indices de compétition évoluaient de manière raisonnable ;
- les paramètres de peuplement, effectif et surface terrière ramenés à l'hectare, faisaient de même.

Les termes « plausible » et « raisonnable » renvoient aux caractéristiques de structure et de dynamique des parcelles témoins à Paracou, dans la mesure où l'on admet qu'elles se trouvent dans un état stable. La stabilité est définie selon Chesson et Huntly (1988, cités par Favrichon, 1995) comme étant la « capacité d'une communauté à retrouver son état initial après une perturbation forte d'une de ses composantes ». Ce sujet est discuté en détail par Favrichon (1995). S'il n'est pas possible de conclure quant à la stabilité de la composition floristique sur les parcelles témoins du fait d'un recul insuffisant dans le temps, les très faibles fluctuations de la surface terrière totale sur onze ans (voir Tableau 1.4, chapitre 1) et l'absence d'exploitation historiquement reconnue sur la zone d'implantation du dispositif permettent de considérer que le peuplement se trouve en état d'équilibre, ou plutôt dans un état « stationnaire » dont on suppose qu'il est stable (voir discussion à propos des notions de « stationnarité », « équilibre » et « stabilité » dans Franc et Picard, 1997).

Nous avons également étudié le comportement simulé du peuplement à la suite de trois types de perturbations : 1) une exploitation modérée en partant de la situation observée sur la parcelle 9 (T₁) en 1988 ; 2) une exploitation « lourde » suivie d'une éclaircie par dévitalisation en partant de la parcelle 8 (T₃) toujours en 1988 ; 3) une coupe à blanc en partant d'une parcelle « vide », et vérifié que les paramètres de peuplement évoluaient là encore de manière raisonnable. Le terme « raisonnable » fait cette fois référence aux résultats de simulation obtenus par Favrichon (1995) à Paracou ou sur la parcelle ARBOCEL, mais également à ceux de différents auteurs de modèles tels Shugart et *al.* (1980), Shugart (1984), Alder (1994, 1995), Pacala et Deutschman (1995) ou Pacala et *al.* (1996).

Nous n'avons pu réaliser d'évaluation quantitative rigoureuse du comportement global du modèle à partir des données disponibles dans la base de Paracou, par suite d'un recul tout-à-fait insuffisant dans le temps. Nous avons en effet toujours fait démarrer les simulations à partir de l'état réel de l'une des douze parcelles en 1988 (soit après les traitements sylvicoles) et ce faisant, l'évaluation ne pouvait porter que sur des observations réalisées en 1991 puis 1994 ce qui n'avait guère de sens étant données les fluctuations observées dans le comportement simulé.

3.6 - Grandes étapes du travail

Il s'est évidemment agi d'un travail itératif, mais certains points doivent être soulignés car ils nous paraissent conditionner une meilleure compréhension de ce qui suit.

Le travail de programmation de la plate-forme informatique a été réalisé en collaboration avec un étudiant en DEA du Laboratoire des Formes et d'Intelligence Artificielle (LAFORIA) de l'Université Paris VI. L'essentiel du code a été écrit et testé pendant l'année scolaire 1993-1994 par Caruso (1994), puis complété par ce dernier en 1995 avec le module complet de régénération. Ce schéma chronologique nous a obligé à élaborer, très vite, les principaux sous-modèles individuels : croissance, mortalité sur pied ou par chablis primaire ou secondaire et recrutement, indispensables au fonctionnement du simulateur. Ils ont été construits toutes espèces confondues.

De nombreux tests de comportement du simulateur ont été réalisés dès 1994 et tout au long de l'année 1995. Ils ont porté essentiellement sur le comportement qualitatif du modèle global et de chacun des sous-modèles en situation non perturbée et ils nous ont conduit :

- à modifier certains des sous-modèles (croissance, mortalité par chablis primaire et secondaire) ou à en rajouter d'autres (mortalité par chablis complexe), en retournant autant que possible aux données. Notons que la tentation a été forte de jouer sur la valeur des paramètres des fonctions implémentées dans le simulateur pour « corriger » un comportement manifestement défaillant du peuplement à un titre ou à un autre. Ce type de démarche trouve cependant vite ses limites, dans la mesure où les modifications apportées ne trouvent pas toujours de justification théorique et sont donc à la fois dangereuses (on « corrige » les sous-modèles pour parvenir à un comportement correct dans certaines situations, sans savoir si des dysfonctionnements ne seront pas induits lorsque la situation changera) et stériles en terme d'amélioration de la compréhension des mécanismes impliqués dans les dysfonctionnements observés. Nous l'avons évité au maximum ;
- à conserver au modèle de croissance une composante stochastique et à introduire une auto-corrélation temporelle (voir chapitres 4 et 8).

Nous avons par ailleurs procédé à une série d'essais visant à étudier la variabilité intrinsèque du système par répétition de simulations à conditions initiales fixées, de manière à avoir une idée de la validité des résultats observés au cours de simulations sans répétition. Ce travail demandant un temps machine considérable n'a été réalisé qu'une seule fois.

L'ossature conceptuelle, mathématique et informatique du simulateur une fois mise en place, nous avons repris en 1996 un travail plus approfondi des problèmes liés à la croissance qui nous a conduit : (i) à mettre en évidence un certain nombre d'effets résiduels sur le comportement individuel ; (ii) à mettre au point des « groupes fonctionnels de croissance » et (iii) à améliorer le modèle « gris » décrivant la croissance toutes espèces confondues. Ces améliorations assez tardives n'ont pu faire l'objet de tests approfondis de comportement dans le simulateur.

Le cheminement exposé ci-dessus explique en bonne partie :

- que les modèles de mortalité et de recrutement aient été peu approfondis au regard de ce qui a été fait pour la croissance ;
- que figurent, dans les simulations que nous présenterons au chapitre 8, des résultats obtenus avec des modèles de croissance non définitifs ;
- que les tests de comportement des peuplements simulés n'en soient qu'à leur tout début, de nombreuses améliorations restant à apporter aux sous-modèles constitutifs.

*DEUXIÈME PARTIE - MODÉLISATION DES
COMPOSANTES DE LA DYNAMIQUE
FORESTIÈRE À PARACOU*

Chapitre 4 - Étude et modélisation de la croissance

Chapitre 5 - Étude et modélisation de la mortalité

Chapitre 6 - Étude et modélisation du recrutement

Cette deuxième partie est consacrée à l'étude des différentes composantes de la dynamique forestière. Après avoir caractérisé les phénomènes, nous choisissons puis ajustons différents modèles statistiques aux données disponibles dans la base de Paracou. Le modèle de croissance fait l'objet d'une étude plus précise des effets subsistant sur les résidus, ainsi que d'une évaluation quantitative sur des données indépendantes.

CHAPITRE 4 - ÉTUDE ET MODÉLISATION DE LA CROISSANCE

Nous exposons et justifions ici notre formulation d'un modèle de croissance « toutes espèces confondues » pour le dispositif. Après avoir étudié son comportement et l'existence de divers effets résiduels, nous proposons d'améliorer son efficacité : (i) en introduisant l'information « espèce » par le biais de la constitution de groupes homogènes de croissance ; (ii) en prenant en compte une autocorrélation temporelle et (iii) en estimant ses paramètres et leur variabilité par la méthode du « *jackknife* ».

NB. Un récapitulatif des notations utilisées figure en début de texte.

4.1 - Choix de la variable "croissance" à prédire

La croissance d'un arbre i est supposée être correctement représentée par son accroissement annuel en diamètre à 1m30 ΔD_i . Nous avons choisi de travailler sur des données "lissées" sur trois années consécutives (voir § 1.2.4.1, sous-paragraphe *Croissance*), en ajustant sur quatre mesures successives de diamètre le modèle suivant :

$$D_{i,t} = a_i t + b_i + u_{i,t} \quad [1]$$

($D_{i,t}$ diamètre en cm de l'arbre i au temps t , a_i et b_i : paramètres à estimer, $u_{i,t}$ écart entre valeur prédite et observée). $\Delta D_i = a_i$ représente l'accroissement moyen annuel en diamètre de l'arbre i et l'imprécision liée aux mesures, sur cet accroissement, n'est plus que de $3/\pi$ mm⁹ au lieu d'être de $10/\pi$ mm sur un accroissement annuel brut. C'est la variable "dépendante" que nous voulons prédire à l'aide du modèle de croissance. Elle est calculée sur la période 1988-1991 (voir Tableau 3.1, chapitre 3) pour des arbres ne présentant aucune anomalie de codage dans les mesures de circonférence. Les données concernant les Palmiers ainsi que les arbres blessés lors de l'exploitation ou ayant survécu à la dévitalisation et donc susceptibles d'avoir modifié leur comportement ne sont pas utilisées.

Sur les huit parcelles retenues, 21623 arbres peuvent faire l'objet de ce calcul. La distribution des accroissements lissés est représentée sur le graphique ci-dessous.

⁹ Valeur maximum de l'imprécision sur a_i (erreur de $-5/\pi$ mm sur la première mesure et de $+5/\pi$ mm sur la dernière). Elle vaudrait $3,3/\pi$ mm si l'on effectuait un simple calcul de moyenne sur les diamètres.

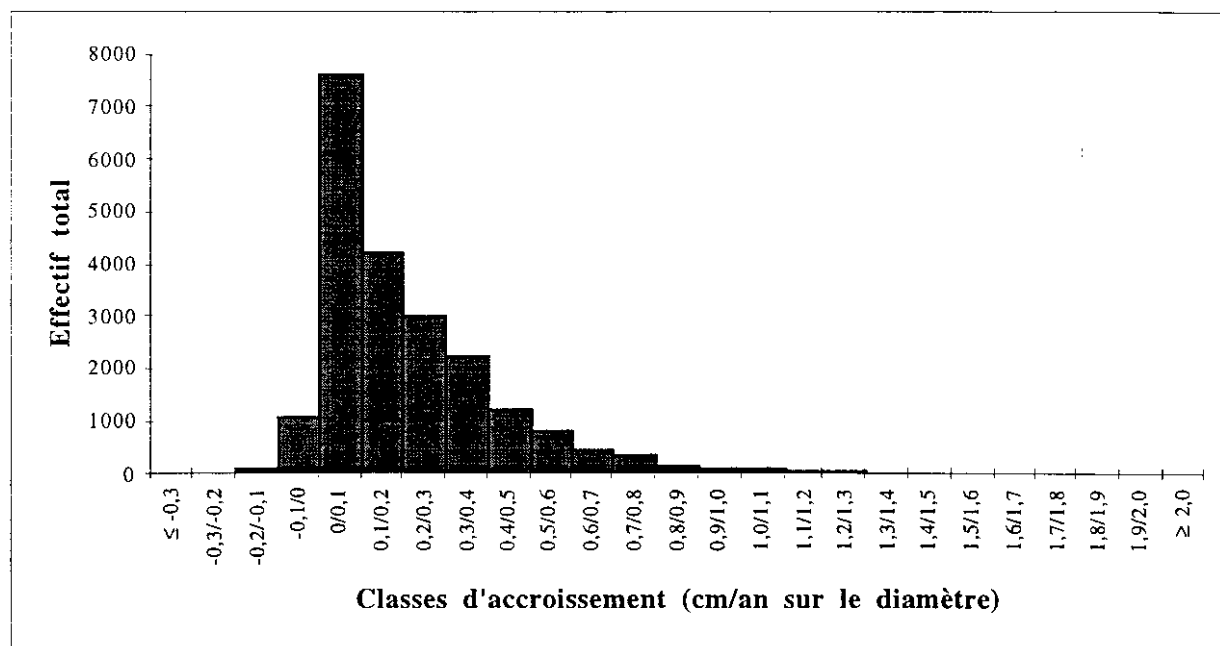


Fig4.1. Distribution de la variable ΔD (accroissement moyen annuel lissé sur trois ans) calculée sur 21623 arbres vivants entre 1988 et 1991, dans les huit parcelles d'étude.

L'allure de la distribution est log-normale ce qui est d'observation courante dans l'étude des phénomènes de croissance (Flewelling et Pienaar, 1981, Lieberman et Lieberman, 1985, Parresol, 1993). Kohyama et Hara (1989) fournissent plusieurs exemples de telles distributions observées en forêt dense humide sur différents sites situés au Japon et en Indonésie et ils notent qu'elles conservent cette apparence log-normale quelle que soit la classe de diamètre, l'espèce et la superficie étudiées.

Par ailleurs, un certain nombre de valeurs sont négatives :

- elles peuvent être dues à des erreurs de mesure mais les risques ont été minimisés par le lissage. Seules les 23 valeurs inférieures à -0,2 cm/an sont clairement aberrantes et les 77 valeurs comprises entre -0,1 cm/an et -0,2 cm/an sujettes à caution : Prévost et Puig (1981) ont suivi mensuellement, pendant 12 mois, l'évolution en circonférence de 60 arbres de forêt primaire guyanaise à l'aide de rubans dendrométriques munis d'un vernier (précision : 0,5 mm). Le plus petit accroissement relevé par ces auteurs est de -1,8 mm sur la circonférence (-0,05 cm sur le diamètre) ;
- elles résultent d'une réelle diminution du diamètre de certains arbres souffrant de stress hydrique et souvent en voie de dépérissement : la plupart de ces arbres finit par mourir sur pied (Durrieu de Madron, 1993).

Si l'on suppose que le modèle [1] est adapté à la description de l'accroissement des arbres sur une période courte, les $u_{i,t}$ (écarts à la droite de régression) prennent en compte les erreurs de mesure ainsi qu'une variabilité naturelle inter-annuelle et intra-arbre liée par exemple au climat. Ces différentes sources de variabilité jouent sur l'estimation de a_i , donc de ΔD_i et elles se retrouvent, additionnées à d'autres, au niveau du modèle de croissance. Nous y reviendrons.

4.2 - Démarche adoptée pour la construction du modèle

Notre objectif est de prédire l'accroissement moyen annuel en diamètre d'un individu i à l'aide d'un modèle déterministe, a priori du type :

$$\Delta D_i = \text{potentiel}(i) * \text{réducteur}(i) \quad [2]$$

toutes espèces confondues dans un premier temps.

4.2.1 - Formulation du modèle

Plusieurs possibilités s'offraient à nous :

1) concernant l'estimation des paramètres :

- travailler de manière « classique » en conservant les notions réelles de « *potentiel* » et de « *réducteur* » et ajuster séparément les paramètres de chacune de ces composantes. Cette approche est la plus couramment utilisée dans les travaux de modélisation de la croissance individuelle (voir Tableau a3 en annexe 6) ;
- ou faire abstraction de ces notions et ajuster directement le modèle théorique complet (détermination simultanée de l'ensemble des paramètres) au jeu de données. Les deux composantes du modèle revêtent, dès lors, une signification différente. Cette méthode décrite par Turnbull (1963) dans le cas de la croissance globale en volume d'un peuplement, a été utilisée à l'échelle individuelle par Quicke *et al.* (1994), Parresol (1995) et Murphy et Shelton (1996) ; ils paraissent toutefois constituer des exceptions.

2) concernant la variable dépendante :

- travailler sans transformation de cette variable et récupérer après ajustement un modèle d'erreur additif (voir par exemple Monserud, 1975, Wan Razali, 1986, Fairweather, 1987, Goodwin, 1987, Hasenauer, 1994, Quicke *et al.*, 1994, Murphy et Shelton, 1996) ;
- ou travailler sur une transformation logarithmique comme le suggère la distribution observée sur la Fig4.1 et récupérer après ajustement un modèle d'erreur multiplicatif (voir par exemple Beck, 1974, Wykoff *et al.*, 1982, Vanclay, 1991a, Ong et Kleine, 1996). Alder (1995) signale que cette transformation est couramment utilisée dans les modèles de croissance individuelle et qu'elle est à recommander d'une manière générale pour stabiliser la variance des accroissements ; il l'utilise dans son travail sur CAFOGROM (Alder, 1994).

Ce qui nous amène quatre formulations différentes :

$$\Delta D_i = \Delta D_{ipot} * \text{réducteur}(\beta_1, i) + \varepsilon_{1i} \quad [3]$$

avec $\Delta D_{ipot} = \text{potentiel}(\alpha_1, i)$. α_1 et β_1 sont deux ensembles de paramètres déterminés séparément sur des jeux de données différents, concernant respectivement les accroissements optimaux et tous les types d'accroissement ;

$$\Delta D_i = \text{potentiel}(\alpha_2, i) * \text{réducteur}(\beta_2, i) + \varepsilon_{2i} \quad [4]$$

avec α_2 et β_2 déterminés simultanément sur le même jeu de données. Les termes de « *potentiel* » et « *réducteur* » sont abusifs, il faudra plutôt parler, comme nous le verrons au § 4.5.2.2, de « *comportement moyen* » et de « *facteur modificateur* ».

$$\text{Log}\left(\frac{\Delta D_i}{\Delta D_{ipot}}\right) = \text{réducteur}(\beta_3, i) + \varepsilon_{3i} \quad [5]$$

avec $\Delta D_{ipot} = \text{potentiel}(\alpha_1, i)$ comme pour [3] ; α_1 et β_3 sont déterminés séparément ;

$$\text{Log}(\Delta D_i) = \text{Log}[\text{potentiel}(\alpha_4, i)] + \text{Log}[\text{réducteur}(\beta_4, i)] + \varepsilon_{4i} \quad [6]$$

avec α_4 et β_4 déterminés simultanément sur le même jeu de données (cf. [4]).

Dans les deux derniers cas, on obtient un modèle d'erreur multiplicatif. Il faut par ailleurs gérer l'occurrence des accroissements nuls et négatifs qui posent problème dans la transformation logarithmique.

Chacune de ces possibilités peut se justifier à divers titres et nous les avons systématiquement explorées avant de sélectionner celle qui nous convenait le mieux : nous faisons le point au § 4.5.2.

4.2.2 - Calibration des modèles

Nous avons utilisé, pour calibrer les différents modèles « candidats », des procédures de régression linéaire ou non linéaire par la méthode des moindres carrés ordinaires ou en imposant des pondérations lorsque l'on s'éloignait trop de l'hypothèse d'homoscédasticité des résidus.

Nous avons considéré que les données de notre jeu de calibration étaient indépendantes, après avoir vérifié l'absence d'autocorrélation spatiale significative entre les ΔD_i de la période 1988-1991, dans deux parcelles : P6 (T_0) et P10 (T_2). Cette vérification a été faite par Dessard, à l'aide d'un test utilisant la corrélation entre les « marques » (ΔD_i) conditionnellement à la répartition des points (Dessard, 1996, p.95).

Remarque. Ce résultat permet d'admettre que les conditions d'estimation par régression des paramètres des modèles sont optimales, mais il ne permet pas de conclure sur les relations entretenues entre individus. En effet, l'absence d'autocorrélation globale peut masquer l'existence d'une autocorrélation positive liée par exemple au substrat, accompagnée d'une autocorrélation négative due à la compétition (voir par exemple l'étude de Liu et Burkhart, 1994) : des tests plus précis permettraient de mieux éclairer ce point.

Nous avons procédé en plusieurs temps :

- recherche d'une expression mathématique "adaptée" de la composante « *potentiel* » : paragraphe 4.3 ;
- recherche d'indices de compétition permettant de prédire aussi efficacement que possible l'accroissement observé sur un arbre en fonction de son environnement et construction du « *réducteur* » : paragraphe 4.4 ;

- ajustement de plusieurs modèles formulés selon [3], [4], [5] et [6] sur nos jeux de données (annexe 5) ; sélection d'un modèle pour la suite du travail, étude de son comportement et des effets résiduels, amélioration par la mise au point de groupes de croissance : paragraphe 4.5 ;
- évaluation quantitative du modèle de croissance retenu : spatiale sur les parcelles non prises en compte par l'analyse initiale, et temporelle en utilisant la période 1991-1994 ; étude des problèmes posés : paragraphe 4.6 ;
- estimation des paramètres du modèle de croissance par la méthode du « *jackknife* » : paragraphe 4.7.

4.3 - Recherche d'une expression de la fonction « *potentiel* »

4.3.1 - Méthode

Dans son acception courante, la fonction « *potentiel* » est censée prédire l'accroissement des arbres en situation de "croissance libre" (voir § 2.3.1) *ie* en l'absence de compétiteurs, étant entendu que ces situations sont supposées être les plus favorables et les accroissements observés maximaux. En forêt dense tropicale humide les situations de ce type sont difficiles à définir : nous avons donc choisi d'étudier les arbres ayant présenté les plus forts accroissements (toujours lissés par périodes de trois ans) depuis 1984 sans aucune considération de leur situation environnementale.

En pratique, les arbres des huit parcelles ont été répartis dans des classes de diamètre de 4 cm de large et les cinq accroissements observés les plus importants ont été retenus dans chaque classe¹⁰. Le nuage des 114 points obtenus est représenté en annexe 6, Fig.a5. Puis nous avons essayé d'ajuster, par la méthode des moindres carrés ordinaires, différents modèles à ces points : droite et modèles sigmoïdes (voir § 2.3.1) à deux et trois paramètres.

4.3.2 - Résultats

Parmi les modèles testés, le modèle sigmoïde qui s'ajuste le mieux aux données retenues est le modèle de Korf ce qui est conforme aux observations de Zeide (1993). En utilisant ce modèle, l'accroissement potentiel maximum en diamètre d'un individu *i* s'exprime de la manière suivante :

$$\text{potentiel}(i) = \Delta D_{ipot} = amD_i \left[\text{Log}(K) - \text{Log}(D_i) \right] \left(1 + \frac{1}{m} \right) \quad [7]$$

avec ΔD_{ipot} : accroissement annuel potentiel sur trois ans et *a*, *m*, *K* : paramètres du modèle. *a*, inverse d'une constante de temps, joue sur la vitesse à laquelle le diamètre maximum est atteint ; *m* détermine la position du point d'inflexion de la courbe (sous forme intégrale) c'est-à-dire le diamètre pour lequel l'accroissement est maximal : $\Delta D_{\max} = amK \left(\frac{m+1}{e * m} \right)^{\left(1 + \frac{1}{m} \right)}$, pour

¹⁰ C'est le meilleur compromis que nous avons trouvé entre la nécessité d'avoir suffisamment de points pour réaliser des ajustements et celle de conserver la notion d'accroissement potentiel maximal.

$D = Ke^{-\left(1+\frac{1}{m}\right)}$; K, valeur de l'asymptote, représente le diamètre maximum que peut atteindre l'arbre. Une présentation rapide du modèle de Korf et de son comportement figure en annexe 3.

Nous présentons en annexe 6, Fig.a6, les résultats graphiques obtenus en utilisant soit le modèle de Korf, soit une droite. Bien que la qualité des ajustements soit tout à fait comparable dans les deux cas, nous avons préféré conserver le modèle de Korf en dépit de sa complexité. Il présente en effet l'avantage d'être souple et de pouvoir s'ajuster avec succès aux accroissements potentiels maximaux de différentes espèces (mais voir remarque en fin de paragraphe), comme illustré ci-dessous¹¹ (Fig4.2). Il rend compte de l'occurrence possible d'accroissements maximaux pour des diamètres "critiques" variables en fonction des espèces (paramètre m). Enfin, il se comporte de manière "biologiquement raisonnable" en dehors du domaine d'étude, en prévoyant notamment une diminution des accroissements dans les très petites classes de diamètre ≤ 10 cm (Gazel, 1983) ce qui n'est pas le cas du modèle "droite".

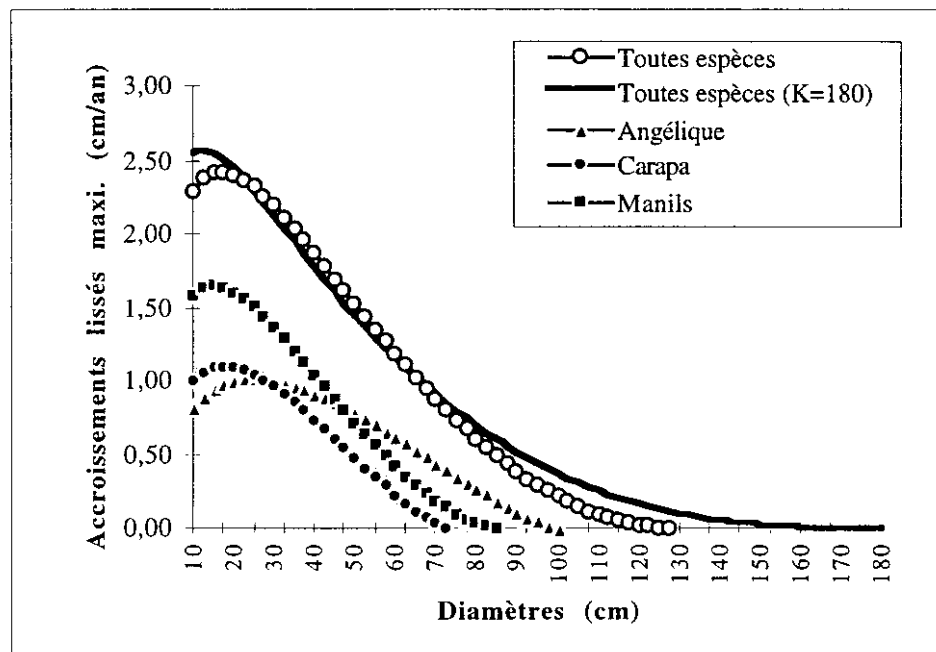


Fig4.2. Exemple de fonctions *potentiel*. Angélique : *Dicorynia guianensis* ($a=0,0102$, $m=2,55$, $K=101$ cm), Carapa : *Carapa procera* ($a=0,0157$, $m=2,36$, $K=73$ cm), Manils : *Symphonia globulifera* + *Moronobea coccinea* ($a=0,0306$, $m=1,34$, $K=86$ cm).

Les résultats statistiques de l'ajustement du modèle [7] à notre jeu de données figurent dans les colonnes de gauche du Tableau 4.1. Il existait sur le dispositif, avant intervention, une dizaine d'arbres mesurant plus de 1m50 de diamètre à 1m30, le plus gros atteignant 1m70 : le paramètre K apparaît donc clairement sous-estimé. Cela s'explique par le faible poids représenté par les gros individus dans le jeu de données (quatre mesures d'accroissement conservées pour les diamètres ≥ 92 cm) du fait d'un manque certain de données fiables disponibles : (i) la plupart des gros arbres a disparu des parcelles traitées, exploités ou éliminés par dévitalisation ; (ii) les

¹¹ A noter que les espèces représentées ont un tempérament "opportuniste" et sont susceptibles de parvenir et de s'installer dans la voûte forestière : elles réagissent très fortement à toute ouverture du couvert. Les espèces plus "sciaphiles", n'atteignant pas de gros diamètres et dont la vie se déroule pour l'essentiel dans les strates inférieures sont moins bien décrites par le modèle de Korf.

mesures réalisées sur les individus de grande taille le sont rarement à 1m30 du fait de l'existence de contreforts ou d'irrégularités majeures à la base du tronc et lorsqu'elles le sont, l'imprécision est généralement importante.

Différentes pondérations tenant compte des effectifs représentés dans chaque classe de diamètre ont été attribuées aux mesures d'accroissement maximal, de manière à réduire l'influence des grandes classes dans l'estimation du paramètre K. Dans la pratique, cette estimation lorsqu'elle est possible varie de 150 cm à plus de 300 cm en fonction de la pondération retenue. Devant l'impossibilité d'obtenir des résultats objectifs et satisfaisants avec les informations dont nous disposons, il nous a paru plus raisonnable de travailler sans pondération et d'imposer une contrainte sur le paramètre K, dont la valeur estimée ne doit pas être inférieure à 180 cm c'est-à-dire légèrement supérieure à celle du plus gros arbre recensé à Paracou ; les résultats du nouvel ajustement sont donnés dans les colonnes de droite du Tableau 4.1 et la courbe des valeurs prédites est représentée sur la Fig4.2. Cette courbe a par ailleurs été superposée à une représentation des accroissements annuels de la population d'arbres que nous étudions dans la suite du chapitre : voir Fig.a10 en annexe 6.

Tableau 4.1. Paramètres de l'équation [7], estimés à partir de 114 mesures d'accroissement annuel "maximum" toutes espèces confondues (sauf Palmiers).

Paramètre	Sans contrainte sur les paramètres		Contrainte : K ≥ 180 cm	
	Estimation	σ	Estimation	σ
a (année ⁻¹)	0,035	0,002	0,025	0,007
m	0,97	0,17	0,60	0,12
K (cm)	129	12	180	31
SCR ^a	14,93		15,76	
σ ² ^b	0,13		0,14	
Pseudo-R ² ^c	0,81		0,80	

^a Somme des carrés des résidus.

^b Carré moyen des résidus (SCR/ddl), en cm².

$$\text{c Pseudo-R}^2 = 1 - \left(\frac{SCR}{\sum_i (y_i - \bar{y})^2} \right)$$

Nous aurons l'occasion de revenir sur les problèmes posés par le paramètre K, étant données son importance et son influence sur les diverses composantes de la dynamique forestière.

Remarque. Le modèle de Gompertz (voir présentation en annexe 3) est plus simple que le modèle de Korf dont il constitue une formulation limite lorsque $m \rightarrow \infty$. Il est par conséquent moins souple et nous n'avons pu l'ajuster aux données évoquées ci-dessus. Il n'a pas davantage pu être utilisé dans des modèles de type [4] ou [6] calibrés toutes espèces confondues. En revanche, il s'est avéré plus intéressant dans les modèles construits pour nos groupes d'espèces où nous l'avons utilisé à la place du modèle de Korf, surparamétré dans ce cas (voir § 4.5.3.3).

4.4 - Construction du « réducteur » : recherche d'indices de compétition adaptés à la prédiction des accroissements en diamètre

Les données réunies sur le dispositif rendent possible l'étude de nombreux indices de compétition à l'exclusion, pour l'instant, de ceux qui sont basés sur des mesures de hauteur et de dimensions des houppiers. La recherche d'indices susceptibles d'intervenir dans le modèle de croissance s'est faite en plusieurs étapes, correspondant à différentes phases exploratoires.

4.4.1 - "Dégrossissage" du problème : comment quantifier l'effet de l'environnement sur la croissance des individus (étape 1) ?

Une collecte de données supplémentaires, réalisée sur la parcelle 7 dans le cadre d'un travail ponctuel, a dans un premier temps permis de tester et comparer (Gourlet-Fleury, 1992b) : (i) cinq indices indépendants de la distance dont les trois premiers ont été appréciés subjectivement : statut social, codes de Dawkins, nombre de voisins "gênants" (gêne aérienne), nombre total de voisins de plus de 10 cm de diamètre (*NBT*) et surface terrière totale cumulée (*STT*) sur une placette circulaire de rayon variant entre 5 et 12 m, centrée sur l'arbre dont on étudiait l'accroissement en diamètre ; (ii) et quatre indices dépendants de la distance, indices de Steneker et Jarvis (cités par Gourlet-Fleury, 1992b) utilisant des ratios taille/distance.

Statut social, codes de Dawkins et nombre de voisins gênants traduisent essentiellement la compétition pour la lumière alors que les autres indices prennent en compte l'ensemble des ressources potentiellement limitantes : lumière, eau, éléments minéraux.

Ce premier travail a montré :

- l'importance de l'évaluation de l'accès des houppiers à la lumière pour la prédiction des accroissements toutes espèces confondues, la classification de Dawkins fournissant la meilleure variable prédictrice ;
- l'inadaptation de certains indices utilisant des ratios taille/distance ce qui s'explique sans doute en partie par l'existence de relations de commensalisme entre arbres poussant très proches les uns des autres ; des indices simples du type *NBT* et *STT* ne donnent pas de plus mauvais résultats et sont plus simples d'utilisation ;
- l'importance de l'effet "espèce". Les différences de comportement se traduisent dans la structuration verticale de la végétation : certaines espèces demeurent en sous-étage tandis que d'autres atteignent la voûte forestière. Cela influe fortement sur des variables telles que "statut social", "codes de Dawkins" et "nombre de voisins gênants". Par ailleurs, la sensibilité à la compétition varie vraisemblablement d'un type comportemental à l'autre et le même indice de compétition ne convient pas à toutes les espèces.

4.4.2 - Recherche des indices les mieux adaptés : prise en compte de l'ensemble des situations rencontrées sur le dispositif (étape 2)

Nous avons étendu l'étude à nos huit parcelles de calibration. Tous les types de traitement sylvicole étant représentés, il était possible d'y trouver des arbres en situation de compétition variable, très peu contraignante dans les parcelles traitées à fortement contraignante dans les parcelles témoins. Nous avons retenu de l'étude préliminaire les indices les plus simples exprimant une densité locale (*NBT* et *STT*) et décidé d'en ajouter d'autres prenant en compte de manière indirecte les problèmes de statut social toujours sur des placettes circulaires de rayon

variable : *NBD*, nombre d'individus de taille supérieure à celle du sujet et *STD* : surface terrière correspondante. Ces indices nous ont permis de nous affranchir du problème de l'attribution aux arbres de codes de Dawkins, variable indépendante efficace mais non renseignée sur l'ensemble du dispositif et dont il était impossible de modéliser l'évolution au cours du temps.

Nous avons décidé par ailleurs de pallier le problème de l'aspect statique inhérent aux indices de compétition (critiqué notamment par Burton, 1993) en nous intéressant à leur évolution passée. On sait en effet que la mortalité, par chablis ou sur pied, joue un rôle important dans la dynamique des peuplements. Lorsqu'un arbre disparaît, il libère de l'espace et des ressources pour ses voisins. A priori un arbre autour duquel la pression de l'environnement diminue (disparition d'arbres, entraînant une baisse de la valeur des indices de compétition) doit voir sa croissance stimulée. A l'inverse, il doit se trouver gêné en cas d'augmentation de la pression (recrutement, augmentation importante de la croissance des voisins, entraînant une augmentation de la valeur des indices). La prise en compte de cet historique a été faite au travers du calcul de l'évolution, entre 1985 et 1988, des indices statiques retenus pour obtenir une série d'indices "dynamiques" : ΔNBT , ΔSTT , ΔNBD et ΔSTD . Etant donnée la période de calcul utilisée, ces indices quantifient l'effet traitement (voir Tableau 3.1).

L'ensemble de cette étude a fait l'objet d'un article (Gourlet-Fleury, à paraître en 1997) dont le texte est reporté en annexe 4. Les principaux éléments à retenir sont les suivants :

- les modèles étudiés sont du type $\text{Log}(\Delta D_i + \text{cte}) = bIC_1 + cIC_2 + d$, avec ΔD_i défini au § 4.1, $\text{cte}=0,287$ (cette valeur est justifiée plus loin dans le texte) et IC =indice de compétition. La transformation logarithmique permet de tenir compte de l'hétéroscédasticité observée sur les résidus des régressions $\Delta D_i = bIC_1 + cIC_2 + d$.
La valeur moyenne par parcelle des différents IC étudiés figure au Tableau II de l'annexe 4 et les Fig.1 et 2 de cette même annexe illustrent les principales distributions ainsi que les liaisons $\Delta D_i = f(IC)$ ou $\text{Log}(\Delta D_i + \text{cte}) = g(IC)$;
- toutes espèces et tous diamètres confondus, tous types de traitements sylvicoles confondus et quel que soit le rayon pris en compte pour les placettes, le couple de variables le plus efficace pour prédire $\text{Log}(\Delta D_i + \text{cte})$ s'est révélé être (*NBD*, ΔNBD) ; les meilleurs résultats sont obtenus en utilisant des placettes d'au moins 20 m de rayon. Ces résultats restent vrais pour la variable dépendante ΔD_i ;
- on observe une baisse générale de performance des indices de compétition dans la classe 25/30-40 cm de diamètre (voir Fig.a6bis en annexe 6), qui constitue une classe "charnière" dans ce type de forêt. En effet, c'est dans cette gamme de taille que les arbres appartenant aux espèces structurantes "passent" dans la voûte forestière (relation « $H = 100D$ » de Oldeman, 1974, illustrée à Paracou par les travaux de Collinet, 1997, voir également les travaux de King, 1996, à La Selva au Costa Rica), alors que les arbres appartenant aux espèces des strates inférieures atteignent leur plus gros diamètre ; la diversité des situations rencontrées est maximale tant du point de vue du statut social que du stade architectural et de l'appartenance à un type comportemental, ce qui contribue à « brouiller les cartes » ;
- dans les petites classes de diamètre, la performance des différents indices *NBT*, *STT*, *NBD* et *STD* est très comparable car leurs valeurs sont proches. Dans les grandes classes de diamètre où, en théorie, la compétition pour la lumière diminue, les simples indices de densité locale *NBT* et *STT* donnent de meilleurs résultats que les indices liés au statut social ;

- dans toutes les classes de diamètre ≤ 60 cm, la disparition ou l'apparition d'individus "dominants" influe beaucoup sur la croissance ce qui explique l'efficacité systématique de la variable ΔNBD (parfois surpassée par ΔSTD). Au-delà de 60 cm de diamètre, les indices dynamiques ne sont plus liés à l'accroissement : une explication possible réside dans la perte des facultés de réitération qui permettent aux « arbres du présent » de réagir à toute augmentation de la ressource lumineuse au niveau des houppiers (à ce sujet, voir Oldeman, 1974, Hallé et al., 1978) ;
- l'étude plus particulière de six espèces présentant des tempéraments différents montre que : (i) la combinaison d'indices et le rayon de placette de calcul à prendre en compte pour décrire les accroissements varie en fonction de l'espèce, ce qui confirme les conclusions du paragraphe précédent ; (ii) le comportement spécifique transparait cependant moins dans la nature des indices de compétition les plus liés à l'accroissement diamétrique que dans leur efficacité. On observe en effet une bonne concordance entre degré d'exigence en lumière des espèces et valeur du coefficient de détermination du meilleur modèle $\text{Log}(\Delta D_i + cte) = bIC_1 + cIC_2 + d$ calibré pour chacune d'entre elles (voir Tableau VIII et Fig.7 de l'article reporté en annexe 4). Nous avons, par la suite, utilisé cette propriété pour construire nos groupes de croissance : nous y reviendrons au paragraphe 4.5.4.3.

L'efficacité des indices de compétition étudiés ici reste limitée pour la prédiction de l'accroissement moyen annuel en diamètre des arbres. Dans le "meilleur des cas" nous n'avons pu prendre en compte plus de 47% de la variance observée sur $\text{Log}(\Delta D_i + cte)$ pour une espèce (*Carapa procera*) et toutes espèces confondues cette valeur tombe à 21%. Les résultats sont conformes à ceux obtenus en forêt dense africaine par Dawkins (1966) et Favrichon (1991) et peuvent être comparés à ceux que donnent Chai et Lemay (1993) pour les forêts marécageuses mixtes du Sarawak (18% de la variance totale observée sur l'accroissement annuel en diamètre des arbres, toutes espèces confondues) ou Moravie (1995) en Inde dans la région des Ghâts occidentaux (20 à 30% de la variance observée sur la croissance de chacune de trois espèces bien représentées en forêt d'Uppangala).

Nous intéressés dans un premier temps à un modèle de dynamique "grossier" destiné à une espèce moyenne, nous avons décidé de construire le « réducteur » à l'aide des deux indices *NBD* et ΔNBD : ils possèdent le gros avantage d'être robustes, simples à calculer et de ce fait aisément utilisables dans un simulateur. Par ailleurs, diverses considérations sur l'extension radiale des systèmes racinaires (Stone et Kalisz, 1991, Atger et Edelin, 1994) nous ont finalement conduit à retenir des placettes de 30 m de rayon pour le calcul des indices de compétition.

Remarque. Travailler avec des indices de statut social tels que *NBD* et ΔNBD revient en fait à faire intervenir la 3ème dimension dans l'accroissement en diamètre, avec une hypothèse sous-jacente qui est la suivante : pour tout arbre *i* et tout voisin *j*, si $D_i < D_j$, alors $H_i < H_j$. On suppose donc implicitement que ΔH_i et ΔD_i sont liées par une relation monotone, de paramètres plus ou moins constants quelle que soit l'espèce et quel que soit le diamètre considérés. Les écarts évidents à cette hypothèse (y compris au sein d'une espèce), bien illustrés par les travaux de Oldeman (1974), King (1996) et Collinet (1997) par exemple peuvent expliquer en partie que les performances de ces indices restent très moyennes.

4.4.3 - Finalisation de la forme du "réducteur" (étape 3)

Dans les deux étapes précédentes, la variable dépendante considérée a toujours été l'accroissement moyen annuel en diamètre lissé sur trois ans (deux ans pour l'étude de 1992), ou sa transformée logarithmique. Or, l'équation [2] suggère que, pour aboutir à la formulation correcte d'une composante « réducteur », la variable dépendante à étudier doit être $\frac{\Delta D}{\text{potentiel}}$

(resp. $\text{Log}\left(\frac{\Delta D}{\Delta D_{\text{pot}}} + \text{cte}\right)$) plutôt que ΔD (resp. $\text{Log}(\Delta D + \text{cte})$) : comment l'environnement influence-t-il la croissance, compte-tenu des potentialités des individus ?

Nous avons, dans un premier temps, vérifié que les deux indices NBD et ΔNBD reconnus comme les plus efficaces pour la prédiction de ΔD ou $\text{Log}(\Delta D + \text{cte})$ toutes espèces et tous diamètres confondus l'étaient également pour la prédiction de $\frac{\Delta D}{\Delta D_{\text{pot}}}$ et $\text{Log}\left(\frac{\Delta D}{\Delta D_{\text{pot}}} + \text{cte}\right)$, calculés à partir de [7] et des valeurs du Tableau 4.1.

Puis, nous avons cherché des formulations plus efficaces que la forme simple $\text{réducteur} = \sum_i b_i IC_i + c$, en utilisant différentes transformations des deux variables explicatives NBD et ΔNBD , à savoir : $NBD^{1/2}$, NBD , NBD^2 , NBD^3 , $\frac{1}{NBD+1}$, $\text{Log}(NBD+1)$, e^{-NBD} , ΔNBD , ΔNBD^2 , ΔNBD^3 et $e^{-\Delta NBD}$ (voir Lejeune, 1996, par exemple). Des régressions pas à pas maximisant le coefficient de détermination nous ont permis d'obtenir les résultats présentés au Tableau 4.2.

Tableau 4.2. Variables transformées les plus liées respectivement à l'accroissement annuel en diamètre (ΔD) et à l'accroissement ramené au potentiel ($\Delta D/\Delta D_{\text{pot}}$), avec ou sans transformation logarithmique. Le jeu de données de calibration contient 10745 arbres sur les huit parcelles : voir § 4.5.1.

Variable expliquée	Meilleures variables explicatives	Coeff. ^a des variables dans le modèle (*10 ⁻³)	R ²	R ² total ^b
ΔD	$NBD^{1/2}, \Delta NBD, \Delta NBD^2$	(-28,89 ; -9,25 ; -0,06)	0,205	0,209
$\text{Log}(\Delta D + 0,287)$	$NBD^{1/2}, \Delta NBD, \Delta NBD^2$	(-50,83 ; -1,80 ; -0,14)	0,216	0,227
$\Delta D/\Delta D_{\text{pot}}$	$\text{Log}(NBD+1), \Delta NBD, \Delta NBD^2$	(-59,46 ; -3,69 ; -0,02)	0,234	0,244
$\text{Log}(\Delta D/\Delta D_{\text{pot}} + 0,4)$	$\text{Log}(NBD+1), \Delta NBD, \Delta NBD^2$	(-101,05 ; -7,23 ; -0,05)	0,249	0,256

^a Significativement non nuls ($p < 0,001$), de même que la constante (non fournie ici).

^b Coefficient de détermination obtenu pour le modèle complet incluant les 11 variables transformées.

Ces résultats suggèrent qu'il est possible d'améliorer la prédiction de l'accroissement moyen annuel :

- en utilisant une transformation simple de l'indice NBD , qui traduit le fait qu'un arbre subit une "augmentation de compétition" (répercutée sur son accroissement en diamètre) beaucoup plus forte lorsqu'il voit le nombre de ses voisins dominants passer de 0 à 10 que lorsqu'ils passent de 160 à 170 (voir Fig4.10 (c)) ;

- en modulant l'effet de la variable ΔNBD par la prise en compte d'un terme ΔNBD^2 ; cela a pour conséquence de limiter l'effet multiplicateur de ΔNBD (coefficients de signe négatif), qui passe par un maximum et décroît lorsque la valeur de l'indice diminue (ou augmente ; voir Fig4.10 (d)). Autrement dit, lorsque le nombre de voisins dominants diminue trop fortement dans le voisinage d'un arbre cela peut avoir des répercussions moins favorables sur son accroissement que lorsqu'il diminue modérément ; ce comportement est qualitativement conforme à ce que l'on note dans les parcelles ayant subi le traitement 3, dans lesquelles l'accroissement individuel moyen post-traitement n'a pas été davantage stimulé que dans le traitement 2 pourtant moins sévère (voir Tableau 1.5 au chapitre 1 et Tableau II en annexe 4, ainsi que les Fig1.9 et Fig4.4 plus bas). Conforme également à une observation que l'on fait couramment sur les pistes récemment ouvertes, le long desquelles de nombreux arbres mis en situation d'isolement partiel dépérissent et meurent en quelques années, après avoir séché sur pied.

Remarque. En ce qui concerne une origine possible de ce dernier phénomène, on peut évoquer une expérimentation "lourde" menée en 1989 par l'INRA sur *Goupia glabra*, espèce héliophile de l'étage supérieur : il a été mis en évidence chez cette espèce (individus de 5 ans, dépassant 8 m de hauteur) l'intervention très rapide d'une régulation stomatique lorsque le déficit de saturation en eau de l'air diminuait sous l'effet, par exemple, d'un trop fort ensoleillement, et ce quelles que soient les disponibilités en eau du sol (Colin, 1989). La fermeture des stomates s'accompagnant d'une baisse d'assimilation chlorophyllienne, la production de biomasse et donc les accroissements en diamètre diminuent.

L'intérêt de la prise en compte des deux variables $\text{Log}(NBD + 1)$ et ΔNBD^2 dans un modèle ne faisant initialement intervenir que la variable ΔNBD a été testé au moment de l'ajustement du modèle de croissance complet : voir annexe 5 et § 4.5.3.3.

Pour chaque arbre i , selon que l'on utilise ou non une transformation logarithmique de la variable dépendante ΔD on peut donc écrire :

$$\frac{\Delta D_i}{\Delta D_{ipot}} = b \text{Log}(NBD_i + 1) + c \Delta NBD_i + d \Delta NBD_i^2 + e$$

$$c'est\text{-à-dire } \text{réducteur}(i) = b \text{Log}(NBD_i + 1) + c \Delta NBD_i + d \Delta NBD_i^2 + e \quad [8]$$

ou bien :

$$\text{Log} \left(\frac{\Delta D_i}{\Delta D_{ipot}} + cte \right) = b \text{Log}(NBD_i + 1) + c \Delta NBD_i + d \Delta NBD_i^2 + e$$

c'est-à-dire :

$$\text{réducteur}(i) = e^{\left[b \text{Log}(NBD_i + 1) + c \Delta NBD_i + d \Delta NBD_i^2 + e \right]} \quad [9]$$

avec b , c , d et e paramètres estimés par régression linéaire, ΔD_{ipot} étant calculé à partir de [7] et des valeurs du Tableau 4.1.

Remarque. Les résultats présentés dans le Tableau 4.2 suggèrent que la transformation de l'indice NBD la plus adaptée à la prédiction de ΔD , étant donné ΔD_{ipot} , est $\text{Log}(NBD + 1)$.

Mais nous utiliserons également, pour comparaison, la transformation $NBD^{1/2}$ car pour des

raisons qui paraîtront claires par la suite, elle améliore le comportement en simulation du modèle complet (voir § 4.5.2.3, Fig4.11 et chapitre 8).

4.5 - Choix d'un modèle de croissance et étude des résidus

10745 arbres situés à plus de 30 m des bords des huit parcelles de calibration fournissent le jeu de données de base (qui a déjà servi à estimer les paramètres de la composante « réducteur » des modèles [10] et [12] : voir Tableau 4.2) : nous en faisons une rapide description dans le paragraphe qui suit. Nous discutons ensuite des problèmes posés par différentes formulations possibles du modèle de croissance et proposons celui qui nous a paru présenter le comportement le plus satisfaisant. Puis nous nous intéressons aux effets résiduels de différents facteurs tels que espèces, traitements sylvicoles, parcelles, topographie et pédologie (paragraphe 4.5.3).

4.5.1 - Caractéristiques du jeu de données utilisé

Rappelons que les arbres retenus dans le jeu de données final ne présentent aucune anomalie de codage dans les circonférences pendant la période 1988-1991 utilisée pour le calcul de l'accroissement moyen annuel en diamètre ; les Palmiers, arbres blessés et/ou dévitalisés ayant survécu aux traitements sont éliminés. Seuls les arbres vivants sur la période 1985-1991 sont pris en compte, pour permettre le calcul de l'indice dynamique ΔNBD (voir Tableau 3.1, chapitre 3). Les arbres présentant un accroissement moyen annuel inférieur à -0,2 cm après lissage sont éliminés. Subsistent 37 individus dont les accroissements moyens sont compris entre -0,1 et -0,2 mm/an : ces données sont sujettes à caution mais nous avons préféré les conserver.

173 espèces ou groupes d'espèces, sur les 200 figurant dans la base de Paracou en 1994 sont représentées dans le jeu de données. 27 d'entre elles le sont par plus de 100 individus et 62 par moins de 10 : respectivement 69% et 2% de l'effectif du jeu. La structure du peuplement étudié, comparée à celle du peuplement total vivant en 1988 sur les huit parcelles, est représentée sur la Fig4.3 page suivante.

Le peuplement "potentiellement étudiable", c'est-à-dire situé à plus de 30 m des bords des parcelles et vivant sur la période 1985-1991 représente 40 à 50% du peuplement total présent en 1988, quelle que soit la classe de diamètre considérée : voir Tableau a7 et Fig.a7 (a) en annexe 6. Mais ensuite, l'élimination des arbres présentant des anomalies de codage entraîne une diminution de la représentativité dans les classes de diamètre de plus de 60 cm ; cela est majoritairement dû aux arbres codés ".4", de section non circulaire à 1m30, (voir Fig.a7 (c), en annexe 6) ainsi qu'aux arbres ayant vu leur peinture remontée, généralement par suite de la croissance de leurs contreforts.

Les grandes classes de diamètre sont donc sous-représentées dans nos données d'ajustement, d'une part du fait de l'occurrence fréquente d'irrégularités du tronc à 1m30, mais également par suite de la disparition des gros individus dans les parcelles traitées. Ainsi, les plus de 60 cm qui comptaient 631 individus en 1985 ne sont-ils plus que 312 en 1988 dans les huit parcelles. Cela a évidemment des conséquences sur l'estimation des paramètres des modèles (essentiellement le paramètre K, comme nous l'avons déjà vu plus haut) et donc leur comportement. Certaines espèces sont davantage affectées que d'autres par ce déséquilibre, soit qu'elles présentent systématiquement des anomalies sur le diamètre à partir d'une certaine taille, soit qu'elles aient été la cible de l'exploitation.

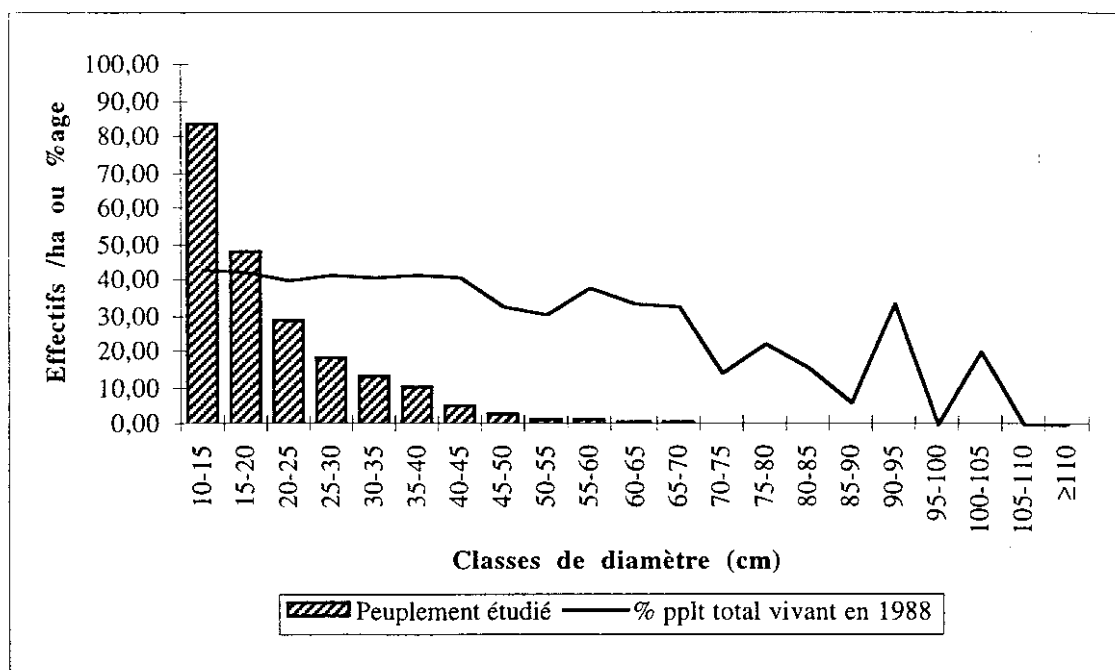


Fig4.3. Structure du peuplement étudié (10 745 arbres sur les huit parcelles) et comparaison avec la structure du peuplement total vivant en 1988, ie après traitements. **NB.** La courbe noire indique la proportion de l'effectif total présent en 1988 que représente chaque barre d'histogramme (= effectif présent dans le jeu de données de calibration).

Quelques statistiques concernant variables expliquées et explicatives, par parcelle puis regroupées par traitement sylvicole, figurent dans le Tableau 4.3.

Tableau 4.3. Moyenne et variance (valeur italique entre parenthèses), par parcelle puis par traitement, des différentes variables utilisées pour la construction des modèles. 10745 arbres sont pris en compte.

Parcelle	Effectif	ΔD (cm/an)	$\text{Log}(\Delta D + 0,287)$	NBD	ΔNBD
P1 (T_0)	1596	0,142 (0,033)	-0,913 (0,124)	89,0 (2451)	-4,45 (37,06)
P6 (T_0)	1561	0,127 (0,029)	-0,943 (0,113)	81,8 (2247)	-2,78 (33,79)
P7 (T_1)	1376	0,188 (0,042)	-0,816 (0,131)	76,3 (1894)	-14,17 (133,13)
P9 (T_1)	1344	0,202 (0,046)	-0,795 (0,150)	74,9 (2014)	-14,68 (147,50)
P5 (T_2)	1449	0,232 (0,064)	-0,743 (0,162)	81,8 (2468)	-19,01 (137,40)
P10 (T_2)	1177	0,325 (0,090)	-0,594 (0,196)	70,6 (1699)	-21,69 (130,06)
P4 (T_3)	992	0,282 (0,065)	-0,650 (0,167)	65,5 (1557)	-33,30 (390,96)
P12 (T_3)	1250	0,252 (0,052)	-0,696 (0,152)	75,4 (2189)	-23,75 (227,82)
<i>Synthèse par traitement</i>					
T_0	3157	0,135 (0,031)	-0,928 (0,119)	85,4 (2362)	-3,63 (36,13)
T_1	2720	0,195 (0,044)	-0,806 (0,140)	75,6 (1953)	-14,43 (140,24)
T_2	2626	0,274 (0,078)	-0,676 (0,182)	76,7 (2154)	-20,21 (135,84)
T_3	2242	0,266 (0,058)	-0,675 (0,159)	71,0 (1932)	-27,98 (322,36)

On notera l'efficacité de l'indice ΔNBD pour la quantification des traitements sylvicoles, comparée à celle bien moindre de l'indice NBD . On observera par ailleurs la très nette

accentuation de l'hétérogénéité des situations environnementales avec l'intensité du traitement (la distribution de chacun de ces indices, par parcelle et par traitement, est représentée en annexe 6, Fig.a8 et Fig.a9).

La figure ci-dessous illustre la liaison entre l'accroissement diamétrique moyenné par parcelle (resp. par carré) et l'indice ΔNBD . Les parcelles qui serviront à évaluer le modèle sont également représentées, pour comparaison.

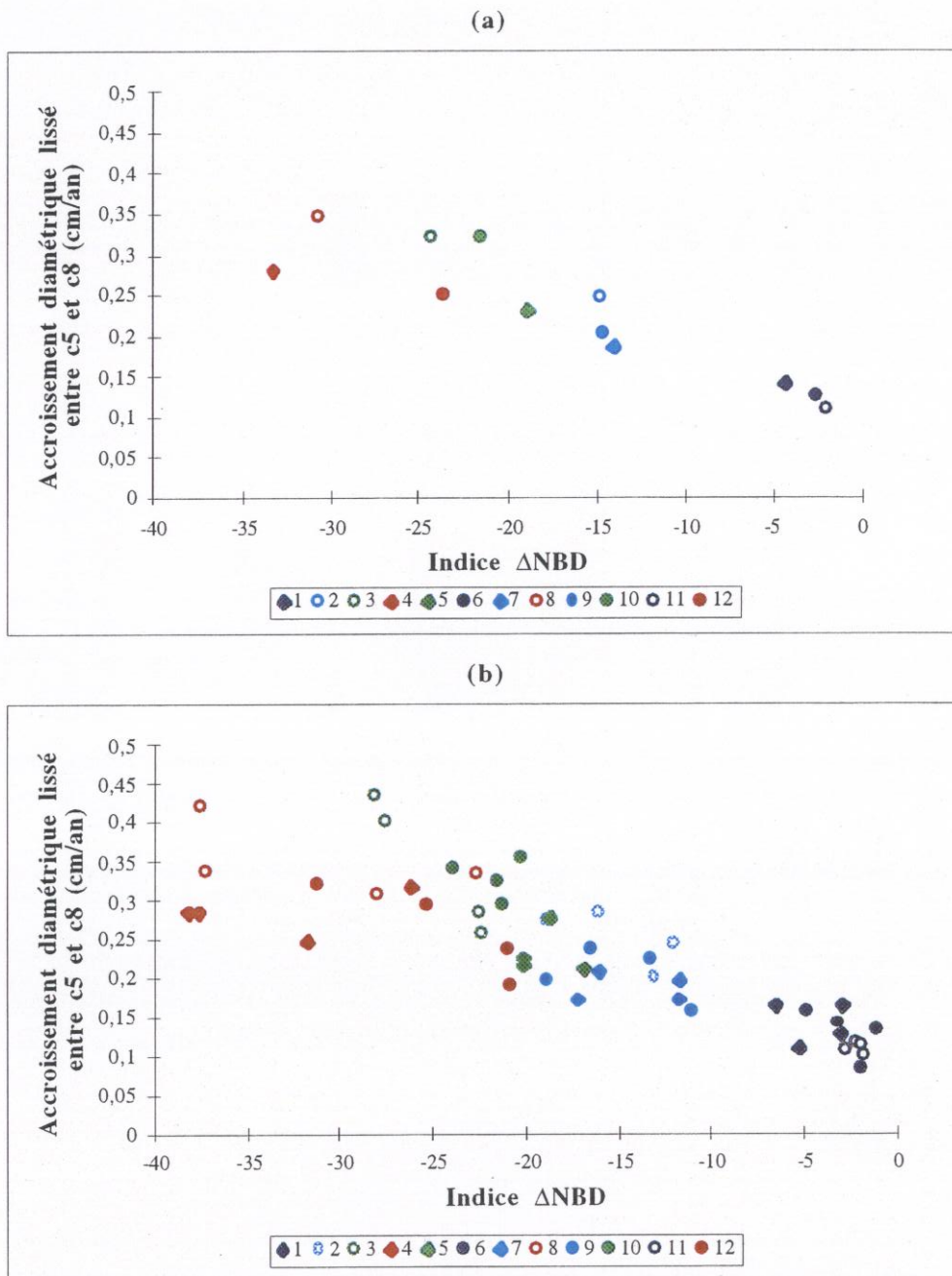


Fig4.4. Liaison accroissement diamétrique moyenné (a) par parcelle, (b) par carré, et valeur moyenne correspondante de l'indice ΔNBD . Les quatre couleurs correspondent aux quatre types de traitement sylvicole et les figurés en plein sont attribués aux parcelles de calibration.

4.5.2 - Comparaison de différentes formulations du modèle de croissance

4.5.2.1 - Calibration

Les formulations proposées ci-dessus pour évaluer les composante « *potentiel* » [7] et « *réducteur* » ([8] ou [9]) une fois combinées dans le cadre des quatre options [3], [4], [5] et [6] présentées au § 4.2.1 permettent de proposer cinq modèles de croissance différents ([10], [11bis], [11ter], [12], [13]) : les équations, estimations des paramètres, statistiques d'ajustement et caractéristiques des distributions résiduelles figurent en annexe 5.

Du point de vue statistique, les paramètres sont estimés de manière beaucoup plus précise dans les modèles ajustés en deux étapes (types [3] et [5] : modèles [10] et [12]) que dans les autres, à l'exception notable du paramètre K. Ce sont également eux qui, à variable dépendante comparable, conduisent aux variances résiduelles les plus faibles.

De leur côté, les modèles directement ajustés à l'ensemble des données (types [4] et [6] : modèles [11bis], [11ter] et [13]) conduisent à une distribution résiduelle proche de la distribution normale (voir Tableau 2 et Fig.1 en annexe 5), d'autant plus que la variable dépendante est logarithmiquement transformée. Dans ce dernier cas, le paramètre K est estimé de manière plus précise mais aussi plus cohérente avec la réalité que lorsque la variable dépendante n'est pas transformée.

4.5.2.2 - Considérations fonctionnelles

« *Potentiel*Réducteur* » ou « *Comportement Moyen*Facteur Modificateur* » ?

L'idée initiale, rappelons-le, était de construire un modèle de type [2] :

$$\Delta D_i = \text{potentiel}(i) * \text{réducteur}(i)$$

et les modèles ajustés en deux étapes (modèles [10] et [12] présentés en annexe 5) sont bien construits dans cet esprit : la composante « *potentiel* » représente l'accroissement maximum d'un arbre dans un site donné et la composante « *réducteur* » traduit l'effet « déprimant » de l'environnement sur cet arbre (par le biais des ressources disponibles) une fois pris en compte son accroissement potentiel : sa valeur est comprise dans l'intervalle $[\varepsilon, 1]$ avec $\varepsilon < 0$. Mais dans le cas présenté ici, deux problèmes apparaissent :

- le « *potentiel* », qui devrait être le reflet d'un comportement optimum moyen, traduit en réalité le comportement d'un nombre limité d'espèces possédant des caractéristiques particulières, notamment une capacité de croissance rapide. Ainsi, les 114 mesures utilisées dans le cadre du paragraphe 4.3 n'ont-elles été fournies que par 28 espèces ou groupes d'espèces sur les 200 identifiées sur le dispositif. Elles appartiennent pour l'essentiel (86% des mesures) aux groupes 3 et 4 définis par Favrichon (1994, 1995) à Paracou : « taxons semi-tolérants émergents » et « héliophiles de la voûte », et aux groupes g3.1, g3.2, g4.2 selon la classification proposée plus loin (voir paragraphe 4.5.3.3), le reste se rattachant au groupe 5 (resp. g5.2 et g5.3), « héliophiles des strates inférieures ». La figure ci-dessous illustre cette situation. On introduit donc, à ce niveau, un effet espèce artificiel dans le modèle de croissance¹² ;

¹² Le problème ne se pose évidemment plus, ou de façon moins gênante, lorsque l'on travaille par groupe d'espèces.

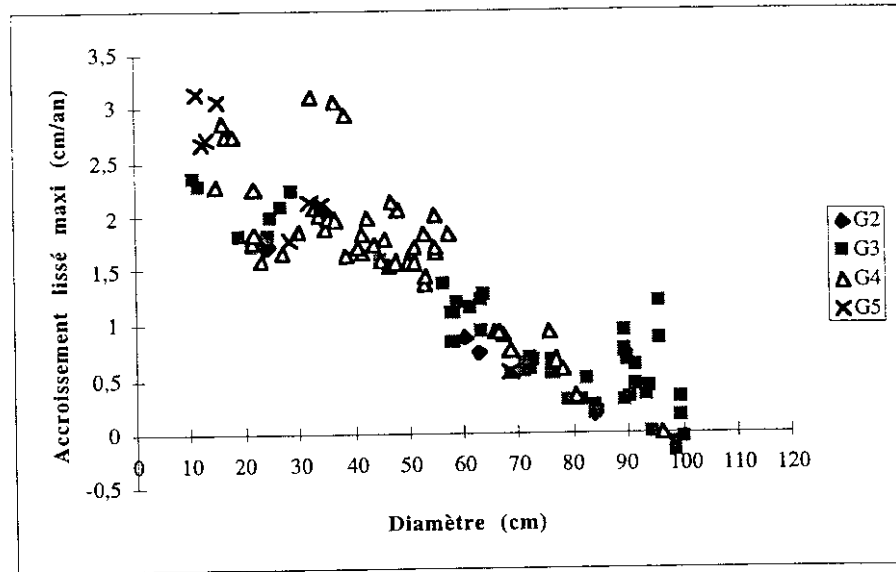


Fig4.5. Représentation des accroissements diamétriques les plus importants (114 mesures sur huit parcelles), après lissage sur trois ans, en fonction des groupes d'espèces construits par Favrichon (1994, 1995). G2 : taxons tolérants de la voûte, G3 : taxons semi-tolérants émergents, G4 : héliophiles de la voûte, G5 : héliophiles des strates inférieures.

- le modèle [2] suppose que, pour D fixé, si $\Delta D_i > \Delta D_j$, alors $\text{réducteur}(i) > \text{réducteur}(j)$. Nous avons retenu les arbres présentant des accroissements diamétriques maxima situés à plus de 30 m des bords des parcelles de manière à pouvoir calculer leurs indices de compétition ; puis nous avons représenté, sur la Fig4.6 page suivante, la « position » de ces arbres par rapport au peuplement des individus de même classe de diamètre (classes de 2 cm de large ; les classes de diamètre supérieur à 70 cm ont été éliminées pour cause de trop faibles effectifs) en utilisant la valeur de leur « réducteur » calculé selon le modèle [10] (voir annexe 5). On constate ainsi qu'un nombre important d'arbres présentant des accroissements inférieurs à ceux représentés sur la Fig4.5 possède un environnement moins contraignant (valeur du « réducteur » plus proche de 1), ce qui traduit un probable effet espèce et illustre les limites des indices de compétition et la difficulté de construction d'un vrai modèle « potentiel * réducteur ».

On peut souligner par ailleurs l'importante sous-estimation des forts accroissements par les deux modèles concernés par cette approche : dans les deux cas, la valeur de $\text{réducteur}(i)$ est largement inférieure à 1 pour les arbres présentant des accroissements diamétriques maxima : voir graphiques (a), (b) et (c) de la Fig.a11, en annexe 6.

Trois modèles ont fait l'objet d'un ajustement direct au jeu de données de calibration : modèles [11bis] et [11ter], formulés selon [4] avec deux formes différentes de « réducteur » et modèle [13] formulé selon [6] (voir annexe 5). Cette fois, la composante « réducteur » varie dans un intervalle $[B_{\text{inf}}, B_{\text{sup}}]$ avec $B_{\text{inf}} < 1$ et $B_{\text{sup}} > 1$. La composante « potentiel » représente toujours l'accroissement diamétrique annuel d'un arbre pour lequel « réducteur » vaut 1, mais ce n'est plus un accroissement maximal : c'est l'accroissement « moyen » d'un arbre situé dans un environnement « neutre », c'est-à-dire qui ne freine pas sa croissance (cas où $\text{réducteur} < 1$) mais qui ne la stimule pas non plus (cas où $\text{réducteur} > 1$). Ce comportement est illustré sur la Fig.2 de l'annexe 5. Il nous a dès lors paru plus correct de rebaptiser les deux composantes

respectivement « *comportement moyen* » et « *facteur modificateur* » (nous utiliserons par la suite les abréviations *CM* et *FM*).

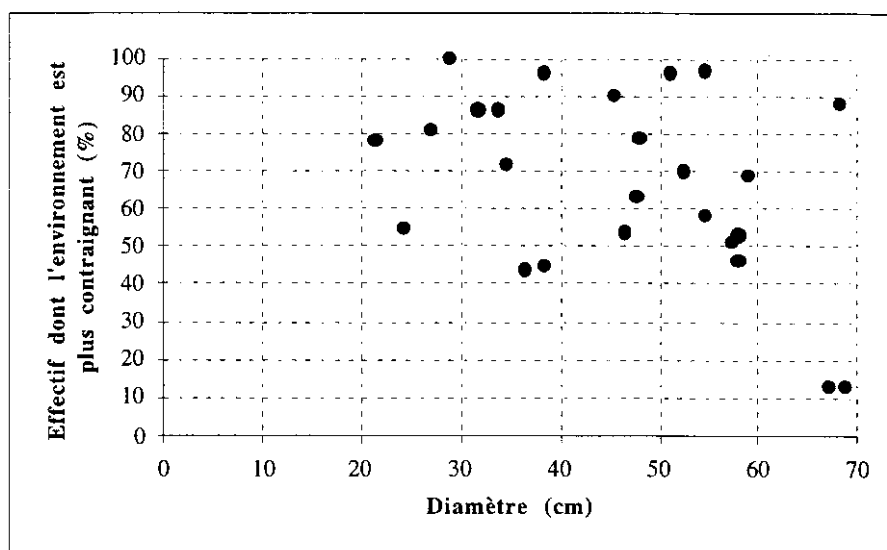


Fig4.6. Comparaison entre les arbres présentant des accroissements maxima et le reste de la population de même classe de diamètre (2 cm de large), du point de vue « contrainte environnementale » telle que traduite par le « *réducteur* » des modèles construits en deux étapes (25 cas étudiés). L'axe des ordonnées indique le pourcentage d'individus appartenant à la même classe de diamètre dont la valeur du « *réducteur* » est plus faible (environnements plus contraignants).

Cette formulation « *CM*FM* » nous paraît préférable à la formulation « *potentiel *réducteur* ». En effet, comme nous l'avons souligné dans le § 4.3, on ne sait pas vraiment ce qu'est une croissance « potentielle » en forêt tropicale ou plus exactement, on ne sait pas correctement caractériser les conditions, très liées à l'espèce, dans lesquelles elle survient : cela se traduit par les anomalies décrites plus haut. En revanche, on peut concevoir que certaines conditions d'environnement stimulent ou freinent un arbre par rapport à une situation de « base » que l'on n'a pas, dans un premier temps, besoin de savoir décrire.

Remarque. Les paramètres a et m de la composante « *comportement moyen* » n'ont plus la même signification que pour la composante « *potentiel* ». Ils représentent les caractéristiques d'individus qui évolueraient en permanence en milieu neutre.

Modèle d'erreur : additif ou multiplicatif ?

D'après Flewelling et Pienaar (1981) : « the change at any stage of the growth process is a random proportion of the current value of the variate » ; l'accroissement en diamètre s'exprime donc plutôt sous forme multiplicative :

$$\Delta D_i = a(i) * (1 + \varepsilon'_i) \text{ ou } \Delta D_i = a(i) * \varepsilon_i.$$

Dans cette hypothèse, on s'attend à observer une variance croissante de ΔD en fonction de la moyenne, pour chaque source d'erreur potentielle.

Les sources d'erreur sur l'estimation des accroissements individuels sont, d'après Stage et Wykoff (1993) : (i) les effets climatiques, qui entraînent une corrélation spatiale des erreurs à l'échelle de la parcelle, (ii) les effets site et peuplement, qui entraînent une auto-corrélation des erreurs toujours à l'échelle de la parcelle, (iii) des effets « arbre » liés aux conditions de micro-site, aux potentialités génétiques de l'individu (intervention notamment de l'effet espèce) ou à une mauvaise spécification du modèle et enfin (iv) la qualité des mesures.

En ce qui concerne les effets climatiques, nous disposons à Paracou de mesures de la pluviométrie par décades (journalières depuis 1991) et il est possible d'étudier les liaisons éventuelles entre précipitations totales entre deux campagnes de mesure et informations prélevées lors de ces campagnes. Favrichon (1995) a conclu à une absence de relation avec l'accroissement global relatif en surface terrière sur les parcelles témoins. Nous avons retenu, sur ces mêmes parcelles, 5025 individus appartenant à 76 espèces bien identifiées ne présentant pas d'anomalies dans les mesures de circonférence, et nous avons étudié l'évolution des accroissements diamétriques annuels (moyenne et variance) au cours du temps et en fonction des précipitations. Le résultat est illustré par la Fig4.7.

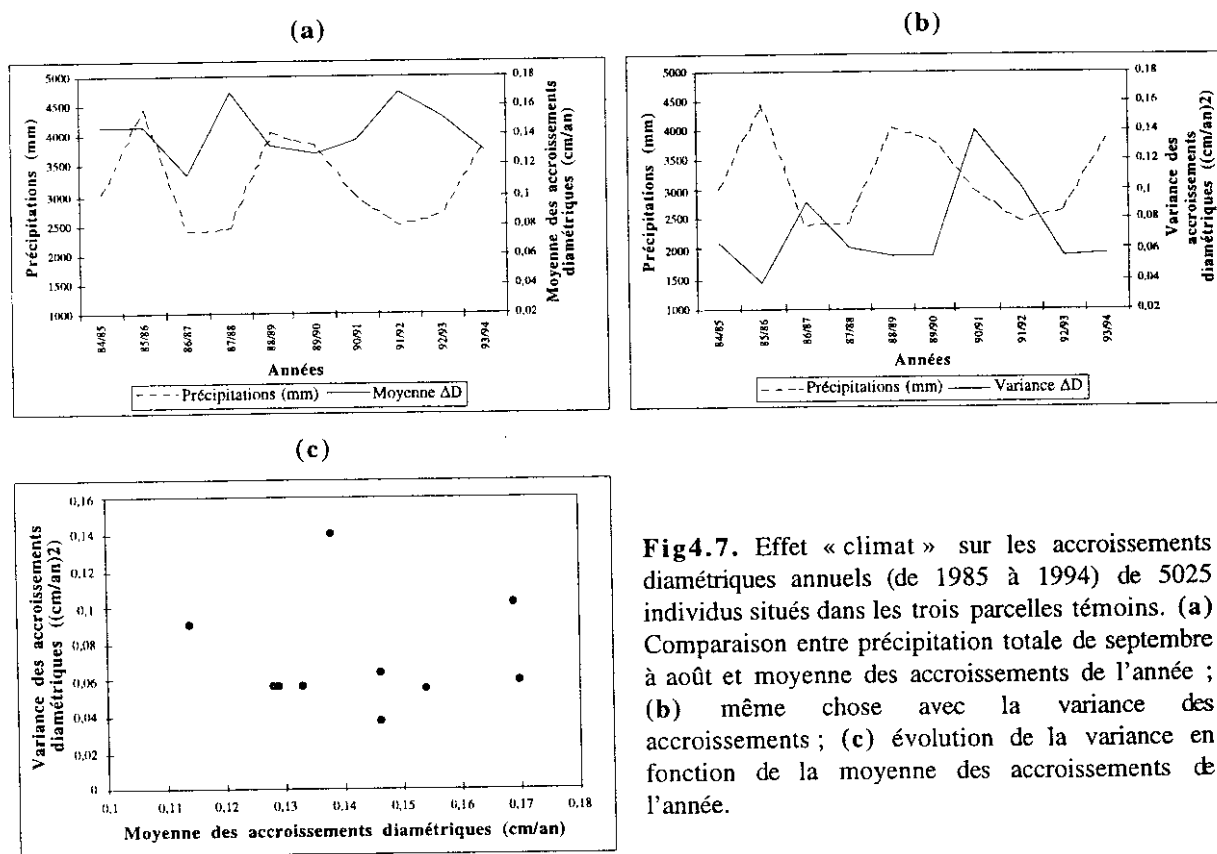


Fig4.7. Effet « climat » sur les accroissements diamétriques annuels (de 1985 à 1994) de 5025 individus situés dans les trois parcelles témoins. (a) Comparaison entre précipitation totale de septembre à août et moyenne des accroissements de l'année ; (b) même chose avec la variance des accroissements ; (c) évolution de la variance en fonction de la moyenne des accroissements de l'année.

On observe sur cette figure une liaison décalée d'environ deux ans entre fortes (resp. faibles) précipitations et forts (resp. faibles) accroissements diamétriques, mais pas de relation nette entre moyenne et variance des accroissements observés une année donnée.

Les choses sont en revanche plus claires pour ce qui concerne effet « site » et effet « espèce ». L'effet « site » peut être étudié par le biais des parcelles, ou des 48 carrés de 1,56 ha qui les composent. Nous avons retenu, sur les douze parcelles de Paracou, les mêmes 76 espèces que précédemment et travaillé sur les accroissements individuels entre 1984 et 1985

(toutes les parcelles sont alors en situation de témoin), après élimination de l'effet « espèce » par le biais d'une ANOVA à un facteur. La tendance nette observée sur la Fig4.8 (a) est davantage compatible avec l'hypothèse d'un effet multiplicatif du facteur « site » qu'avec celle d'un effet additif. Même observation (Fig4.8 (b)) pour le facteur « espèce », après élimination de l'effet « site ».

L'effet « qualité des mesures » étant quant à lui difficile à apprécier, nous nous en tiendrons à ces dernières observations pour juger « raisonnable » l'expression du modèle d'erreur sous forme multiplicative dans le modèle de croissance.

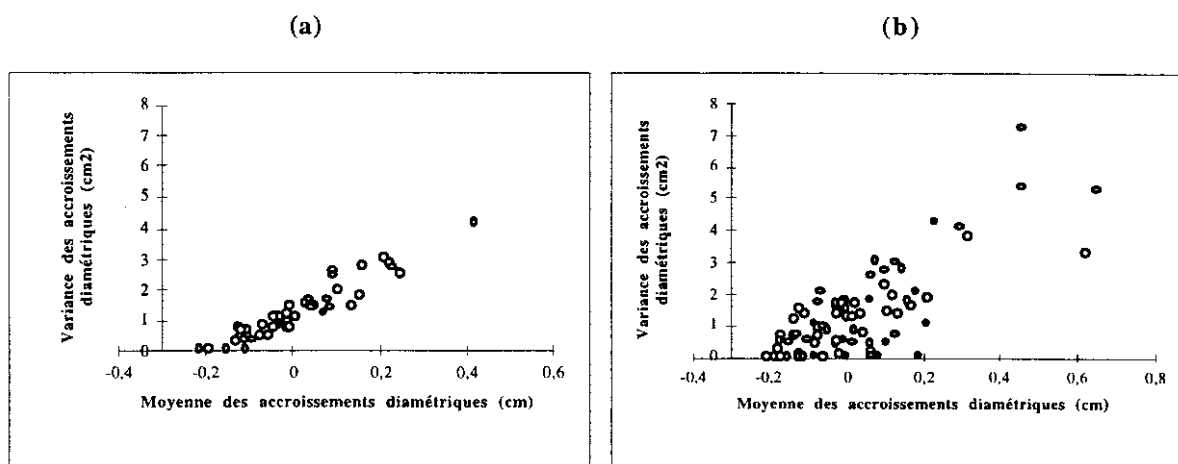


Fig4.8. Etude de l'effet de différents facteurs sur les accroissements diamétriques entre 1984 et 1985 sur les douze parcelles. 76 espèces comptant plus de 50 individus sont prises en compte. (a) Effet « site » (chaque « point » du graphique représente un carré de 1,56 ha) sur les résidus d'une ANOVA à un facteur « espèce ». (b) Effet « espèce » sur les résidus d'une ANOVA à un facteur « site ».

4.5.2.3 - Choix d'un modèle et étude de son comportement

De l'ensemble des considérations exposées ci-dessus : (i) distribution de la variable accroissement et effet multiplicatif probable de différents facteurs, (ii) distribution des résidus après ajustement, (iii) difficulté à définir un accroissement potentiel sur une espèce moyenne, découle notre choix 1) d'utiliser une transformation logarithmique de la variable dépendante et 2) d'ajuster un modèle directement sur l'ensemble des données disponibles.

Le modèle retenu pour la suite de notre travail est le suivant :

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + cte) = a' + \left[\text{Log}(m) + \text{Log}(D_i) + \left(1 + \frac{1}{m}\right) \text{Log}[\text{Log}(K) - \text{Log}(D_i)] \right] \\ + \left[b \text{Log}(NBD_i + 1) + c \Delta NBD_i + d \Delta NBD_i^2 \right] + \varepsilon_i \end{aligned} \quad [13]$$

et tous les paramètres sont estimés en même temps. Le paramètre a' intègre le paramètre a du modèle de Korf et la constante e de FM : $a' = \text{Log}(a) + e$. On peut noter que ce modèle est équivalent au modèle [11ter], qui donne le meilleur résultat lorsque la variable dépendante n'est pas transformée (voir annexe 5).

Il est également possible d'ajuster une variante du modèle [13] en faisant intervenir $NBD_i^{1/2}$ au lieu de $\text{Log}(NBD + 1)$ dans l'expression de FM (modèle [14]). Ce modèle donne de moins bons

résultats du point de vue estimation des paramètres, mais son comportement est qualitativement proche de celui du modèle [13], et c'est lui que nous avons utilisé dans nos simulations : nous y revenons plus loin.

Le Tableau 4.4 reprend les principaux résultats de calibration des modèles [13] et [14]. :

Tableau 4.4. Paramètres des équations [13] et [14], estimés à partir des données portant sur 10745 arbres, toutes espèces confondues (sauf Palmiers).

Paramètres	Modèle [13]		Modèle [14]	
	Estimation	σ	Estimation	σ
a' (Log(a)+e)	-5,21	0,11	-6,77	0,67
m	1,088	0,150	0,514	0,119
K (cm)	208	25	693	298
b (*10 ⁻³)	-114,08	14,08	-31,71	4,89
c (*10 ⁻³)	-18,32	0,59	-18,41	0,59
d (*10 ⁻³)	-0,13	0,01	-0,13	0,01
SCR ^a	1320		1323	
SCT ^b	1715		1715	
$\bar{\sigma}^2$ ^c	0,123		0,123	
(Pseudo-)R ² ^d	0,230		0,229	

^a Somme des carrés des résidus.

^b $SCT = \sum (y_i - \bar{y})^2$

^c Carré moyen des résidus (estimation de la variance résiduelle) : SCR/ddl. Unité : Log(cm)².

^d $1 - (SCR/SCT)$.

Les valeurs estimées des paramètres sont toutes significativement non nulles. Nous nous sommes assurés de l'intérêt de l'inclusion des variables $\text{Log}(NBD + 1)$ et ΔNBD^2 à un modèle utilisant déjà ΔNBD en réalisant des tests F sur des modèles emboîtés. Pour le modèle [13], l'ajout de $\text{Log}(NBD + 1)$ à une partie « facteur modificateur » ne comprenant que ΔNBD amène $F=92,57$ (resp. $F=65,64$ lorsque le FM fait déjà intervenir ΔNBD et ΔNBD^2) et $F=179,85$ lorsque l'on complète avec la variable ΔNBD^2 (valeurs à comparer avec $F_{0,01}(1, \infty)=6,63$). Les mêmes tests peuvent être réalisés avec la variable $NBD^{1/2}$, aboutissant aux mêmes conclusions.

Nous avons superposé le modèle [13] aux données du jeu de calibration sur la Fig.a12 (a) à (c) en annexe 6. La représentation des résidus du modèle en fonction des différentes variables explicatives est faite sur la Fig.a13 (a) à (c) : elle ne laisse apparaître aucune structure particulière.

Du problème posé par les accroissements nuls et négatifs

L'utilisation d'une transformée logarithmique de la variable « accroissement » pose le problème des valeurs nulles et négatives observées. Confronté à ce problème, Wan Razali (1986) travaillant sur des données collectées en forêt tropicale mixte de Malaisie a choisi de ramener à 0 les valeurs négatives et de travailler sur $\text{Log}(\Delta D + 1)$. Vanclay (1991), en forêt

tropicale humide du Queensland, préfère ne pas modifier les données initiales et précise que : « Failure to accomodate these observations (zero increments and small decrements) may lead to overestimates of diameter increment and timber yields ». Il introduit donc une constante α dans la formulation de son modèle : $\text{Log}(\Delta D + \alpha) = f(\text{variables explicatives})$ et explique qu'il a retenu la valeur positive de cette constante comme étant celle qui lui a fourni « both a good fit and a good distribution of residuals ».

Différentes solutions ont été envisagées dans le cadre de ce travail :

- traiter séparément les valeurs positives et prévoir ensuite l'utilisation d'un modèle logistique pour décrire l'occurrence des valeurs nulles et négatives ; les quelques essais d'ajustement direct d'un modèle de type [13] sur les données d'accroissement positives se sont soldés par des échecs. Nous avons préféré ne pas continuer dans cette voie qui supposait un effort de reformulation d'un modèle de croissance mieux adapté ;
- estimer la constante au même titre que les autres paramètres. Cette méthode se heurte au problème du surparamétrage du modèle. Les seules formulations qui aient permis une estimation explicite de cette constante sont [11bis] et [11ter], qui n'utilisent pas de transformation logarithmique des accroissements mais permettent de vérifier que l'expression du modèle sous la forme :

$$\Delta D_i + cte = CM_i * FM_i, \text{ avec } cte > 0$$

permet d'ajuster correctement l'ensemble des paramètres, ce qui n'est pas le cas si l'on omet la constante. Même s'il paraît artificiel ou dangereux de vouloir donner une signification à cette constante, on peut faire certaines remarques : les arbres qui meurent sur pied à Paracou sont souvent des individus qui ont, par le passé, connu des accroissements négatifs ou nuls (Durrieu de Madron, 1993). Si l'on admet que l'arbre utilise les ressources qu'il puise dans son environnement (*i*) pour édifier sa structure par croissance « verticale » et « horizontale » et (*ii*) pour la maintenir (Shugart et al., 1980), on peut imaginer qu'il n'y aura accroissement positif que si l'apport en ressources est strictement supérieur à l'équivalent ressources exigé par la maintenance de la structure. Si l'apport n'est pas suffisant, l'arbre se dessèche sur pied (son diamètre diminue) et finit par mourir, s'il couvre juste les besoins de maintenance, l'arbre ne se développe pas ou du moins son diamètre ne s'accroît pas¹³. Dans ce contexte, la constante introduite dans le modèle pourrait être interprétée comme « l'équivalent ressources » (Oldeman, 1974, parle d'« énergie écologique ») exigé par le maintien de la structure de l'arbre moyen (Pavé, *comm. pers.*). C'est l'interprétation retenue par Kohyama et Hara (1989) pour expliquer l'occurrence des accroissements négatifs sur les sites qu'ils étudient en forêt dense humide ;

- fixer la constante de manière « arbitraire ». C'est la solution que nous avons finalement choisie, en retenant la valeur de la plus petite mesure d'accroissement répertoriée dans notre fichier de base : $\Delta D = -0,287$ cm, valeur éliminée du fichier par la suite. Cette valeur peut-être comparée à celle de la constante f estimée directement dans le cas du

¹³ On peut se référer, par exemple, à Hallé et al (1978) : « The morphogenetic performance of a tree is dependent on the productivity of meristematic tissue present, and the balance between growth rate and death rate of particular tissues may be taken as a measure of the tree's vigor. When production is high and senescence and death of large masses of previously produced tissue is lower then new growth there is a net increase. In the inverse case a net decrease is the result ». L'état d'équilibre est qualifié de « pauperization level » ou « latency level » qui, s'il est dépassé, se traduit rapidement par la mort de l'arbre.

modèle [11bis] soit -0,298 cm, avec laquelle elle est cohérente (voir Tableau 1 en annexe 5).

L'utilisation d'une constante permet de « traduire » le nuage des points $\{(D_i, NBD_i, \Delta NBD_i, \Delta D_i)\}$ le long de l'axe de la variable expliquée, dans le sens des valeurs positives. Ce faisant, on influe artificiellement sur l'estimation des paramètres des modèles, ce que l'on peut observer en réalisant une série d'ajustements utilisant la variable expliquée $\text{Log}(\Delta D + cte)$ pour différentes valeurs de cte . Dans le cas du modèle [13], le domaine de variation possible de cte est l'intervalle [0,11 ; 0,89]. En dehors de ce domaine, l'algorithme de minimisation de la somme des carrés résiduels ne converge plus, la forme du modèle n'est plus adaptée. L'influence de la valeur de la constante est représentée sur la série graphique de la page suivante (Fig4.9).

Le paramètre K est très sensible à la valeur de la constante, ce qui paraît normal du fait de la translation effectuée ; la précision de son estimation devient rapidement mauvaise lorsque $cte \geq 0,4$. La tendance est inverse pour le paramètre m , très lié au paramètre K ($r = -0,85$), ainsi que pour le paramètre b , mais dans des proportions et avec des effets sur le comportement du modèle bien moindres. L'intervalle [0,25 ; 0,30] constitue une plage de stabilité accompagnée d'une meilleure précision pour le paramètre a' et correspond à un domaine dans lequel les résidus des ajustements sont à peu près normalement distribués. Nous n'avons donc pas, au vu de ces différents comportements, de raison objective de remettre en question la valeur $cte = 0,287$, retenue a priori.

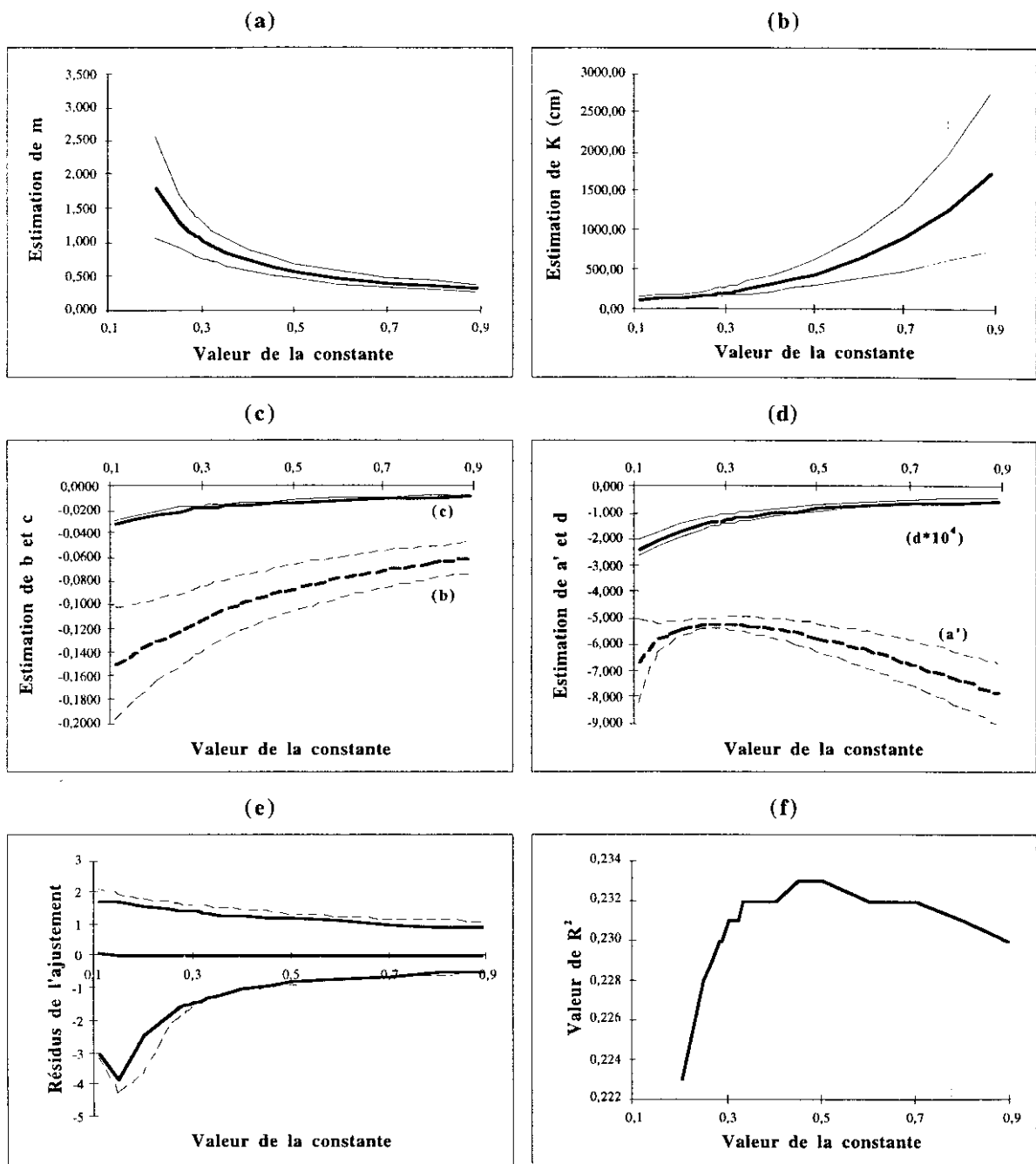


Fig4.9. Effet d'une variation de la constante sur les résultats de l'ajustement du modèle [13] au jeu de données. 10745 individus sont concernés, lorsque $cte > 0,2$. (a) Estimation du paramètre m ; (b) estimation du paramètre K ; (c) estimation des paramètres b et c ; (d) estimation des paramètres a' ($\text{Log}(a)+e$) et d. On a fait figurer, à chaque fois, l'intervalle de confiance asymptotique à 95% des paramètres. (e) Distribution des résidus de l'ajustement pour chaque valeur de la constante : on a fait figurer les valeurs de la médiane (confondue avec l'axe des abscisses), le minimum et le maximum (traits tiretés), le minimum et le maximum une fois éliminés les quatre points extrêmes (traits pleins). (f) Coefficient de détermination calculé pour chaque ajustement.

Comportement du modèle

Le « *facteur modificateur* » intervient sur le « *comportement moyen* » de l'arbre pour le stimuler ou le freiner. La valeur de ce facteur dépend de celle des indices de compétition comme illustré ci-dessous :

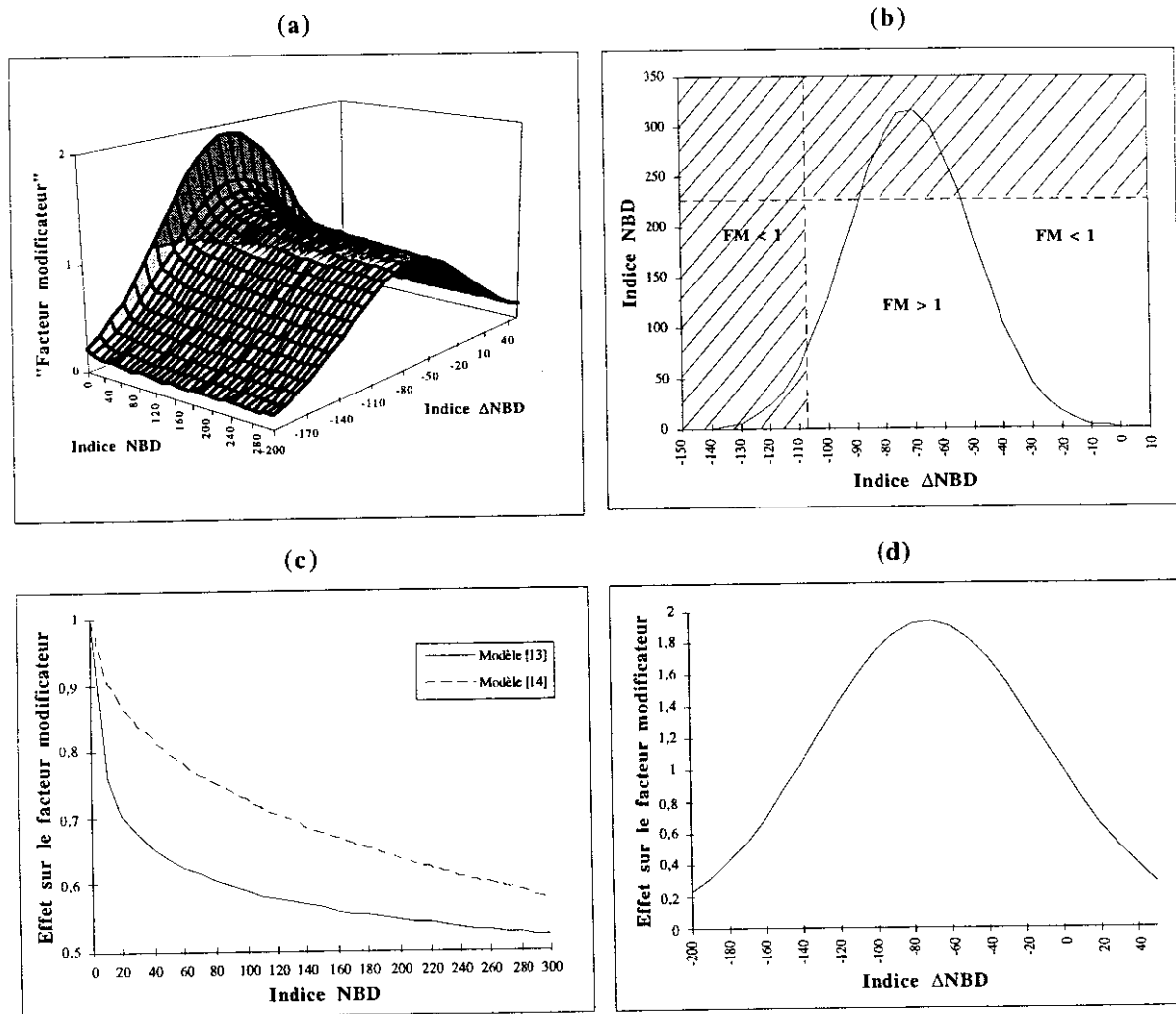


Fig4.10. Comportement du « *facteur modificateur* » en fonction de la valeur des indices de compétition. **NB** : les intervalles de variation des deux indices sur le domaine d'étude sont respectivement : [0, 228] pour *NBD* et [-107, 36] pour ΔNBD . (a) Influence combinée des deux indices. (b) Valeurs combinées des indices pour lesquelles le facteur modificateur (*FM*) vaut 1. (c) Influence propre de l'indice *NBD* ($\Delta NBD=0$) :

$$f(NBD) = e^{[-0,1141 * \text{Log}(NBD+1)]} \text{ dans le cas du modèle [13] et } f(NBD) = e^{[-0,0317 * NBD^{1/2}]} \text{ dans le cas du modèle [14], pour comparaison. (d) Influence propre de l'indice } \Delta NBD \text{ (} NBD=0 \text{) dans le cas du modèle [13] : } f(\Delta NBD) = e^{[-0,0183 * \Delta NBD - 0,000128 * \Delta NBD^2]} \text{ . La fonction est quasiment identique pour le modèle [14].}$$

Les graphiques (c) et (d) illustrent les deux remarques faites au paragraphe 4.4.3 : (i) il est plus contraignant pour un arbre de voir le nombre de ses voisins dominants passer de 0 à 10 que de 160 à 170. L'utilisation de la transformation « racine carrée » (modèle [14]) atténue cependant cet effet par rapport au modèle [13] ; (ii) une diminution trop forte du nombre de voisins dominant un arbre peut avoir un effet négatif sur son accroissement diamétrique.

Les graphiques (a) et (b) indiquent les valeurs combinées des deux indices pour lesquelles FM est inférieur, égal ou supérieur à 1. A chaque valeur de NBD , correspond un intervalle de valeurs de ΔNBD pour lesquelles l'accroissement diamétrique est stimulé : plus NBD est élevé, plus cet intervalle est restreint. Ce comportement peut être interprété de la manière suivante : (i) NBD est très lié au diamètre de l'arbre. Plus celui-ci est gros, plus NBD est faible et des valeurs faibles de ΔNBD suffiront à provoquer des réactions très favorables en accroissement ce qui n'est pas le cas pour les petits arbres (pour lesquels, généralement, NBD est important) ; (ii) à diamètre égal, en milieu très fortement contraignant, l'allègement de la pression environnementale doit être supérieur à ce qu'il est en milieu moins contraignant pour que l'arbre réagisse favorablement (un arbre doté de 200 voisins dominants ne réagira pas à l'élimination de 3 ou 4 d'entre eux). Par contre, la limite à ne pas dépasser intervient plus vite qu'en milieu peu contraignant : l'arbre se serait « habitué » à subir une forte pression et une perturbation de son environnement deviendrait plus rapidement gênante.

L'effet positif d'un allègement de la pression environnementale est maximum pour une valeur de ΔNBD proche de -70, quelle que soit la valeur de NBD ¹⁴. Cela concerne majoritairement des arbres de petit diamètre (dotés de nombreux voisins). En réalité, on n'observe que très peu de cas conformes à cette prédiction. La plupart des individus concernés par cette gamme de valeurs de ΔNBD se situe dans les parcelles du traitement 3. Or, nous avons vu que les accroissements moyens dans ces parcelles étaient comparables à ceux observés dans les parcelles du traitement 2, malgré une valeur moyenne de l'indice ΔNBD significativement inférieure mais encore très supérieure à la valeur « -70 » évoquée plus haut. La non linéarité des réponses en accroissement dans les traitements sylvicoles les plus intenses, mise en évidence au premier chapitre, montre qu'un « freinage » intervient bien avant cette valeur théorique et que le modèle ne rend pas correctement compte de ce phénomène.

Il est intéressant de noter que selon notre formulation du modèle de croissance, les arbres qui se retrouvent toujours en situation de dominance, c'est-à-dire pour lesquels $NBD = \Delta NBD = 0$, ne sont pas les plus avantageux : $FM = 1$ (seulement !). Bien sûr, ce résultat demanderait à être discuté espèce par espèce en tenant compte de la grande diversité des comportements existants : il paraît ainsi davantage compréhensible pour une espèce tolérante à l'ombrage ou opportuniste, et moins pour les espèces héliophiles. Cela dit, pour une espèce moyenne, la situation la plus favorable consiste à « démarrer » avec un grand nombre de voisins dominants, ce qui est le cas le plus fréquent lorsque l'individu est petit, et à les voir disparaître de la manière la plus régulière possible, soit en prenant avantage sur eux, soit en profitant d'une éclaircie naturelle ou artificielle.

Nous avons reporté, ci-dessous (voir Fig4.11) les domaines de variation respectifs des fonctions [13] et [14]. Une fois ajustées aux données $\{(D_i, NBD_i, \Delta NBD_i, \text{Log}(\Delta D_i + 0,287))\}$, les fonctions ont subi une translation de -0,287 le long de l'axe des ΔD_i ce qui explique la position des différentes courbes.

L'examen du domaine de variation de la fonction [13] fait clairement apparaître le problème des arbres de gros diamètre. Selon ce modèle, au-delà de 120 cm de diamètre et quel que soit le type d'environnement, l'accroissement n'est plus jamais positif. L'utilisation d'une telle fonction en

¹⁴ Attention à l'interprétation de ces valeurs : lorsque $NBD = 0$ et $\Delta NBD = -70$, cela signifie que NBD valait 70, trois années auparavant

simulation ne fait dépendre l'apparition et le maintien de gros individus dans le peuplement que de la composante aléatoire qui la complète, ce qui n'est pas suffisant et se traduit dans les faits par une diminution inexorable de la surface terrière, accompagnée d'une augmentation régulière du nombre des individus par le biais du recrutement (voir chapitre 8, § 8.2.2.2). Le modèle [14], du simple fait que le paramètre K a été estimé à une valeur très supérieure (693 cm au lieu de 208 cm) améliore, de ce point de vue, le comportement en simulation même si c'est de manière artificielle.

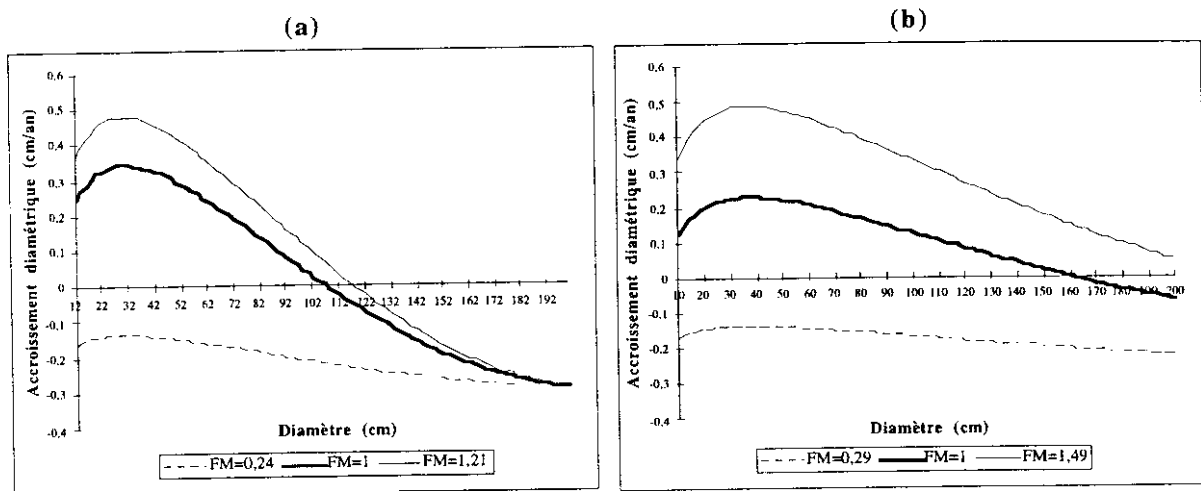


Fig4.11. Domaine de variation des modèles [13] (a) et [14] (b) sur les huit parcelles de calibration. NB : aucun individu ne dépasse 101 cm de diamètre dans le jeu de données.

4.5.3 - Étude de différents effets sur les résidus du modèle de croissance

Le modèle complet résultant de l'ajustement de l'équation [13] au jeu de données et faisant apparaître le terme d'erreur, s'écrit (cf. [6]) :

$$\text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = \text{Log}[CM_i] + \text{Log}[FM_i] + \varepsilon_i \quad [15]$$

la distribution des ε_i étant proche d'une distribution normale.

La variance résiduelle estimée par $\text{var}(\varepsilon_i)$ peut être attribuée, comme nous l'avons vu plus haut, à différentes sources (Stage et Wykoff, 1993). L'effet climat concerne de la même manière tous les arbres pendant une période donnée mais varie dans le temps : nous verrons au § 4.6.3 qu'il est sans doute pour partie à l'origine d'une dégradation de l'efficacité des prédictions sur la période 1991-1994. Il ne peut être appréhendé correctement que par l'étude de longues séries chronologiques dont nous ne disposons pas encore. L'effet site peut être mesuré par l'intermédiaire de la parcelle ou du carré, mais également des quelques éléments de nature morphologique et pédologique connus sur le dispositif : il concerne lui aussi l'ensemble du peuplement à un moment donné mais reste stable dans le temps. En ce qui concerne les effets « arbre », Stage et Wykoff évoquent : (i) l'influence du microsite, que nous traduisons ici par influence de l'environnement local et que nous supposons pris en compte par la partie déterministe du modèle ; (ii) le potentiel génétique qui nous est inconnu, mais que nous pouvons prendre partiellement en compte à travers l'espèce ; (iii) les défauts de formulation du modèle de

croissance. Ces effets se traduisent par l'apparition d'une autocorrélation temporelle à l'échelle de l'arbre, que nous essaierons d'approcher dans un paragraphe ultérieur (voir § 4.6.3).

Nous dirons deux mots, en guise de préliminaire à l'étude qui suit, de la qualité des mesures, 4^{ème} source d'erreur évoquée par Stage et Wykoff : nous essaierons d'évaluer l'influence de l'estimation des accroissements par lissage dans $\text{var}(\epsilon_i)$ (cf. modèle [1]).

L'effet le plus « facilement » mesurable et le plus aisé à incorporer dans le modèle général est l'effet « espèce ». Nous nous attacherons donc d'abord à tirer partie de cette information, puis nous évaluerons les effets résiduels dus aux traitements (considéré comme acquis dans l'énumération de Stage et Wykoff, mais que nous vérifierons dans notre cas ; en d'autres termes, les indices de compétition retenus sont-ils suffisamment efficaces ?) et enfin au site, à travers l'étude des éléments disponibles dans la base de données de Paracou.

4.5.3.1 - Méthodes d'analyse

Ce paragraphe fait largement appel à l'analyse de variance et aux comparaisons multiples de moyennes. Nous avons vu précédemment que les résidus d'ajustement du modèle [13] étaient à peu près normalement distribués, mais d'autres hypothèses préalables à l'utilisation des tests paramétriques ne sont pas toujours vérifiées notamment celle qui concerne l'homogénéité des variances et qui n'a pas été systématiquement testée : d'après Winer (1971), « moderate departure from the hypothesis that $\sigma_a^2 = \sigma_b^2$ do not seriously affect the accuracy of the decisions reached by means of the t test » et la notion d'écart « modéré » est illustrée par le cas où $\sigma_a^2 = 2\sigma_b^2$, pour de petits échantillons (cinq individus). D'après Houde (*comm. pers.*), lorsque les classes contiennent un grand nombre d'individus (de l'ordre du millier), ce qui est notre cas la plupart du temps, des écarts de variance allant du simple au quadruple ne remettent pas en question les conclusions des tests. Nous nous sommes donc contentés de vérifier que ces dernières conditions étaient remplies et lorsque le risque de conclusion erronée paraissait trop grand nous avons complété ou remplacé les analyses paramétriques par des analyses non paramétriques équivalentes : tests de Wilcoxon (somme des rangs) et de Kruskal-Wallis et tests de comparaisons multiples de moyennes de rangs (Bonferroni).

4.5.3.2 - Préliminaire : lissage, erreurs de mesure et autres sources de variabilité individuelle

L'erreur résiduelle de notre modèle de croissance résulte en partie d'un effet individuel lié (*i*) au lissage réalisé initialement sur la variable « accroissement » et (*ii*) à divers effets tels que les erreurs de mesure qui se superposent en partie au précédent.

Nous avons vu au paragraphe 4.1 que la variable dépendante ΔD_i était calculée, pour chaque arbre *i*, par l'intermédiaire du modèle [1] :

$$D_{i,t} = a_i t + b_i + u_{i,t}$$

ajusté aux quatre mesures successives de diamètre prises de 1985 à 1988, avec $\Delta D_i = a_i$ (accroissement moyen annuel sur le diamètre, en cm). $\text{var}(u_{i,t})$ et donc $\text{var}(a_i)$ qui lui est liée, sont affectées à la fois par les erreurs de mesure et par une variabilité naturelle inter-annuelle, intra-individuelle d'origines diverses (et notamment climatiques). L'erreur sur a_i se retrouve

nécessairement dans le modèle [13] et affecte en partie la variance résiduelle : nous avons voulu avoir une idée, même grossière, de son poids dans nos ajustements.

D'après [15] :

$$\text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = \text{Log}[CM_i] + \text{Log}[FM_i] + \varepsilon_i .$$

Les valeurs respectives de $\text{var}(a_i)$ et de $\text{var}(\varepsilon_i)$ ne sont pas directement comparables du fait de la transformation logarithmique utilisée pour ajuster le modèle de croissance. Nous avons donc considéré le modèle :

$$\Delta D_i + 0,287 = CM_i * FM_i + v_i$$

avec v_i écart entre valeurs prédites et observées sur les accroissements, présentant une distribution de type log-normal. La comparaison entre $\text{var}(a_i)$ et $\text{var}(v_i)$ a davantage de sens.

Pour chaque arbre i sur lequel on calcule ΔD_i selon [1], on peut écrire : $\text{var}(u_{i,t}) = \frac{1}{2} * \sum_j (D_i - a_i * t_j - b_i)^2$ et $\text{var}(a_i) = \frac{\text{var}(u_i)}{\sum_j (t_j - \bar{t})^2}$. La moyenne de ces deux

variables, calculée sur les 10745 individus du jeu de données fournit les deux valeurs : $\overline{\text{var}(u_i)} = 0,0174 \text{ (cm}^2\text{)}$ et $\overline{\text{var}(a_i)} = 0,0035 \text{ ((cm/an)}^2\text{)}$. Ces calculs sont effectués sous l'hypothèse d'indépendance des $u_{i,t}$, qui n'est guère raisonnable ici : $\overline{\text{var}(a_i)}$ est vraisemblablement sous-estimée (Houllier, *comm. pers.*).

On établit par ailleurs que $\text{var}(v_i) = 0,043 \text{ ((cm/an)}^2\text{)}$. On peut donc estimer que les erreurs dues au calcul des accroissements par lissage des données diamétriques, incluant approximation par la régression linéaire, erreurs de mesure et diverses sources de variabilité individuelle inter-annuelle ne représentent qu'une faible part de la variance résiduelle après ajustement d'un modèle de croissance à ces données : moins de 10% d'après l'évaluation faite ici.

4.5.3.3 - Prise en compte de l'information « espèce » : constitution de groupes de croissance

Nous avons extrait de notre jeu de données d'ajustement 87 des 173 EGE présents (soit 93% de l'effectif du jeu), représentés par plus de 18 individus, et effectué sur les résidus du modèle de croissance [13] une ANOVA à deux facteurs « espèce » et « parcelle » dont les résultats figurent dans le Tableau 4.5 page suivante.

Nous avons fait figurer dans le tableau deux types de sommes de carrés : (i) les sommes séquentielles (« Type I SS » de la procédure PROC GLM de SAS) qui dépendent de l'ordre d'introduction des variables explicatives dans le modèle, chaque effet étant pris en compte sachant le précédent ; et (ii) les sommes partielles (« partial sum of squares » ou « Type III Sum of Squares »), dont le calcul est indépendant de l'ordre d'introduction des variables, chaque effet étant pris en compte sachant tous les autres.

Tableau 4.5. Analyse de variance à deux facteurs croisés (espèce, parcelle) avec interaction des résidus du modèle général [13]. Analyse réalisée avec la PROC GLM de SAS (Statistical Analysis System, 1989), qui prend en compte les plans déséquilibrés. 9973 arbres, appartenant à 87 espèces et aux 8 parcelles d'ajustement, sont étudiés.

Source	ddl	SCE	CME	F
Modèle	649	343,80	0,530	5,87 (***)
« Type I SS ^a »				
Espèce	86	229,21	2,665	29,51 (***)
Parcelle	7	19,87	2,839	31,43 (***)
Parcelle*Espèce	556	94,72	0,170	1,89 (***)
« Type III SS ^a »				
Espèce	86	185,55	2,158	23,89 (***)
Parcelle	7	4,79	0,684	7,58 (***)
Parcelle*Espèce	556	94,72	0,170	1,89 (***)
Erreur	9323	841,98	0,090	
Total corrigé	9972	1185,78		

* : $0,01 < p(>F) \leq 0,05$. ** : $0,001 < p(>F) \leq 0,01$. *** : $p(>F) \leq 0,001$.

^a Voir texte.

Les résultats indiquent qu'il existe, comme on pouvait s'y attendre, un effet « espèce » très clair sur les résidus du modèle, que cet effet est en bonne partie indépendant de l'effet parcelle et qu'il est largement prépondérant. Cet effet « espèce » une fois pris en compte, il subsiste un effet « parcelle » très significatif, ainsi qu'un terme d'interaction également significatif et assez important traduisant des réactions particulières de certaines espèces au sein des différentes parcelles. Le nombre d'espèces considéré augmente la probabilité d'occurrence de ces interactions.

La prise en compte du seul effet espèce permet de diminuer la variance résiduelle d'environ 18% : $\bar{\sigma}^2$ est ramené de 0,119 ($1185,78 / 9972$) à 0,097 ($(1185,78-229,21) / (9972-86)$), unités en $\text{Log}(\text{cm})^2$.

Nous avons donc cherché à regrouper les espèces présentant des comportements en croissance les plus homogènes possible, de manière à faire disparaître l'effet résiduel spécifique en ajustant, pour chaque groupe, un modèle de croissance adéquat. Le principe « $CM*FM$ » a été conservé, le type d'équation utilisé étant toujours [15] :

$$\text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = \text{Log}[CM_i] + \text{Log}[FM_i] + \varepsilon_i$$

mais nous avons systématiquement recherché les indices de compétition les plus efficaces pour la prédiction des accroissements dans chaque groupe et adapté la forme de FM à ces résultats. Par ailleurs, l'utilisation du modèle de Korf à trois paramètres pour décrire le « comportement moyen » par groupe ayant systématiquement fait apparaître un surparamétrage, nous l'avons remplacé par le modèle de Gompertz à deux paramètres :

$$\text{Log}(CM_i) = \text{Log}(a) + \text{Log}(D_i) + \text{Log}[\text{Log}(K) - \text{Log}(D_i)]$$

avec a et K : même signification que dans le modèle de Korf (voir présentation en annexe 3).

Les 87 espèces extraites de notre jeu de données ont servi de base à toute l'étude qui suit. Leur identification figure dans la liste fournie en annexe 6 (Tableau a8).

Analyse de l'existant

Deux travaux de classification ont déjà été réalisés sur le dispositif de Paracou. Celui de Favrichon (1994, 1995), brièvement présenté en annexe 2 (§ 2), et celui plus récent de Collinet (1997) que nous n'analyserons pas ici de façon détaillée : les critères de regroupement qu'elle a utilisés sont de nature très différente des nôtres, et sa classification ne prend en considération qu'un nombre limité d'espèces. Nous nous contenterons de comparer plus loin ses résultats à ceux que nous avons obtenus.

Cinq modèles ont été construits pour décrire les accroissements des individus appartenant aux cinq groupes d'espèces mis au point par Favrichon. Ils ont été ajustés sur les individus présents dans notre jeu restreint de 87 espèces les mieux représentées ; les résultats des ajustements sont synthétisés dans le Tableau 4.6 présenté plus bas. Les modèles utilisés sont les suivants (les notations que nous utiliserons par la suite dans le texte sont indiquées entre parenthèses) :

- **groupe 1 (G1) : taxons tolérants de strate inférieure et moyenne.** 3639 individus appartenant à 30 espèces (ou groupes d'espèces) sont concernés. Globalement, les indices les mieux adaptés à la description des accroissements sont ΔNBD et ΔNBT (rappel : ΔNBT est l'indice dynamique associé à NBT , nombre total d'individus présents dans un rayon de 30 m autour du sujet). Le modèle ajusté est de la forme :

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + 0,287) &= a'_1 + \text{Log}(D_i) + \text{Log}[\text{Log}(K_1) - \text{Log}(D_i)] \\ &+ c_1 \Delta NBD_i + d_1 \Delta NBT_i^2 + \varepsilon_{1i} \end{aligned} \quad [16]$$

avec $a'_1 = \text{Log}(a_1) + e_1$;

- **groupe 2 (G2) : taxons tolérants de la voûte.** Il regroupe 4075 individus appartenant à 27 espèces. L'indice de compétition le plus efficace est ΔNBD et le modèle utilisé :

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + 0,287) &= a'_2 + \text{Log}(D_i) + \text{Log}[\text{Log}(K_2) - \text{Log}(D_i)] \\ &+ c_2 \Delta NBD_i + d_2 \Delta NBD_i^2 + \varepsilon_{2i} \end{aligned} \quad [17]$$

avec $a'_2 = \text{Log}(a_2) + e_2$;

- **groupe 3 (G3) : taxons semi-tolérants émergents.** 1430 individus appartenant à 13 espèces se retrouvent au sein de ce groupe. L'indice le plus efficace et le modèle utilisé pour décrire l'accroissement dans ce cas sont les mêmes que pour le groupe 2 (modèle [17]) ;

- **groupe 4 (G4) : taxons héliophiles de la voûte.** Il concerne 579 individus appartenant à 13 espèces. Trois indices sont efficaces : NBD , ΔNBD et ΔNBT et ils interviennent dans le modèle ajusté sous la forme :

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + 0,287) &= a'_4 + \text{Log}(D_i) + \text{Log}[\text{Log}(K_4) - \text{Log}(D_i)] \\ &+ b_4 NBD_i^{1/2} + c_4 \Delta NBD_i + d_4 \Delta NBT_i^2 + \varepsilon_{4i} \end{aligned} \quad [18]$$

avec $a'_4 = \text{Log}(a_4) + e_4$;

- **groupe 5 (G5) : taxons héliophiles de strate inférieure.** Il regroupe 250 individus appartenant à 4 espèces. Les indices et le modèle les plus performants dans ce cas sont les mêmes que pour le groupe 4 (modèle [18]).

Le Tableau 4.6 ci-dessous reprend les caractéristiques des cinq modèles.

Tableau 4.6. Quelques caractéristiques des groupes d'espèces définis par Favrichon (1994, 1995) tels qu'ils se présentent dans notre jeu de données d'ajustement. On a reporté les résultats des ajustements des cinq modèles adaptés à chaque groupe, ainsi que les résultats d'une ANOVA à un facteur « espèce » appliquée respectivement aux résidus de chacun des modèles.

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4	Groupe 5
Effectif	3639	4075	1430	579	250
Composition (codes représentés)	Voir Tableau a9 en annexe 6				
Accroissement moyen (cm/an) sur P1 et P6 (témoins)	0,06	0,12	0,25	0,28	0,23
Moyenne (variance) des résidus du modèle [15] (resp. $\text{Log}(\text{cm})$ et $\text{Log}(\text{cm})^2$)	-0,11 (0,09)	-0,03 (0,10)	0,18 (0,13)	0,27 (0,17)	0,24 (0,12)
Paramètres	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)
a''	-4,32 (0,02)	-4,42 (0,02)	-4,49 (0,04)	-3,97 (0,19)	-3,82 (0,41)
K (cm)	81,6 (2,5)	93,5 (1,8)	125,8 (4,3)	113,6 (18,8)	102,7 (39,3)
b (*10 ⁻³)	-	-	-	-46,46 (12,23)	-47,80 (20,50)
c (*10 ⁻³)	-13,17 (0,47)	-20,69 (0,88)	-30,43 (1,88)	-26,98 (1,60)	-22,03 (1,98)
d (*10 ⁻³)	-0,07 (0,01)	-0,14 (0,02)	-0,26 (0,03)	-0,10 (0,02)	-0,11 (0,02)
SCR ^a	264,70	413,80	180,99	87,31	26,06
SCT ^b	322,26	531,87	244,82	139,31	46,63
$\hat{\sigma}^2$ ^c (Log(cm) ²)	0,073	0,102	0,127	0,152	0,106
Pseudo-R ² ^d	0,179	0,222	0,261	0,373	0,441
Modèle global à 22 paramètres : SCT=1543,15 ; SCR=972,87 ; $\hat{\sigma}^2=0,098$ (Log(cm)²) et pseudo-R²=0,370					
Résultats d'une analyse de variance à un facteur « espèce » sur les résidus de chaque modèle par groupe					
F ^e	10,71 ***	9,60 ***	9,40 ***	2,97 ***	0,23 (NS)
SCR ^a	243,72	389,77	167,64	82,13	25,98
$\hat{\sigma}^2$ ^c	0,068	0,096	0,118	0,145	0,106

^a Somme des carrés des résidus.

^b $\sum(y_i - \bar{y})^2$.

^c Estimation de la variance résiduelle (SCR/ddl).

^d $1 - (\text{SCR}/\sum(y_i - \bar{y})^2)$.

^e *** : $p \leq 0,001$.

Nous avons illustré, sur la Fig4.12 ci-dessous, les « *comportements moyens* » des cinq groupes de Favrichon en assimilant la constante a' à $\text{Log}(a)$; a est alors maximum, c'est-à-dire que le délai d'atteinte de la taille maximale est minimum pour chaque arbre, étant donné son environnement (toujours neutre ici). Nous avons également représenté, pour comparaison, le comportement de notre modèle moyen ([13]).

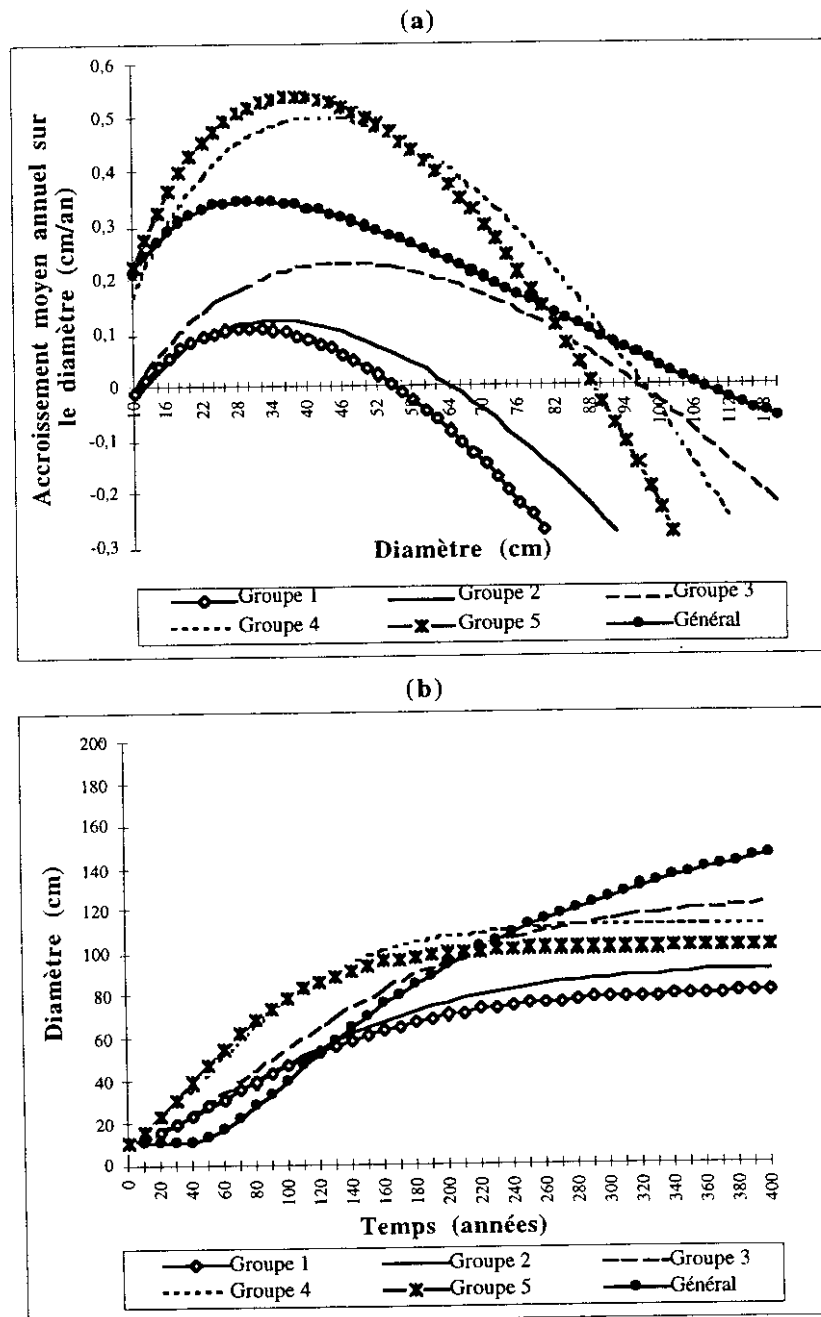


Fig4.12. « *Comportement moyen* » des individus appartenant aux différents groupes définis par Favrichon (1994, 1995). (a) Forme différentielle : accroissement moyen annuel sur le diamètre, en fonction du diamètre. (b) Forme intégrale : diamètre en fonction du temps. On suppose que le « *facteur modificateur* » vaut toujours 1, c'est-à-dire que les arbres évoluent en milieu toujours neutre. Voir la signification des différents groupes dans le texte. « Général » illustre le modèle [13]. **Remarque :** la représentation de la forme intégrale est abusive, car elle ne tient pas compte du fait que le nuage de points a été décalé avant ajustement de la forme différentielle. Elle est indicative.

Trois grands types de comportement sont ainsi mis en évidence : les groupes 1 et 2 à croissance relativement faible, atteignant tardivement des tailles moyennes, en opposition aux groupes 4 et 5 qui atteignent rapidement des tailles moyenne à forte. Le groupe 3 a un comportement bien particulier, avec des individus qui atteignent tardivement de grandes tailles, illustrant bien le comportement d'EGE définis par Favrichon comme « semi-tolérants émergents », capables d'accroissements faibles à moyens en condition de forte compétition pour la lumière. On notera que les paramètres a' et surtout K sont estimés de manière assez précise pour les trois premiers groupes, nettement moins bien pour les groupes 4 et 5 (moins d'individus, comportement en croissance plus hétérogène dans le cas du groupe 4).

La prise en compte de cette classification permet de ramener la variance résiduelle $\bar{\sigma}^2$ à 0,098 (SCR/ddl, avec ddl=9951 compte-tenu des 22 paramètres utilisés, unité : $\text{Log}(\text{cm})^2$), soit un résultat identique à celui obtenu par analyse de variance à un facteur « espèce » (voir Tableau 4.5 : lorsque l'effet espèce est seul pris en compte, $\bar{\sigma}^2 = \frac{(1185,78 - 229,21)}{(9972 - 86)} = 0,097$). Cependant, le Tableau 4.6 montre qu'à l'exception du

groupe 5, il subsiste dans chacun des groupes de Favrichon un effet espèce net sur les résidus des modèles ajustés et qu'il y a donc possibilité, de ce point de vue, d'améliorer la classification. Par ailleurs, il faut rappeler que l'objectif final de ce travail est la formulation de modèles utilisables en simulation. Or aucun des 5 modèles ajustés plus haut ne permettrait d'obtenir en simulation des individus dépassant, en milieu toujours neutre, la valeur théorique de 125 cm de diamètre (cas du groupe 3). Cette valeur de K peut certes être dépassée, certains individus étant susceptibles d'évoluer la plupart du temps en milieu favorable ($FM > 1$), mais les résultats de simulation que nous présentons au chapitre 8 montrent que la valeur de K doit en pratique être très élevée pour qu'il y ait apparition d'un nombre raisonnable de gros arbres dans le système simulé.

Mise au point d'une classification mieux adaptée à notre objectif

Rappelons que notre objectif est de parvenir à faire disparaître l'effet « espèce » des résidus du modèle de croissance ce qui, en théorie, doit accompagner une amélioration de sa performance descriptive. Nous avons, pour cela, réalisé notre classification de la manière suivante :

Variables prises en compte.

- **Croissance.** C'est évidemment le premier critère à considérer, pour réaliser des groupes homogènes de ce point de vue. Nous avons donc utilisé la moyenne, par espèce, des résidus du modèle de croissance [13] débarrassés de l'effet parcelle par le biais d'une ANOVA à un facteur ; ceci nous a permis, en théorie, d'obtenir le même type d'information de tous les individus du fichier quelles que soient leur taille, leur situation compétitive et leur localisation en fonction des parcelles (cette localisation n'est pas neutre, comme l'ont montré les résultats de l'ANOVA présentée au Tableau 4.5). Nous verrons plus loin que l'effet traitement ne crée pas ou peu d'interférence, l'indice ΔNBD le prenant correctement en compte.
- **Taille potentielle.** Nous avons souligné à différentes reprises le problème posé par la détermination du paramètre K , taille potentielle maximale des individus. Il fallait parvenir à regrouper le mieux possible les espèces présentant des caractéristiques identiques de distribution diamétrique, et nous avons pour cela utilisé quatre variables calculées sur

l'ensemble du peuplement vivant en 1988 sur les douze parcelles : moyenne et médiane des diamètres, 3ème quartile de la distribution diamétrique et coordonnées des espèces sur le premier axe d'une AFC « espèces*classes de diamètre ».

- « Sensibilité au statut social ». Nous avons enfin voulu utiliser les résultats obtenus lors de l'étude par espèce des indices de compétition, à savoir « on observe une bonne concordance entre degré d'exigence en lumière des espèces et valeur du coefficient de détermination du meilleur modèle linéaire à deux variables non transformées permettant de décrire leur accroissement » (voir § 4.4.2). Les résultats portés au Tableau VIII, annexe 4, montrent que les deux indices les plus efficaces sont pratiquement toujours *NBD* et ΔNBD . Comme par ailleurs ce sont ceux qui sont utilisés dans le modèle [13] nous avons décidé de classer l'ensemble de nos 87 espèces en fonction du coefficient de détermination du modèle suivant :

$$\text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = bNBD_i + c\Delta NBD_i + e$$

coefficient que nous utilisons comme un indicateur de « sensibilité au statut social » ; il distingue les espèces en théorie sensibles à la compétition pour la lumière, bien décrites par un modèle « *CM*FM* » utilisant nos deux indices de statut social, des autres pour lesquels il faut faire appel à d'autres indices.

Premier regroupement.

Les six variables définies plus haut ont été utilisées dans une ACP dont les principaux résultats sont illustrés ci-dessous (Fig4.13 et Fig4.14) :

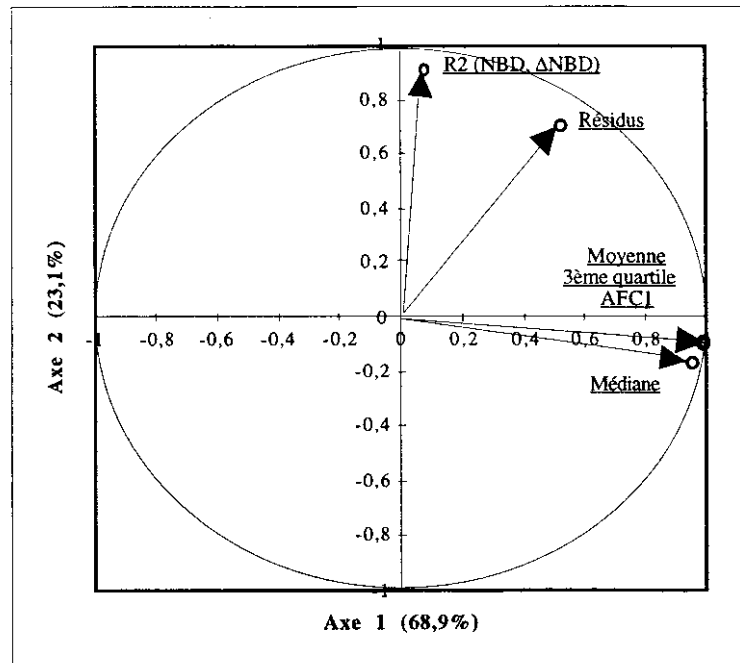


Fig4.13. Cercle des corrélations de l'ACP réalisée sur le tableau croisant les 87 espèces les mieux représentées dans notre jeu de données d'ajustement et les informations suivantes : « Résidus » = moyenne résiduelle du modèle [13] après élimination de l'effet parcelle ; « R2 (NBD, ΔNBD) » = coefficient de détermination de la régression $\text{Log}(\Delta D + 0,287) = f(\text{NBD}, \Delta \text{NBD})$; « Moyenne, Médiane, 3ème quartile » = caractéristiques de la distribution diamétrique de l'ensemble des arbres vivant sur les douze parcelles en 1988 ; « AFC1 » = coordonnées des espèces sur le premier axe d'une AFC « espèces * classes de diamètre » faisant intervenir l'ensemble des arbres vivants en 1988 sur les douze parcelles.

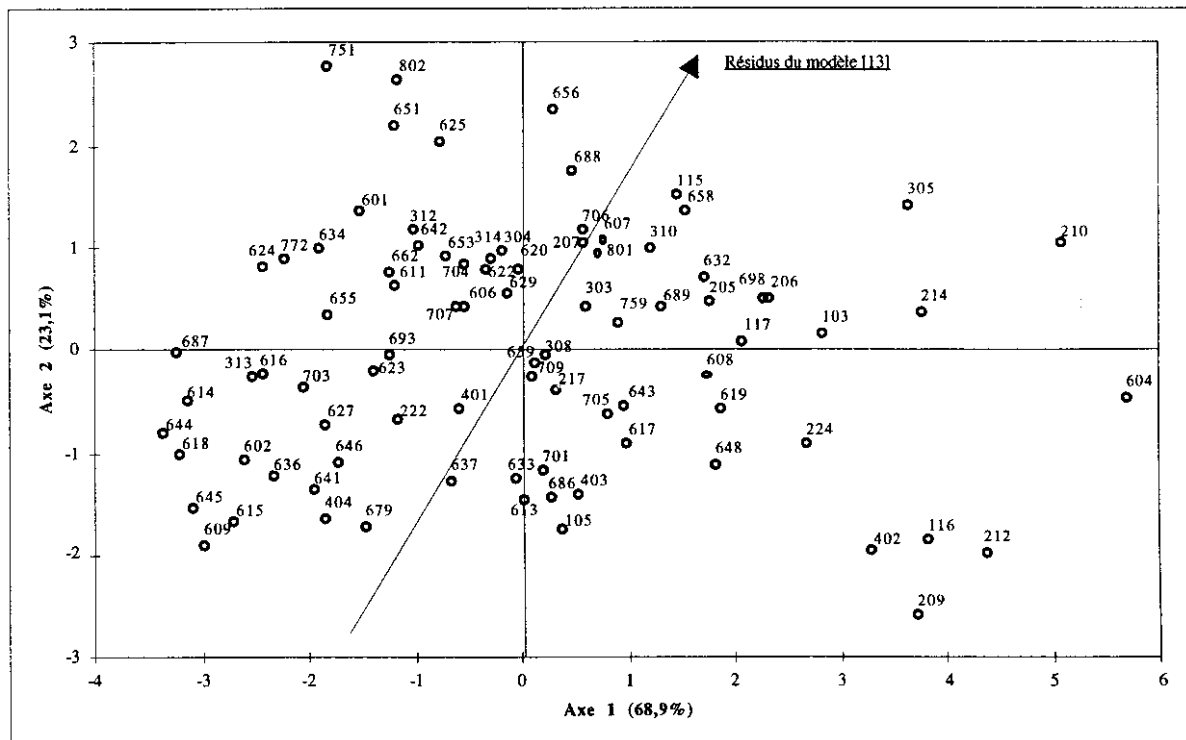


Fig4.14. Projection des 87 espèces étudiées sur le premier plan factoriel de l'ACP (voir légende de la Fig4.13). NB : une représentation plus lisible figure en annexe 6, Fig.a14. On se reportera à la liste d'espèces fournie au Tableau a8 (annexe 6) pour l'identification des codes.

L'analyse répartit les espèces dans le premier plan factoriel (92% de l'inertie totale) en fonction de leur taille (l'axe 1 est « fabriqué » par les quatre variables représentant les distributions diamétriques, on voit qu'elles apportent sensiblement le même type d'information) et de leur sensibilité au statut social (axe 2), lui-même assez fortement corrélé avec la variable « résidus ». La figure suivante montre comment sont distribués les groupes de Favrichon sur le même plan factoriel :

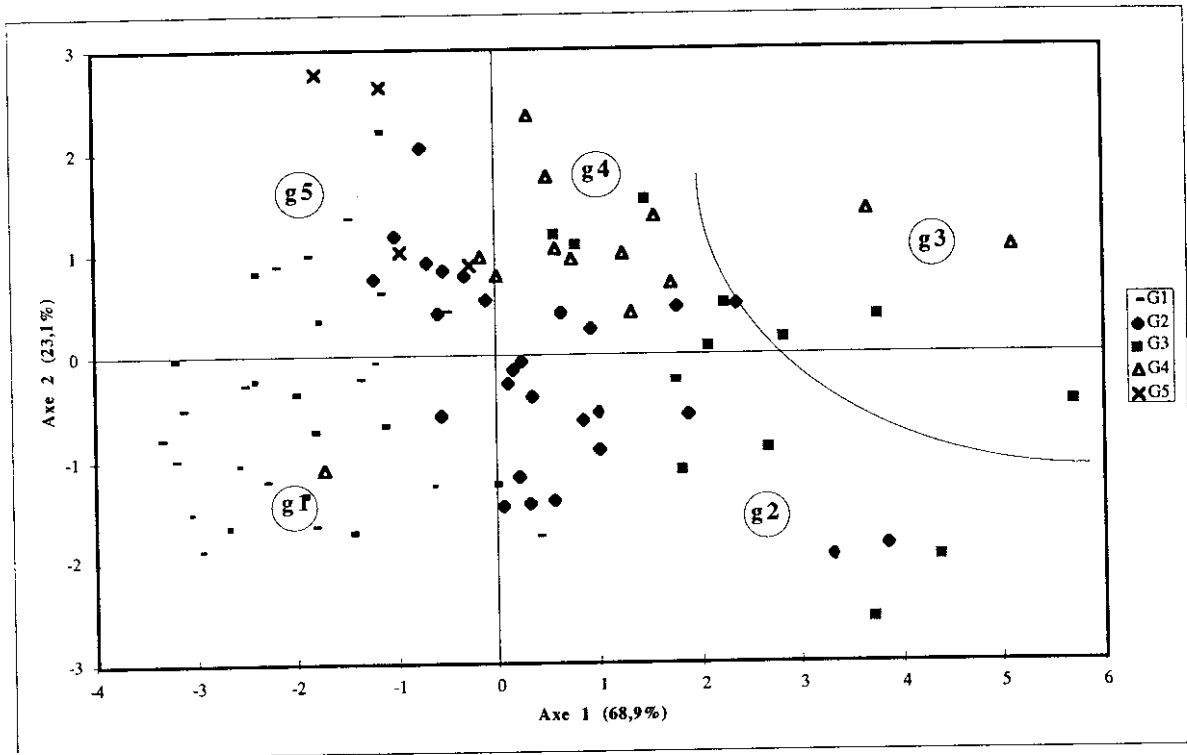


Fig4.15. Projection des 87 espèces étudiées sur le premier plan factoriel de l'ACP (voir légende de la Fig4.13). On a représenté l'appartenance des différentes espèces aux cinq groupes mis au point par Favrichon (G1 à G5), ainsi que les limites des grands groupes retenus dans notre étude (g1 à g5).

Les deux informations majeures ayant guidé la classification de Favrichon sont la « taille » et la « croissance » et l'on retrouve cette information de manière assez claire sur le plan (l'axe croissance se situant à mi-chemin entre la bissectrice et le 2ème axe factoriel). On voit par contre que du point de vue « sensibilité au statut social », les groupes 1, 2 et 3 sont très hétérogènes, rassemblant des espèces dont les comportements vis-à-vis de leur environnement tel que décrit par nos indices ne sont pas du tout les mêmes.

Nous avons donc dans un premier temps simplement séparé les espèces (i) apparemment insensibles au statut social (g1, g2) et (ii) apparemment sensibles au statut social (g3, g4, g5), de manière à pouvoir adapter au mieux la formulation du « facteur modificateur » ; puis (iii) de faible taille potentielle (g1, g5) et (iv) de taille potentielle moyenne à très forte (g2, g3, g4), dans l'espoir d'obtenir des estimations du paramètre K aussi réalistes et précises que possible. La représentation de ces cinq groupes en fonction des deux variables « résidu moyen » du modèle de croissance [13] sans effet parcelle et « 3ème quartile » de la distribution diamétrique figure en annexe 6 (Fig.a15).

Classification définitive.

Nous avons ensuite, au sein de chaque groupe, recherché les indices de compétition les mieux liés aux accroissements bruts puis procédé à des regroupements successifs guidés par la persistance ou la disparition de l'effet espèce sur les résidus de chaque nouveau modèle ajusté. Cette méthode est assez similaire à celle utilisée par Vanclay (1991c) pour la constitution de ses groupes de croissance : « Similarity was determined by comparing the residual sum of squares from fitting eqn. (1) to the existing group and the incoming species independently, with that obtained from the pooled data. Three criteria were considered : (1) the change in the residual sum of squares ; (2) the F -statistic ; (3) the probability of the F -statistic ».

Ce travail a fait progressivement émerger quinze sous-groupes, que nous représentons ci-dessous (voir Fig4.16, ainsi que la Fig.a16 en annexe 6 qui reprend l'intitulé des codes espèces) en fonction des deux variables « résidu moyen » et « 3ème quartile ». Une représentation de la classification de Favrichon est également fournie, pour comparaison (une table de correspondance entre les deux classifications figure en annexe 6, Tableau a9). Nous y revenons plus loin.

Au total, sept types de modèle, correspondant à sept expressions différentes du « facteur modificateur » ont été utilisés pour décrire la croissance des différents groupes. Le « comportement moyen » utilise toujours un modèle de Gompertz.

- (1) $\text{Log}(FM_i) = bNBD_i^{1/2} + c\Delta NBD_i + d\Delta NBD_i^2 + e$.
- (2) $\text{Log}(FM_i) = bNBD_i^{1/2} + c\Delta NBD_i + d\Delta NBT_i^2 + e$.
- (3) $\text{Log}(FM_i) = b\text{Log}(NBD_i + 1) + c\Delta NBD_i + d\Delta NBT_i^2 + e$.
- (4) $\text{Log}(FM_i) = bNBD_i + c\Delta NBD_i + d\Delta NBD_i^2 + e$.
- (5) $\text{Log}(FM_i) = c\Delta NBD_i + d\Delta NBD_i^2 + e$.
- (6) $\text{Log}(FM_i) = c\Delta NBD_i + d\Delta NBT_i^2 + e$.
- (7) $\text{Log}(FM_i) = c\Delta NBD_i + e$.

La constante e ne peut être estimée séparément du paramètre a présent dans le modèle de Gompertz. Le paramètre estimé est $a' = \text{Log}(a) + e$. Les résultats des ajustements pour les différents groupes figurent dans le Tableau 4.7 (voir plus loin).

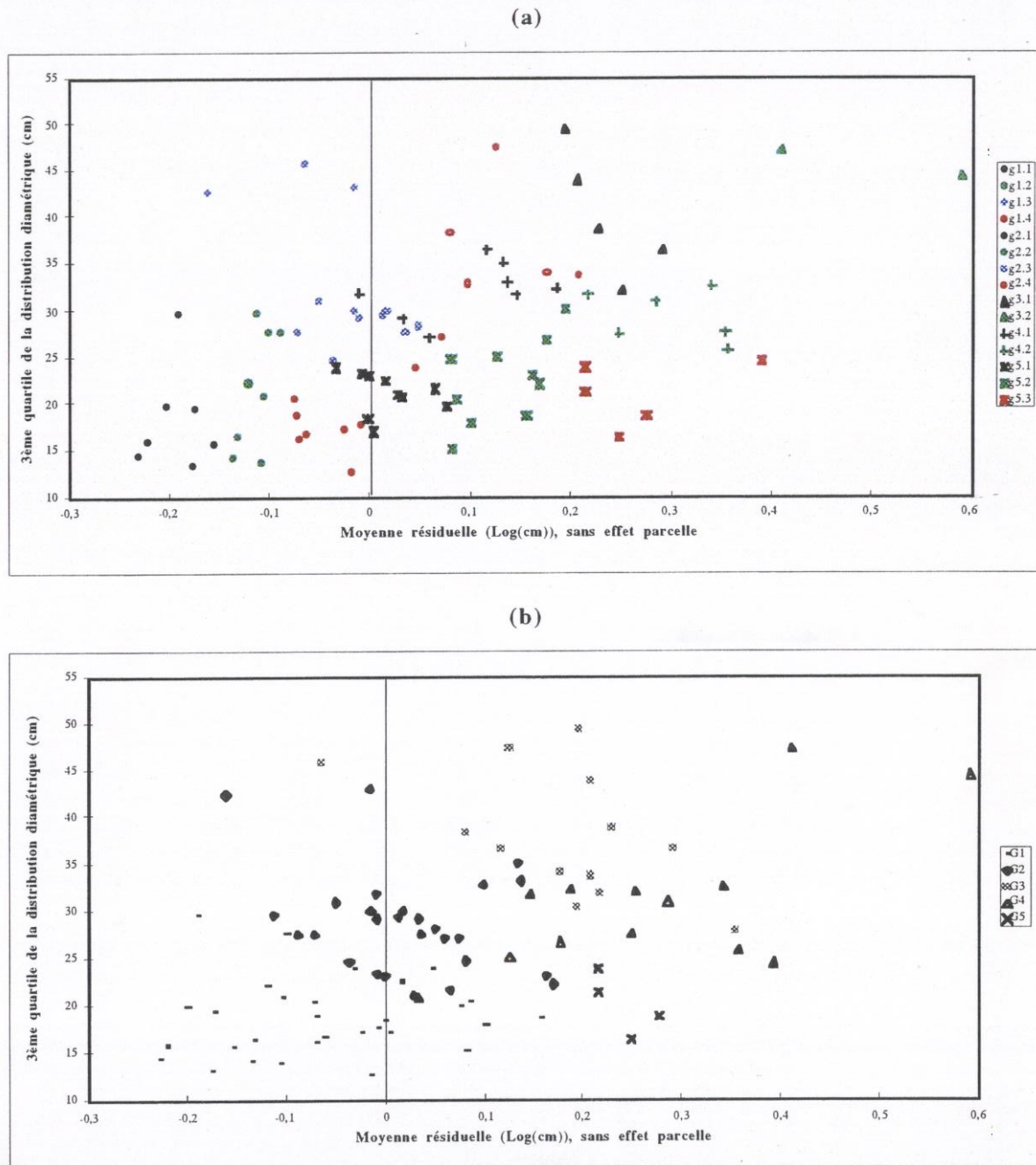


Fig4.16. (a) Distribution des 87 espèces (ou groupes d'espèces) étudiées, en fonction des deux variables « résidus moyens » du modèle de croissance [13] sans effet parcelle et « 3ème quartile » de la distribution diamétrique. On a représenté l'appartenance de chaque espèce aux quinze groupes de croissance. g1, g2, g3, g4, g5 : voir texte, et légende de la Fig.a15 en annexe 6. Subdivisions : voir texte et Tableau 4.7 ci-dessous. 9973 individus sont pris en compte. **NB** : une représentation plus lisible figure en annexe 6, Fig.a17 et les correspondances avec les codes espèces sont fournies par la Fig.a16. **(b)** Même chose, en utilisant la classification de Favrichon.

Tableau 4.7. Principales caractéristiques des groupes de croissance établis pour les besoins de notre étude. **NB1** : dans chaque groupe, les sous-groupes sont établis de manière à ce qu'il ne subsiste aucun effet espèce sur les résidus du modèle adapté au sous-groupe. Ils correspondent en général à des accroissements moyens croissants. **NB2.** On se reportera à la liste d'espèces fournie au Tableau a8 (annexe 6) pour l'identification des codes.

(a). **Groupe 1** : espèces de taille diamétrique potentielle faible, dont la sensibilité apparente au statut social est faible à nulle.

Sous-groupe	Groupe g1.1	Groupe g1.2	Groupe g1.3	Groupe g1.4
Effectif	1141	825	542	910
Composition (codes représentés)	404, 609, 615, 618, 641, 644	222, 602, 614, 645, 679	401	313, 616, 623, 627, 636, 637, 687, 703
Espèce "type"	<i>Catostemma fragrans</i> (641)	<i>Iryanthera sagotiana</i> (222)	?	<i>Sloanea guianensis</i> (703)
Accroissement moyen (cm/an) sur P1 et P6 (témoins)	0,05	0,05	0,11	0,07
Moyenne des résidus du modèle [13] (Log(cm))	-0,20	-0,12	-0,04	-0,04
<i>Facteur modificateur</i>	(6)	(6)	(6)	(6)
Normalité des résidus (W) ^a	0,985 (NS)	0,982 *	0,986 (NS)	0,988 (NS)
Paramètres	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)
a'	-4,29 (0,04)	-4,28 (0,05)	-4,39 (0,06)	-4,29 (0,05)
K (cm)	71,68 (3,88)	77,13 (6,07)	93,81 (7,59)	87,27 (7,62)
b (*10 ⁻³)	0,00	0,00	0,00	0,00
c (*10 ⁻³)	-9,97 (0,84)	-12,66 (1,02)	-15,70 (1,37)	-11,40 (0,89)
d (*10 ⁻³)	-0,050 (0,009)	-0,070 (0,011)	-0,053 (0,014)	-0,053 (0,010)
SCR ^b	72,37	59,67	45,45	52,98
SCT ^c	78,55	70,74	57,76	70,56
$\bar{\sigma}^2$ ^d (Log(cm) ²)	0,064	0,073	0,085	0,058
R ² ^e	0,079	0,156	0,213	0,249
Résultats d'une analyse de variance à un facteur « espèce » sur les résidus de chaque modèle				
F ^f	1,66 (NS)	1,06 (NS)	-	1,62 (NS)

(b). Groupe 2 : espèces de taille diamétrique potentielle moyenne à grande, dont la sensibilité apparente au statut social est faible à nulle.

Sous-groupe	Groupe g2.1	Groupe g2.2	Groupe g2.3	Groupe g2.4
Effectif	245	1251	1253	765
Composition (codes représentés)	105	403, 633, 659	116, 209, 217, 308, 402, 613, 617, 643, 686, 701, 705	212, 224, 608, 619, 648, 709
Espèce "type"	<i>Bocoa prouacensis</i> (105)	<i>Lecythis poiteauii</i> (633)	<i>Licania micrantha</i> (705)	<i>Eperua falcata</i> (224)
Accroissement moyen (cm/an) sur P1 et P6 (témoins)	0,06	0,09	0,12	0,17
Moyenne des résidus du modèle [13] (Log(cm))	-0,20	-0,11	-0,04	0,09
<i>Facteur modificateur</i>	(6)	(5)	(5)	(5)
Normalité des résidus (W) ^a	0,987 (NS)	0,989 (NS)	0,993 (NS)	0,991 (NS)
Paramètres	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)
a'	-4,38 (0,06)	-4,52 (0,03)	-4,45 (0,03)	-4,50 (0,05)
K (cm)	81,66 (5,40)	94,21 (2,76)	96,78 (2,26)	112,85 (4,57)
b (*10 ⁻³)	0,00	0,00	0,00	0,00
c (*10 ⁻³)	-13,72 (1,84)	-22,47 (1,55)	-20,91 (1,62)	-30,64 (2,76)
d (*10 ⁻³)	-0,044 (0,014)	-0,174 (0,027)	-0,153 (0,029)	-0,278 (0,045)
SCR ^b	15,91	136,64	116,04	89,63
SCT ^c	18,22	163,94	147,36	112,50
$\bar{\sigma}^2$ ^d (Log(cm) ²)	0,066	0,110	0,093	0,118
R ² ^e	0,127	0,167	0,213	0,203
Résultats d'une analyse de variance à un facteur « espèce » sur les résidus de chaque modèle				
F ^f	-	0,14 (NS)	1,75 (NS)	1,90 (NS)

(c). Groupe 3 : espèces de grande taille diamétrique potentielle, dont la sensibilité apparente au statut social est moyenne à forte. Groupe 4 : espèces de taille diamétrique potentielle moyenne à grande, dont la sensibilité apparente au statut social est moyenne à forte.

Sous-groupe	Groupe g3.1	Groupe g3.2	Groupe g4.1	Groupe g4.2
Effectif	487	55	347	575
Composition (codes représentés)	103, 214, 604, 632, 698	210, 305	117, 205, 206, 303, 622, 689, 759, 801	115, 207, 310, 607, 656, 658
Espèce "type"	<i>Qualea rosea</i> (604)	<i>Sclerobium melinonii</i> (210)	<i>Recordoxylon speciosum</i> (117)	<i>Symphonia globulifera</i> (607)
Accroissement moyen (cm/an) sur P1 et P6 (témoins)	0,27	0,50	0,16	0,31
Moyenne des résidus du modèle [13] (Log(cm))	0,24	0,53	0,10	0,31
<i>Facteur modificateur</i>	(4)	(7)	(1)	(1)
Normalité des résidus (W) ^a	0,962 ***	0,967 **	0,986 (NS)	0,984 (NS)
Paramètres	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)
a'	-4,38 (0,08)	-4,36 (0,28)	-3,73 (0,15)	-4,05 (0,17)
K (cm)	131,53 (8,80)	196,34 (83,99)	69,98 (4,60)	99,71 (12,65)
b (*10 ⁻³)	-1,19 (0,47)	0,00	-47,25 (10,45)	-27,28 (10,49)
c (*10 ⁻³)	-28,82 (3,22)	-19,03 (4,32)	-24,15 (2,72)	-29,89 (2,60)
d (*10 ⁻³)	-0,257 (0,056)	0,00	-0,125 (0,044)	-0,192 (0,042)
SCR ^b	57,28	9,68	29,23	72,78
SCT ^c	83,31	14,20	52,00	115,44
σ^2 ^d (Log(cm) ²)	0,119	0,431	0,085	0,127
R ² ^e	0,312	0,318	0,438	0,370
Résultats d'une analyse de variance à un facteur « espèce » sur les résidus de chaque modèle				
F ^f	1,34 (NS)	0,92 (NS)	1,30 (NS)	1,35 (NS)

(d). Groupe 5 : espèces de taille diamétrique potentielle faible, dont la sensibilité apparente au statut social est moyenne à très forte.

Sous-groupe	Groupe g5.1	Groupe g5.2	Groupe g5.3	Synthèse §
Effectif	596	708	273	9973
Composition (codes représentés)	312, 601, 606, 646, 653, 655, 662, 693, 707, 772	304, 611, 620, 624, 625, 629, 634, 651, 704, 706	314, 642, 688, 751, 802	87 EGE
Espèce "type"	<i>Drypetes variabilis</i> (707)	<i>Couepia caryophylloides</i> (704)	<i>Inga cayennensis</i> (802)	-
Accroissement moyen (cm/an) sur P1 et P6 (témoins)	0,09	0,18	0,25	-
Moyenne des résidus du modèle [13] (Log(cm))	0,01	0,13	0,25	0,00
<i>Facteur modificateur</i>	(3)	(3)	(2)	15 sous- modèles
Normalité des résidus (W) ^a	0,986 (NS)	0,989 (NS)	0,989 (NS)	0,022 (***)
Paramètres	Estimation (σ)	Estimation (σ)	Estimation (σ)	-
a'	-2,96 (0,28)	-3,14 (0,16)	-3,76 (0,35)	-
K (cm)	56,62 (4,39)	74,70 (3,70)	94,83 (29,04)	-
b (*10 ⁻³)	-234,94 (48,31)	-223,95 (30,02)	-47,73 (18,58)	-
c (*10 ⁻³)	-17,33 (1,18)	-17,72 (1,16)	-21,93 (1,88)	-
d (*10 ⁻³)	-0,069 (0,014)	-0,055 (0,011)	-0,107 (0,021)	-
SCR ^b	45,69	69,08	28,45	900,88
SCT ^c	74,37	110,36	50,02	1543,15
σ^2 ^d (Log(cm) ²)	0,077	0,098	0,106	0,091
R ² ^e	0,386	0,374	0,431	0,416
Résultats d'une analyse de variance à un facteur « espèce » sur les résidus de chaque modèle				
F ^f	0,72 (NS)	1,32 (NS)	0,66 (NS)	1,11 (NS)

^a Test de Shapiro-Wilk (SAS Institute Inc., 1989). L'hypothèse de normalité ne peut être rejetée (NS), est rejetée avec un risque d'erreur de 5% (*), de 1% (**), de 1% (***)

^b Somme des carrés des résidus.

^c $\sum (y_i - \bar{y})^2$.

^d Estimation de la variance résiduelle (SCR/ddi).

^e $1 - (SCR/\sum (y_i - \bar{y})^2)$.

^f *** : $p \leq 0,001$

§ Modèle complet à 65 paramètres, faisant intervenir les quinze modèles par groupe.

De manière logique, on constate que les accroissements sont beaucoup plus mal décrits dans les groupes 1 et 2 que dans les autres, les espèces concernées étant peu ou pas sensibles au statut

social au sens défini plus haut. De manière logique également, on voit apparaître, dans les modèles ajustés aux espèces de « petite » taille potentielle (groupes 1 et 5, « *facteurs modificateurs* » (2), (3) et (6)) l'indice ΔNBT associé à l'indice ΔNBD : cette association était ressortie comme la plus « efficace » dans la prédiction des accroissements chez les individus de petit diamètre, lors de l'étude des indices de compétition (voir article en annexe 4, Tableau IV).

Nous avons représenté ci-dessous (Fig4.17) la position des différents groupes en fonction de la valeur estimée des trois paramètres qui leur sont communs, à savoir (i) a' , que nous assimilons à $\text{Log}(a)$ et qui donne une idée de la rapidité avec laquelle les individus peuvent atteindre leur taille maximale potentielle lorsqu'ils évoluent en milieu toujours neutre, (ii) K , taille maximale potentielle des individus et (iii) c , qui traduit le degré de sensibilité du groupe vis-à-vis de l'indice ΔNBD .

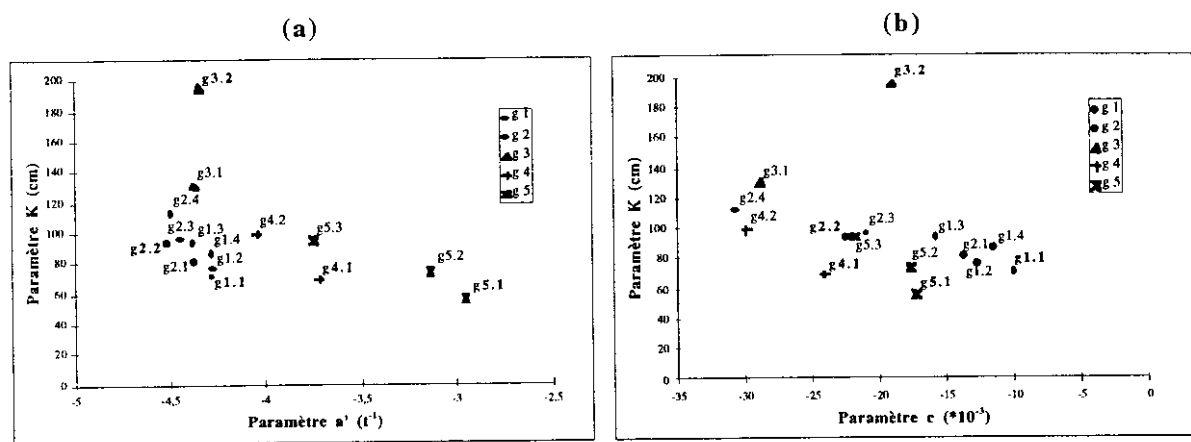


Fig4.17. Représentation des quinze groupes d'espèces en fonction de la valeur de leurs paramètres communs : (a) a' et K , (b) c et K . Les groupes signalés en gras font l'objet d'une représentation graphique de leur composante « *comportement moyen* » sur la Fig4.18 ci-dessous.

La Fig4.17 (a) illustre une variabilité assez faible dans l'estimation du paramètre a' , peu discriminant dans les groupes 1, 2 et 3 et davantage dans les groupes g_4 et g_5 (rappelons cependant que le paramètre a' n'est pas strictement assimilable à $\text{Log}(a)$). Trois grands types de comportement apparaissent : (i) groupes à croissance très faible et à valeur de K faible à moyenne ($g_{1.1}$, $g_{1.2}$, $g_{2.1}$, $g_{2.2}$), qui mettent autant de temps théorique à atteindre leur taille maximale (toujours en milieu supposé neutre) que (ii) des groupes à très forte croissance et K élevé ($g_{3.2}$), tandis que (iii) les groupes g_4 et g_5 sont caractérisés par une liaison négative entre a' et K , les arbres atteignant d'autant plus vite leur taille maximale potentielle que celle-ci est peu importante.

Les proximités apparentes entre groupes, décelables sur le graphique (a), disparaissent sur le graphique (b) : il n'est pas possible de réduire le nombre de groupes sans faire réapparaître un effet espèce. Ce dernier graphique est plus délicat à commenter et il faut rester prudent quant à l'interprétation des valeurs relatives du paramètre c . En théorie, ce dernier traduit l'effet, sur les accroissements, de l'indice ΔNBD : à valeur fortement négative de c , forte réaction des individus aux modifications de l'environnement. On s'attendrait donc à observer une opposition entre les groupes pas ou peu sensibles au statut social et les autres, les groupes $g_{1.1}$ et $g_{5.3}$ représentant de ce point de vue des extrêmes. Ce qui n'est pas le cas ; on peut s'interroger, par exemple, sur la proximité apparente des groupes $g_{2.1}$ et $g_{5.2}$, ou sur la position des groupes

g2.2 et g2.4. Mais il faut se souvenir que la qualité des ajustements des différents modèles est très inégale d'un groupe à l'autre et que ces modèles ont des formulations différentes, ce qui complique un peu les choses.

Nous avons illustré, comme précédemment pour la classification de Favrichon, les « comportements moyens » de cinq de nos groupes en assimilant la constante a' à la constante $\text{Log}(a)$; le comportement de notre modèle moyen ([13]) est superposé, pour comparaison.

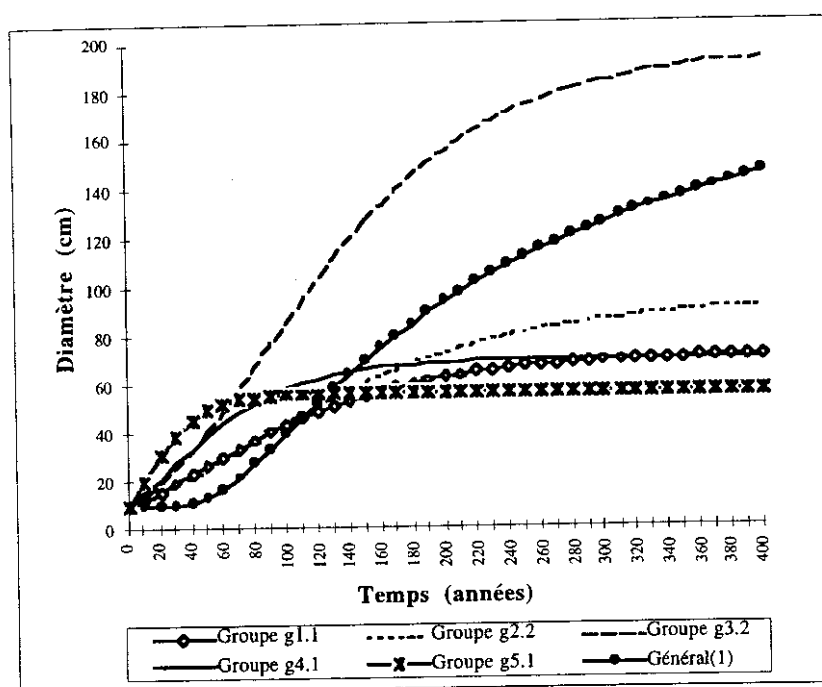


Fig4.18. « Comportement moyen » des individus appartenant à cinq de nos groupes, représenté sous une forme intégrale : diamètre en fonction du temps. On suppose que le « facteur modificateur » vaut toujours 1, c'est-à-dire que les arbres évoluent en milieu toujours neutre. Voir la signification des différents groupes dans la légende du Tableau 4.7. « Général » illustre le modèle [13]. **Remarque :** cette représentation est abusive, car elle ne tient pas compte du fait que le nuage de points a été décalé avant ajustement de la forme différentielle. Elle est indicative.

Les comportements de ces différents groupes sont évidemment plus contrastés que ceux traduits par la Fig4.12. Notre classification fait notamment sortir de façon nette un groupe d'espèces de grande taille diamétrique potentielle (g3.2), à croissance rapide, dont le modèle utilisé en simulation peut en théorie permettre l'apparition d'individus dont la taille serait compatible avec ce que l'on observe dans la réalité.

La Fig4.16 et le Tableau a9 (annexe 6) illustrent et détaillent les correspondances entre la classification de Favrichon et la nôtre. Il existe une concordance globale, mais qui ne se limite pas à une simple subdivision des grands groupes définis par Favrichon. Sans vouloir entrer dans le détail, on peut souligner un certain nombre de points :

- le seul groupe qui ne pose guère de problèmes est le groupe G5 (« taxons héliophiles de strate inférieure »), qui correspond presque exactement à notre groupe g5.3. Il rassemble les espèces pionnières apparaissant et se développant rapidement dans les trouées de grande taille, très sensibles à la compétition. Les critères utilisés dans les deux classifications donnent dans ce cas des résultats comparables ;

- le groupe G4 rassemble des espèces qui sont pratiquement toutes sensibles au statut social. Notre classification correspond grosso modo à un affinement de ce groupe en fonction des vitesses de croissance et des tailles potentielles pouvant être atteintes, avec inclusion d'espèces du groupe 3 possédant des caractéristiques tout à fait similaires du point de vue de nos trois variables de classification ;
- les groupes G1, G2 et G3 sont davantage éclatés dans notre classification, conséquence de l'utilisation du critère de sensibilité au statut social (voir Fig4.15). Si le rattachement de certaines espèces comme *Cordia cf. laevifrons* (772) au groupe g5.1 plutôt qu'au groupe g1.4 au simple vu de la valeur de ce critère peut prêter à contestation (différents biais du type taille de l'échantillon utilisé pour calculer le R^2 , situation générale des individus de l'échantillon : plutôt situés en milieu « compétitif » ou « peu compétitif », ou bien distribués dans les différents milieux, etc. peuvent jouer pour le rendre sujet à caution¹⁵), d'autres cas paraissent plus nets. Ainsi, dans le groupe G1, Favrichon a noté que certaines espèces comme *Conceveiba guianensis* (601, groupe g5.1) ou *Mabea piriri* (651, g5.2) étaient caractérisées par une densité plus faible de leur bois et des accroissements plus forts que les autres ; ces deux espèces sont parmi les plus sensibles à la compétition ($R^2=0,48$ et $0,60$ resp.) et ont toute chance de voir leur comportement en croissance mieux décrit par nos modèles que des espèces comme *Swartzia guianensis* (609, g1.1) ou *Simaba cedron* (618, g1.1). Il en est de même pour *Rheedia acuminata* (634, g5.2) ou *Ocotea sp1* (notation Favrichon, 611, g5.2).

Rappelons que notre classification n'a pas de prétention « écologique » particulière, tout au plus une prétention « fonctionnelle » orientée vers la description de la croissance. Même si le groupe 1.1 illustre bien le comportement des espèces sciaphiles strictes à croissance très lente et bois très dur, dont tout le cycle de vie se déroule en sous-bois (tempérament plutôt « hard gambler », Oldeman et Van Dijk, 1989) tandis que le groupe 5.3 illustre celui des espèces pionnières à relativement courte durée de vie, germant et se développant dans les grandes trouées, à bois tendre et croissance très rapide (tempérament plutôt « hard struggler », Oldeman et Van Dijk), il n'est pas certain que nos treize groupes intermédiaires correspondent à grand chose d'autre que des subdivisions « techniques ».

Cette classification aurait-elle d'ailleurs une prétention écologique, que celle qui a été établie par Collinet (1993) nous amènerait à relativiser les choses. Son travail est particulièrement intéressant en cela qu'il considère, pour la première fois, les arbres dans leurs trois dimensions. Elle a prélevé, sur 1000 individus, des mesures de hauteur qui lui ont permis d'établir des relations d'allométrie du type Hauteur=f(Diamètre à 1m30) pour les différentes espèces étudiées. Elle les a ensuite classées en fonction de trois critères (H_I , D_g et H_g explicités ci-dessous) :

- « le point de libération, où se vérifie l'égalité $H = 100D$, et qui représente une hauteur moyenne (H_I) au-delà de laquelle les arbres se libèrent de la concurrence pour la lumière et entrent dans une phase de libre développement : pour cette raison, ils infléchissent alors leur croissance en hauteur pour favoriser la croissance sur le diamètre » ;

¹⁵ Ainsi, une espèce comme *Goupia glabra*, à croissance relativement rapide et que les caractéristiques de germination et de développement de ses plantules fait classer parmi les « pionniers à vie longue » (Riera et al, 1990, cité par Favrichon) se retrouve-t-elle classée dans notre groupe 2.4 du fait qu'elle est essentiellement représentée (dans notre jeu de données) par des arbres de grande taille évoluant en milieu peu contraignant sur lesquels il n'a pas été possible de déceler une liaison significative accroissement / indices de statut social.

- le diamètre (D_g) et la hauteur (H_g) caractérisant « la taille moyenne des arbres du présent » (c'est-à-dire vérifiant $H < 100D$).

Sa classification distingue cinq groupes (A, B, C, D et E) qui résument les potentialités en hauteur des espèces, depuis les espèces de sous-bois (A) jusqu'aux espèces émergentes (E). « Deux de ces groupes (C et D) se subdivisent en fonction des différences de comportement hauteur/diamètre (libération plus ou moins précoce et potentialités en diamètre plus ou moins poussées) » qu'elle associe à des exigences lumineuses variées. Nous avons représenté ci-dessous (Fig4.19) la répartition approximative de ces huit groupes en fonction de nos deux variables « 3ème quartile » et « moyenne résiduelle ».

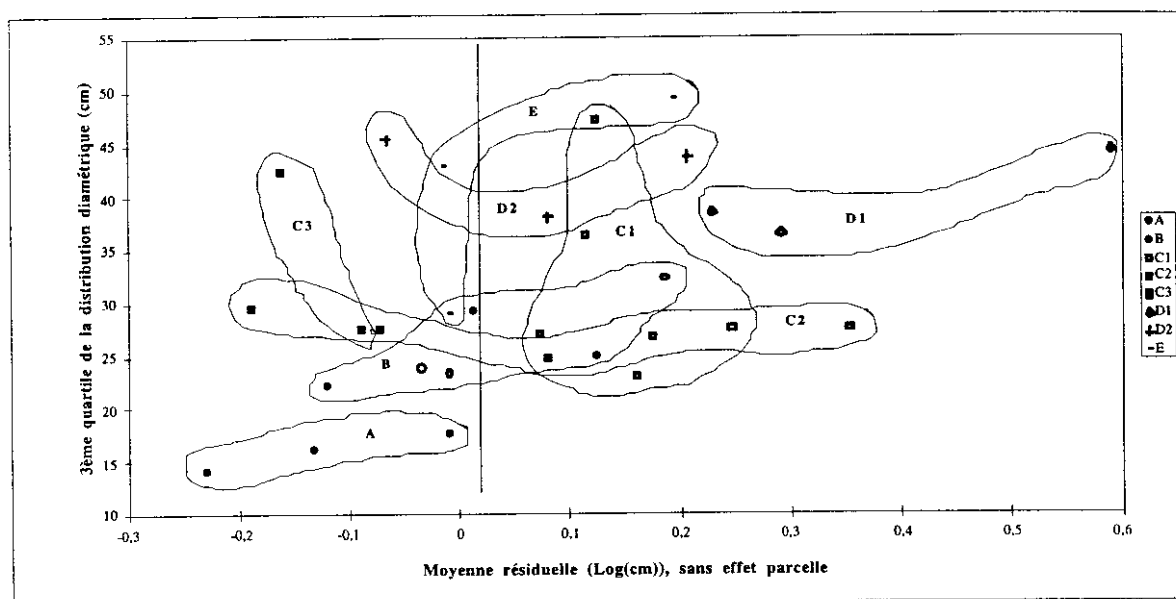


Fig4.19. Distribution de 29 des 35 espèces étudiées par Collinet (1997) en fonction de leur appartenance à ses huit groupes. Signification des groupes : voir texte ci-dessous. **NB.** Les délimitations des différents groupes ont été réalisés par nos soins de manière totalement arbitraire. Correspondance avec les codes espèces : voir Fig.a16 en annexe 6.

Les informations qu'apporte cette classification sont très différentes de celles que nous avons utilisées et la figure ci-dessus illustre particulièrement bien les limites d'un travail ne considérant que le développement en diamètre (voir Fig4.16 pour comparaison). Collinet a comparé sa classification à la nôtre par le biais d'un graphique identique à celui de la Fig4.19. Quelques-unes de ses remarques suivent.

Certaines informations sont convergentes. Ainsi, pas de réelle surprise pour les espèces du groupe A. En ce qui concerne le groupe C : « le groupe C1 rassemble principalement des espèces sensibles à la compétition pour la lumière en terme de croissance diamétrique (au sens de notre classification) (...) ce qui concorde avec leur libération plutôt tardive. Le groupe C3 à l'inverse est représenté par deux espèces à plus faible croissance et peu réactives aux conditions d'éclairage, ce qui concorde avec leur libération précoce (...). (...) Les groupes D1 et D2 se différencient relativement bien par leur comportement en croissance et leur sensibilité à la lumière » (notons que D1 est inclus dans le groupe G4 défini par Favrichon, et D2 dans son groupe G3). D'autres ne le sont pas et peuvent s'expliquer aisément par des relations d'allométrie particulières : c'est par exemple le cas de *Couratari multiflora*, classé par Collinet dans le groupe des émergentes (E) mais représenté dans nos données par des diamètres peu

importants du fait d'une forme élancée, ou de *Tapura sp* (659) dont la détermination botanique est sujette à caution. Certaines enfin paraissent contradictoires ou du moins curieuses (cas des groupes B et C2) ainsi que souligné par Collinet : « il est en particulier très étonnant de voir combien les deux espèces *Symphonia globulifera* (607, C2, g4.2) et *Bocoa prouacensis* (105, C2, g2.1), dont les comportements hauteur/diamètre sont quasiment identiques (...) montrent une vitesse de croissance et une sensibilité au statut social très différentes ». Même problème, dans le groupe B, avec *Iryanthera sagotiana* (222, g1.2) et *Apeiba echinata* (689, g4.1).

Cette comparaison illustre, s'il en était besoin, à quel point la classification d'espèces nombreuses et présentant un certain continuum dans les comportements (cf. étude bibliographique de Favrichon, 1995) (i) est délicate et partiellement subjective ; (ii) dépend des informations disponibles et (iii) dépend des objectifs poursuivis.

Sans prétention écologique, notre classification ne prétend pas non plus être optimale. Une possibilité aurait pu être d'ignorer la notion de « sensibilité au statut social », et de regrouper les espèces sur les seuls critères de taille et de moyenne résiduelle du modèle de croissance. Le résultat aurait sans doute été une moins grande disparité des qualités d'ajustement d'un groupe à l'autre, pour une efficacité globale peut-être plus grande : cette possibilité n'a pas été testée.

La prise en compte de notre classification permet finalement de ramener la variance résiduelle $\bar{\sigma}^2$ à 0,091 (SCR/ddl, avec ddl=9908 compte-tenu des 65 paramètres pris en compte, unité : $\text{Log}(\text{cm})^2$) pour les 9973 individus utilisés, soit un résultat amélioré par rapport à celui obtenu par simple analyse de variance à un facteur « espèce » (voir Tableau 4.5 : $\bar{\sigma}^2 = \frac{1185,78 - 229,21}{9886} = 0,097$ et Tableau 4.7).

Remarques.

- Il doit être possible d'obtenir un modèle global plus « sobre » que notre modèle final à 65 paramètres, qui prenne en compte les interactions probables entre groupes en ajustant directement aux données un modèle du type :

$$\text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = \sum_{k=1}^{15} a_k * (CM_{i,k} * FM_{i,k}) + \epsilon_i$$

avec $a_k = 1$ si $i \in$ au groupe k , 0 sinon, mais nous ne sommes pas parvenus à estimer correctement les paramètres d'un tel modèle. Cette étude reste à réaliser, elle permettrait une approche plus correcte et plus rationnelle des autres effets résiduels. Notons cependant que dans la perspective d'une modélisation du fonctionnement de la dynamique forestière avec distinction de groupes d'espèces, l'important est bien de disposer de modèles adaptés aux groupes eux-mêmes, tels que nous les avons présentés au Tableau 4.7.

- Le nombre de groupes issu de notre classification (15 groupes pour 87 espèces) s'il peut paraître élevé au regard de celui obtenu par Favrichon sur le même dispositif, paraît cohérent avec celui de Collinet (8 groupes pour 35 espèces) et représente exactement la même complexité en terme de ratio groupe / espèce que celui de Vanclay (1991 ; 41 groupes pour 237 espèces dans les forêts du Queensland) même si les situations en matière de qualité des déterminations botaniques notamment, ne sont pas tout à fait les mêmes. Ce nombre de groupes reste gérable en terme d'implémentation dans un simulateur.

Extension de la classification.

Pour être opérationnelle en simulation, notre classification devait être étendue à l'ensemble des EGE présents sur le dispositif de Paracou. Nous les avons donc tous rattachés aux quinze groupes définis plus haut, en utilisant les critères suivants :

- critère de sensibilité au statut social pour les 86 EGE restant dans le jeu de données d'ajustement, lorsqu'ils étaient représentés par plus de dix individus ;
- (i) résidus du modèle de croissance [13] lorsque c'était possible : cas des 86 EGE présents dans le jeu de données d'ajustement ou (ii) croissance moyenne annuelle entre 1988 et 1991 (ou une autre période éventuellement mieux adaptée pour les EGE faiblement représentés) pour les autres ;
- une variable de taille, 3ème quartile de la distribution diamétrique ou 2ème plus forte valeur en diamètre (fonction de l'effectif de l'EGE).

La répartition définitive de l'ensemble des EGE dans nos groupes et ceux de Favrichon figure dans le Tableau a9 en annexe 6.

En ce qui concerne les 86 EGE présents dans le jeu de données d'ajustement, chaque tentative de rattachement à un groupe a été validée ou invalidée par les résultats d'une analyse de variance à un facteur « espèce » sur les écarts observés entre accroissement moyen annuel réel et prédiction par le modèle caractéristique du groupe concerné. Les résultats détaillés de ce travail figurent, groupe par groupe, dans le Tableau a10 en annexe 6. Ce travail a montré qu'il existait peu d'ambiguïté sur la place à attribuer à chacun d'entre eux au vu des critères listés ci-dessus et laisse penser que les EGE non présents dans nos fichiers de travail n'ont pas été trop mal classés (du moins lorsqu'ils étaient représentés par plus de cinq ou six individus).

Pour l'ensemble des 10745 arbres représentés dans le jeu de données d'ajustement, la classification en groupes de croissance permet de ramener la variance résiduelle $\bar{\sigma}^2$ de 0,123 à 0,093 (voir Tableau a10 et Tableau 4.4 : les deux valeurs sont directement comparables, les individus pris en compte étant les mêmes), avec un pseudo- R^2 de 0,420. Cela représente une amélioration non négligeable de l'efficacité du modèle [13].

Pour fixer les idées, Lejeune (1996), étudiant la croissance du Hêtre dans des peuplements feuillus irréguliers du sud de la Belgique à l'aide d'un modèle de croissance individuel indépendant de la distance, linéaire et empirique (donc potentiellement plus efficace), parvient à prendre en compte 41% de la croissance des individus qu'il étudie (l'auteur travaille avec des placettes de 10 ares sur lesquelles il calcule un indice de compétition équivalent à notre indice *STD*).

4.5.3.4 - Les traitements sylvicoles sont-ils correctement pris en compte par le modèle ?

Il s'agit, a priori, du rôle essentiel attribué à l'indice ΔNBD . Pour vérifier son effet, nous avons réalisé une analyse de variance hiérarchique « Parcelle(Traitement) » (« Parcelle » hiérarchisée dans « Traitement ») sur les résidus du modèle [13], en attribuant à chaque arbre une pondération inversement proportionnelle à l'effectif présent dans sa parcelle de manière à donner le même poids à chacune d'entre elles ; les résultats figurent ci-dessous (Tableau 4.8).

pondération inversement proportionnelle à l'effectif présent dans sa parcelle de manière à donner le même poids à chacune d'entre elles ; les résultats figurent ci-dessous (Tableau 4.8).

Tableau 4.8. Analyse de variance hiérarchique pondérée « Parcelle (Traitement) » des résidus du modèle général [13]. Analyse réalisée avec la PROC GLM de SAS (Statistical Analysis System, 1989), qui prend en compte les plans déséquilibrés (10745 arbres étudiés).

Source	ddl	SCE	CME	F
Modèle	7	0,0188	0,0027	29,11 (***)
Traitement	3	0,0127	0,0042	2,80 (NS) ^a
Parcelle (Traitement)	4	0,0061	0,0015	
Erreur	10737	0,9883	0,0001	
Total corrigé	10744	1,0071		

* : $0,01 < p(>F) \leq 0,05$. ** : $0,001 < p(>F) \leq 0,01$. *** : $p(>F) \leq 0,001$.

^a $F = CME_{\text{Traitement}} / CME_{\text{Parcelle(Traitement)}}$, comparé à $F_{0,05}(3,4) = 6,59$.

Sur les données d'accroissement initiales, on peut mettre en évidence un double effet traitement et parcelle à l'intérieur de chaque traitement :

- $F = CME_{\text{Modèle}} / CME_{\text{Rés}} = 116,68$ et
- $F = CME_{\text{Traitement}} / CME_{\text{Parcelle(Traitement)}} = 7,35$.

A première vue, l'ANOVA ci-dessus montre qu'il ne subsiste, sur les résidus, qu'un effet dû aux parcelles. La même analyse réalisée sur les résidus du modèle complet à 65 paramètres prenant en compte les quinze groupes d'espèces conforte ce résultat (l'effet parcelle ressort de manière encore plus nette par rapport au traitement : voir Tableau a11 en annexe 6). On peut donc considérer que l'indice ΔNBD présente un intérêt réel dans la prise en compte des changements « brutaux » intervenant dans le voisinage de l'arbre.

L'effet parcelle résulte essentiellement de l'opposition entre deux parcelles ayant respectivement subi les traitements 2 et 3, comme le met en évidence le tableau suivant.

Tableau 4.9. Classement des parcelles (puis des traitements) par valeur décroissante des résidus du modèle [13] puis du modèle complet à 65 paramètres prenant en compte les groupes d'espèces (10745 arbres étudiés). Pour les parcelles, les différents figurés utilisés font apparaître les groupes (non chevauchants) séparés par un test de Bonferroni de comparaison multiple des moyennes.

Sans prise en compte de l'effet « espèce » (modèle [13])			Avec prise en compte des groupes d'espèces (modèle à 65 paramètres)	
N° de la parcelle (traitement)	Effectif	Moyenne (écart-type) des résidus (Log(cm))	N° de la parcelle (traitement)	Moyenne (écart-type) des résidus (Log(cm))
10 (T ₂)	1177	0,082 (0,402)	10 (T ₂)	0,100 (0,336)
1 (T ₀)	1596	0,046 (0,307)	1 (T ₀)	0,021 (0,280)
6 (T ₀)	1561	0,032 (0,306)	6 (T ₀)	0,013 (0,279)
5 (T ₂)	1449	-0,014 (0,365)	12 (T ₃)	-0,017 (0,298)
9 (T ₁)	1344	-0,019 (0,350)	9 (T ₁)	-0,018 (0,303)
7 (T ₁)	1376	-0,028 (0,351)	5 (T ₂)	-0,023 (0,311)
12 (T ₃)	1250	-0,030 (0,330)	7 (T ₁)	-0,027 (0,289)
4 (T ₃)	992	-0,082 (0,390)	4 (T ₃)	-0,038 (0,333)
Traitement			Traitement	
T ₀	3157	0,039 (0,306)	T ₂	0,032 (0,329)
T ₂	2626	0,029 (0,385)	T ₀	0,017 (0,279)
T ₁	2720	-0,024 (0,340)	T ₁	-0,023 (0,296)
T ₃	2242	-0,053 (0,369)	T ₃	-0,026 (0,314)

On voit clairement s'opposer la parcelle 10 (T₂), sur laquelle les accroissements sont nettement sous-estimés par le modèle et la parcelle 4 (T₃), sur laquelle les accroissements sont nettement surestimés. Ce résultat se comprend aisément à l'examen des Fig1.9 (chapitre 1) et Fig4.4 : en dépit d'une réduction d'effectif plus important, les accroissements mesurés sur la parcelle 4 sont nettement plus faibles que sur la parcelle 10 et cela accentue le dysfonctionnement apparent du modèle (ce qui ne se produit pas, par exemple, pour les parcelles 5, 7, 9 et 12 dont les comportements comparés sont cohérents). Il est intéressant de noter que la prise en compte de l'effet espèce lève toute ambiguïté sur la subsistance éventuelle d'un effet traitement (le comportement de la parcelle 12 se rapproche alors de celui de la parcelle 6), tout en illustrant l'existence effective d'une interaction parcelle*espèce, mise en évidence précédemment au Tableau 4.5.

La position des deux parcelles témoins sur lesquelles la croissance est sous-estimée peut paraître surprenante mais ces deux parcelles sont paradoxalement celles qui, en situation intouchée, se comportent le mieux dans notre jeu de données d'ajustement (voir Fig1.9) ; cela pourrait dénoter des potentialités particulières non prises en compte dans le modèle ou signifier plus simplement que ce dernier, qui rend bien compte de situations moyennes, se comporte mal dans les situations extrêmes de forte compétition.

Différentes hypothèses sur l'origine de l'effet parcelle peuvent être assez facilement testées, compte-tenu des informations dont nous disposons : (i) influence de compositions floristiques différentes, soit préexistantes, soit consécutives aux traitements sylvicoles et non prises en

compte par le modèle ; (ii) influence de substrats différents. Nous les examinons dans les paragraphes qui suivent.

4.5.3.5 - L'effet parcelle est-il dû à un effet « espèce » ?

Une influence de la composition spécifique semble a priori peu probable au vu des résultats figurant dans le Tableau 4.9. Même si le test de comparaison multiple des moyennes ne fait plus ressortir que trois groupes au lieu de quatre, on retrouve l'opposition très nette entre parcelle 4 et parcelle 10, ainsi que la sous-estimation des accroissements dans les parcelles 1 et 6 que l'effet espèce soit ou non pris en compte. L'ANOVA à deux facteurs (espèce, parcelle) dont les résultats ont été présentés au Tableau 4.5 a également montré qu'il existe bien deux effets distincts « espèce » et « parcelle », même si le terme d'interaction n'est pas négligeable.

On peut cependant concevoir que :

- 1) si les groupes d'espèces ont été construits sur une base floristique trop large et que les parcelles présentent une composition floristique très différente, un effet apparaîtra ;
- 2) si le nombre important d'héliophiles à croissance rapide apparues immédiatement après le traitement 3 dans P4 (mais également sur la P8 du jeu indépendant, qui présente les mêmes caractéristiques) a induit une compétition suffisante pour freiner les accroissements pendant la période 1988-1991, les indices de compétition qui ne s'intéressent qu'à la période 1985-1988, n'y seront pas sensibles et seront à l'origine de prédictions surestimées dans ces parcelles.

En ce qui concerne une influence éventuelle de la composition floristique « de base »

Deux AFC « espèce*parcelle » ont été réalisées sur les deux jeux de données de calibration et indépendant et les résultats présentés et commentés dans le chapitre 1 (voir paragraphe 1.2.3.2 et Fig1.7, ainsi que Figa2 et Figa3 en annexe 6). Elles font notamment ressortir les compositions floristiques particulières des parcelles 1 et 6, mais les moyennes résiduelles (résidus du modèle [13]) calculées pour les espèces impliquées dans leur différenciation, bien que légèrement positives, restent nettement en-deçà de celles observées sur d'autres espèces mieux représentées dans ces parcelles. Quant à l'opposition entre parcelles 4 et 10, elle n'apparaît de façon nette dans aucun des principaux plans factoriels issus de ces AFC.

Dans ces conditions et bien que les analyses effectuées soient grossières, l'hypothèse 1) paraît peu probable.

En ce qui concerne l'influence éventuelle des héliophiles après traitement (1988-1991)

Les remarques qui précèdent valent pour une composition floristique telle qu'elle est perçue en 1988, immédiatement après traitement sylvicole (nos deux jeux de données sont constitués d'individus vivants entre 1988 et 1991, donc déjà présents en 1988).

Or, dans les parcelles ayant subi le traitement 3, on assiste dès 1988 à l'apparition et à la croissance très rapide d'individus appartenant à des espèces héliophiles, capables de prendre plus de 10 cm sur le diamètre en une seule année (*Cecropia obtusa*, *Cecropia sciadophylla*, *Pourouma guianensis* notamment). On peut se demander si ces individus apparus au début ou en cours de période de calcul de la variable ΔD n'induisent pas une compétition suffisante pour

expliquer le « frein » que l'on observe dans les parcelles concernées, notamment dans la parcelle 4.

Nous nous sommes donc intéressés à la valeur, sur les deux périodes en cause (1985-1988 et 1988-1991), des deux indices dynamiques ΔNBT et ΔSTT (voir § 4.4.2 et article en annexe 4), qui traduisent l'évolution de la compétition totale exercée par tous les individus de plus de 10 cm de diamètre à 1m30 dans un rayon de 30 m autour des arbres sujets. Ces valeurs sont reportées parcelle par parcelle dans le Tableau a12 en annexe 6. Elles montrent notamment que :

- les coefficients de corrélation linéaire $r(\Delta D_{1988-1991}, \Delta NBT)$ et $r(\Delta D_{1988-1991}, \Delta STT)$, lorsqu'ils peuvent être considérés comme significativement non nuls, sont normalement négatifs sur la période 1985-1988 mais deviennent positifs au cours de la période 1988-1991. En fait, deux phénomènes contradictoires se superposent : la « pression environnementale » recommence à augmenter alors que l'effet positif des traitements sylvicoles se manifeste toujours, ce dernier effet masquant le précédent ;
- l'augmentation de la pression est la plus forte dans la parcelle 4, mais suivie d'assez près par la parcelle 10.

En travaillant sur les résidus du modèle de croissance à 65 paramètres, quantités a priori « débarrassées » des effets taille, traitement et espèce, on s'attend, dans l'hypothèse où un recrutement plus intense s'accompagnerait d'un frein sur les accroissements, à observer cette fois des coefficients de corrélation linéaire (résidus / indices entre 1988 et 1991) négatifs, au moins sur la parcelle 4, ce qui n'est en réalité pas le cas. Nous n'avons pu mettre en évidence aucune corrélation significativement non nulle entre résidus et variable ΔNBT , sur aucune parcelle (les résultats obtenus avec ΔSTT sont difficilement interprétables du fait d'une fréquente incohérence des signes).

Dans ces conditions, l'hypothèse 2) ne paraît pas, elle non plus, être de nature à expliquer l'effet parcelle observé.

4.5.3.6 - Existe-t-il une influence du substrat ?

A Paracou, ce problème ne peut être approché de manière systématique que par le biais de la topographie. En effet, une étude pédologique relativement « approfondie » n'a été réalisée que sur quelques parcelles ne comprenant malheureusement pas la parcelle 10, et seules les informations disponibles sur les parcelles témoins ont été numérisées et incluses dans le SIG constitué sur le dispositif ; nous examinerons néanmoins rapidement ces données.

Remarque. Un effet topographique ou pédologique pourrait expliquer le comportement du peuplement sur les parcelles 1 et 6 (T_0). Cela paraît en revanche moins probable en ce qui concerne les parcelles 4 et 10 : il se serait en effet manifesté de manière constante, et notamment sur les accroissements mesurés entre les campagnes 1 et 2. La Fig1.9 (a) montre que ce n'est pas le cas : au contraire, pendant cette période, l'accroissement moyen sur la parcelle 4 a été supérieur à celui observé sur la parcelle 10 en dépit d'un effectif présent plus important.

Pédologie

Comme nous l'avons vu au chapitre 1 (voir paragraphe 1.2.3.1), différentes informations de type pédologique ont été collectées sur les parcelles du dispositif par Barthès (1988, 1991).

Seules les données concernant les parcelles témoins ont pu être correctement utilisées dans le cadre de notre travail et les variables concernées, ainsi que leurs modalités, ont été présentées dans le Tableau 1.2. Il faudra, dans la suite de ce paragraphe, garder à l'esprit : (i) que ces caractéristiques pédologiques sont relativement grossières et ne font notamment pas intervenir d'analyses chimiques qui pourraient mettre en évidence une sensibilité des arbres à la présence de certains éléments¹⁶ ; (ii) que les cartes utilisées dans cette étude ont été établies à partir d'un assez faible nombre de points de sondage et que les limites extrapolées sont nécessairement floues.

Parmi les six variables « pédologiques » disponibles, trois sont liées au fonctionnement hydrique des sols : hydromorphie de surface, profondeur de l'horizon « sec au toucher » déterminant la profondeur utile, présence d'horizons riches en sables grossiers, et sont particulièrement importantes. En effet, la quantité d'eau disponible pour les arbres (à tous les stades de leur vie, en particulier au stade plantule) tout au long de l'année semble être un facteur influent, à la fois de leur distribution spécifique, de leur distribution structurale et spatiale et de leur croissance, comme montré par Barthès (1990) dans une synthèse sur les relations sol-plante en forêt primaire guyanaise et plus récemment par Collinet (1997) à Paracou. Il ressort ainsi des études mentionnées ou menées par ces auteurs :

- que les zones de bas-fond sont occupées préférentiellement par certaines espèces, qu'elles soient adaptées à ces conditions particulières ou qu'elles y soient « reléguées » par suite d'une moins bonne compétitivité dans des situations plus favorables (exemple d'*Eperua falcata*). La « préférence » se traduit soit par une quasi-absence ailleurs, soit par une densité plus importante. Collinet (1997) note que 80% des espèces qu'elle a étudiées présentent une densité différentielle en fonction de ce facteur ;
- que la densité en grosses tiges et la surface terrière sont plus faibles dans ces zones : différents auteurs évoquent, comme facteur explicatif, une instabilité plus grande des arbres liée à un faible enracinement du fait de l'hydromorphie. Les arbres seraient davantage sujets aux chablis et n'atteindraient de ce fait que rarement de gros diamètres : ceci n'est cependant pas confirmé par Durrieu de Madron (1993) à Paracou ;
- que l'accroissement moyen annuel sur le diamètre est plus important dans les zones de bas-fond du fait d'une disponibilité en eau permanente notamment pendant la saison sèche, période critique pour les arbres (Prévost et Puig, 1981).

L'utilisation des résidus du modèle de croissance complet à 65 paramètres permet en théorie de s'affranchir des effets « taille » (faibles diamètres dans les bas-fonds), « compétition » (plus forte densité dans les bas-fonds) et « espèce » (composition spécifique éventuellement différente dans les bas-fonds) : nous avons donc recherché et testé une influence éventuelle, sur cette variable, des différentes caractéristiques pédologiques étudiées par Barthès. Nous avons pour cela réalisé une série d'analyses variable pédologique par variable pédologique en faisant appel à des tests non paramétriques (Wilcoxon et Kruskal-Wallis : PROC NPARIWAY de SAS, SAS Institute Inc., 1989, et comparaisons multiples de moyennes à l'aide de tests de Bonferroni sur les rangs des observations). Ces analyses, dont nous ne présentons pas ici le détail, n'ont porté que sur les individus présents dans les deux parcelles d'ajustement 1 et 6 (les valeurs moyennes et les variances des deux variables « accroissement brut » et « résidu du

¹⁶ Barthès (1988) a montré sur la parcelle 11 qu'il était possible de discriminer les deux espèces *Eperua falcata* et *Eperua grandiflora* en fonction de la teneur de l'horizon 5-20 cm en Aluminium échangeable.

modèle complet » pour chaque modalité pédologique figurent en annexe 6, Tableau a13). Elles montrent que :

- la variable « drainage » a un effet significatif sur les résidus du modèle de croissance, les bas-fonds (*drain1*) étant caractérisés par les accroissements les plus forts et les sous-estimations les plus importantes. Le test de Bonferroni n'indique toutefois une différence significative qu'entre les classes 1 et 3 ;
- il n'y a pas d'effet de la variable « hydromorphie ». Cette variable est en effet très liée à la précédente et deux effets se compensent : hors bas-fond, donc en l'absence d'une nappe pérenne alimentant les arbres pendant la saison sèche, la présence d'hydromorphie a un effet plutôt négatif sur les accroissements ;
- il existe un effet « sable » net, la présence d'un horizon sableux se traduisant par des accroissements et des sous-estimations plus importants, mais cet effet est en partie confondu avec celui des bas-fonds. Hors bas-fond, la différence entre les deux classes n'est plus significative ; « l'avantage » reste cependant à la modalité *sable1* ;
- il existe un effet très net du pH, les moyennes dans chaque classe étant significativement différentes les unes des autres. Assez curieusement, on observe un accroissement et une sous-estimation par le modèle de croissance d'autant plus importants que le pH est acide. Cette observation est difficile à expliquer, d'autant que la modalité « acide » n'est pas liée à la présence des bas-fonds. D'après Ferry (*comm. pers.*), une hypothèse pourrait être que, le pH étant minimal près de la surface du sol, une forte érosion récente se traduirait par un pH plus élevé, qui irait de pair avec de faibles teneurs en matière organique (transparaissant dans la teneur en carbone, ce qui n'est pas souvent le cas d'après les cartes de Barthès), un important drainage latéral et des conséquences négatives sur la fertilité donc sur la croissance : mais il reconnaît que l'interprétation est délicate ;
- l'effet « carbone » est également net : la classe 1 (faible teneur) est significativement différente des deux autres, mais cet effet est confondu avec celui de la présence d'un bas-fond. Hors bas-fond, il disparaît (Barthès a observé une gradation nette de la teneur en carbone en fonction de la topographie : forte en sommet à faible en bas de pente) ;
- il existe un effet « nodule », en présence ou en absence de bas-fonds. On enregistre des accroissements plus faibles et des sur-estimations du modèle de croissance dans les zones caractérisées par la présence de ces horizons.

En résumé, cette étude rapide des caractéristiques pédologiques sur les parcelles témoins montre que certaines modalités, le plus souvent liées à la présence de bas-fonds, vont de pair avec des accroissements et des sous-estimations par le modèle plus importants ce qui est conforme aux observations faites en début de ce paragraphe. A cet égard, on observe une hiérarchisation logique des parcelles témoins : les accroissements diamétriques et les sous-estimations par le modèle de croissance sont plus faibles dans la parcelle 11 (moyenne des résidus = 0,007) que dans les parcelles 6 (moyenne des résidus = 0,013) et 1 (valeur moyenne des résidus = 0,021). La parcelle 11 se distingue des deux autres par plusieurs modalités liées à une moindre extension des bas-fonds (Barthès, 1991) ce qu'illustre bien la Fig1.4 au chapitre 1. L'origine des différences entre P1 et P6 est plus délicate à expliquer (effet majoritaire du pH ?).

Topographie

Le modèle numérique de terrain, construit par Vedel (*op. cit.*) à partir de courbes de niveau numérisées sur le SIG de Paracou nous permet de disposer, pour chaque arbre, d'une altitude,

d'une pente et d'une orientation moyennes qu'il est possible de croiser avec d'autres informations attachées à l'arbre, notamment ses caractéristiques de croissance. Nous avons vérifié que l'orientation n'avait pas d'influence sur les accroissements, ce qui paraît assez logique sous l'Equateur (test de Watson-Williams, Batschelet, 1981), puis nous avons utilisé les deux autres variables pour pallier le manque d'information pédologique disponible sur l'ensemble des douze parcelles, comme exposé au paragraphe 1.2.3.1. Nous avons montré que cette information de substitution était très approximative, permettant tout au plus de distinguer les bas-fonds des autres situations « versant » et « sommet » (voir notamment le Tableau 1.3 et les Fig1.5 et Fig1.6), mais l'étude précédente a confirmé que c'était une information importante et nous avons essayé de l'utiliser.

Le tableau ci-dessous résume les caractéristiques de croissance des individus présents dans notre jeu de données de calibration vis-à-vis des trois modalités de la variable « topographie ».

Tableau 4.10. Influence de la topographie sur les accroissements dans notre jeu de données d'ajustement (10745 individus analysés).

Topographie	Effectif	Accroissement diamétrique annuel		Résidus du modèle complet à 65 paramètres	
		Moyenne (cm)	Variance (cm ²)	Moyenne (Log(cm))	Variance (Log(cm) ²)
Bas-fond	751	0,224	0,066	0,040	0,104
Versant	9225	0,212	0,054	0,001	0,091
Sommet	769	0,192	0,049	-0,028	0,098

Un test de Kruskal-Wallis sur les données résiduelles montre qu'il existe un effet bas-fond indiscutable ($\chi^2=14,654$, $ddl=2$, $prob > \chi^2 = 0,0007$) et un test de comparaison multiple des moyennes sur les rangs des observations montre que chacune des trois modalités est affectée d'une moyenne résiduelle significativement différente de celle des autres.

Nous avons reporté dans le Tableau a14 (annexe 6), les valeurs des moyennes et des variances de la variable « résidu » du modèle de croissance complet à 65 paramètres, par parcelle et par situation topographique. On peut constater, aux réserves près concernant le nombre d'observations, que dans la plupart des parcelles de calibration (six cas sur huit, un cas sur quatre seulement sur les parcelles indépendantes) les accroissements sont davantage sous-estimés ou sont les moins surestimés en situation de bas-fond. Ils sont moins sous-estimés ou davantage surestimés en situation de sommet, apparemment la plus « défavorable ». Cependant, si l'on teste l'effet de la variable topographie sur ces résidus on n'obtient de résultat significatif (test de Kruskal-Wallis, rejet de l'hypothèse H_0 d'égalité des moyennes avec un risque d'erreur de moins de 5%) que sur les parcelles 1, 7 et 11 dans lesquelles la situation de bas-fond ne paraît pas être la plus répandue (voir Fig1.6 au chapitre 1). Par ailleurs, une ANOVA à deux facteurs croisés « topographie » et « parcelle », dont les résultats figurent dans le Tableau a15 (annexe 6) montre que la prise en compte de la topographie ne diminue que très faiblement l'effet parcelle.

En résumé, la variable « topographie » a priori intéressante ne permet pas d'expliquer à elle seule l'effet parcelle sur les résidus du modèle de croissance. Elle confirme cependant la position particulière des parcelles 1 et 6 vis-à-vis de toutes les autres (voir Fig1.6) et permet de

supposer que leur situation dans le Tableau 4.9 est vraisemblablement due à un effet favorable du substrat. Rien, par contre, ne permet d'expliquer l'opposition des parcelles 4 et 10:

Retour sur le modèle de croissance : est-il possible d'améliorer la précision de notre modèle à 65 paramètres en tenant compte de l'effet éventuel de la topographie sur le comportement moyen des groupes d'espèces ?

Les valeurs des moyennes et des variances de la variable « résidu » du modèle de croissance complet, par situation topographique et en fonction cette fois de l'appartenance à chacun des quinze groupes d'espèces mis au point au paragraphe 4.5.3.3, sont présentées dans le Tableau a16 en annexe 6.

On constate que pour onze des quinze groupes d'espèces, les accroissements sont davantage sous-estimés ou sont les moins surestimés en situation de bas-fond, la situation la plus défavorable paraissant toujours être le sommet. Cependant, un test de l'effet « topographie » ne permet de conclure à des différences significatives entre modalités (test de Kruskal-Wallis, rejet de l'hypothèse H_0 d'égalité des moyennes avec un risque d'erreur de moins de 5%) que pour le groupe g2.2 (limite dans le cas du groupe g5.2) : la modalité « bas-fond » se distingue des deux autres. Nous avons essayé, pour chacun des sept groupes présentant les différences apparemment les plus marquées entre modalités (g1.3, g2.2, g2.3, g2.4, g4.2, g5.2, g5.3), d'inclure la variable topographique dans leur modèle de croissance spécifique en procédant de la manière suivante :

- 1) on suppose qu'une situation favorable en permanence se traduit essentiellement au niveau du « potentiel » ou du « comportement moyen » de l'arbre, en l'occurrence ici du paramètre a (qui, dans le modèle de Gompertz comme dans le modèle de Korf joue, rappelons-le, sur le laps de temps nécessaire à l'arbre pour atteindre sa taille maximale) ;
- 2) on assimile le paramètre a' (voir paragraphe 4.5.3.3 et Tableau 4.7) à $\text{Log}(a)$, ce qui revient à majorer a ;
- 3) on essaie d'ajuster aux données des différents groupes k concernés des modèles du type :

$$\text{Log}(\Delta D_{i,k} + 0,287) = \text{Log}(D_{i,k}) + \text{Log}[\text{Log}(K_k) - \text{Log}(D_{i,k})] + \text{Log}(FM_{i,k}) + f_1 a'_{1,k} + f_2 a'_{2k} + f_3 a'_{3k},$$

avec : $FM_{i,k}$ dépendant du groupe considéré (voir identification dans le Tableau 4.7), f_1 , f_2 et f_3 variables indicatrices respectivement des trois modalités « bas-fond », « versant » et « sommet ». Les résultats obtenus sont synthétisés dans le Tableau a17 en annexe 6.

Nous avons testé l'égalité des trois paramètres a'_1 , a'_2 et a'_3 pour chaque groupe (test de Bonferroni, pour un risque d'erreur global $\alpha=0,05$), pour obtenir des résultats concordants avec ceux fournis par les tests de Kruskal-Wallis : le seul groupe pour lequel il existe une différence significative entre paramètres (a'_1 différent respectivement de a'_2 et a'_3) est le groupe g2.2. Cependant, l'amélioration induite en terme de diminution de la SCR ou de la variance résiduelle est tout à fait minime.

Si l'apport d'information par notre variable topographique n'est guère probant en matière d'amélioration de l'efficacité des modèles, elle laisse soupçonner que l'utilisation des variables

pédologiques présentées dans le paragraphe 1.2.3.1 devrait l'être davantage ; cela passe par l'accumulation d'informations supplémentaires sur le substrat des parcelles traitées, aussi importantes à notre sens que les informations de nature floristique et dendrométrique.

4.5.3.7 - Conclusion

Nous avons pu mettre en évidence, sur les résidus du modèle de croissance [13] :

- un poids relativement faible des erreurs de mesure (après lissage effectué sur la variable « accroissement ») que l'on peut estimer représenter, grossièrement, 10% de la variance résiduelle du modèle avant transformation logarithmique ;
- un effet espèce qui, au travers de la prise en compte de quinze groupes « homogènes » du point de vue de la croissance nous a permis d'améliorer notablement la précision de nos prédictions en ramenant la variance résiduelle de 0,123 à 0,093 ((Log(cm)²) soit un modèle plus complet permettant d'« expliquer » 42% de la variance observée sur les accroissements ;
- un effet parcelle indépendant de l'effet espèce, explicable en partie, pour ce qui concerne les deux parcelles témoins, par des caractéristiques topographiques et/ou pédologiques particulières liées à l'extension des bas-fonds ; la valeur du pH de l'eau interstitielle paraît également jouer un rôle important dans la parcelle 1, sans que nous sachions expliquer ce phénomène de manière satisfaisante.

Cet effet est largement dû à l'opposition de deux parcelles ayant subi les traitements les plus forts : la parcelle 10 (T₂) pour laquelle le modèle sous-estime largement les accroissements et la parcelle 4 (T₃) pour laquelle le modèle les surestime tout aussi largement. La parcelle 4 a subi des prélèvements nettement plus intenses que la parcelle 10 (respectivement -213 et -132 individus/ha entre 1984 et 1988, sans toutefois que les différences en terme de surface terrière totale soient très importantes : -14 m²/ha et -11,8 m²/ha respectivement pour des valeurs initiales assez proches : 31,8 et 32,4 m²/ha). Ni leur composition spécifique, ni le recrutement accru d'espèces héliophiles dans les parcelles les plus fortement traitées, ni leurs caractéristiques topographiques respectives ne permettent de comprendre les différences de comportement observées sur ces deux parcelles. Une explication possible à ces résultats liés à la manifestation apparente d'un frein sur les accroissements, a été évoquée au paragraphe 4.4.3 : une modification trop importante du micro-climat local dans ces parcelles pourrait s'accompagner d'une réaction négative (sans doute variable en fonction des espèces) des arbres laissés en place, qui chercheraient à lutter contre un dessèchement relatif de l'air au détriment de l'assimilation chlorophyllienne. Il ne s'agit là que d'une hypothèse.

Les possibilités d'amélioration du modèle par la prise en compte d'un effet « parcelle » global sont trop faibles pour avoir un intérêt en tant que tel : une ANOVA à un facteur « parcelle » sur les résidus du modèle complet prenant en compte les groupes d'espèces montre que l'on ne peut ramener, de cette manière, la variance résiduelle qu'à 0,091 (Log(cm)²) (voir également les résultats de l'ANOVA à deux facteurs présentés au Tableau a15). C'est bien une identification plus précise des facteurs locaux influençant la croissance, qu'ils soient de nature pédologique ou physiologique, qui permettra de progresser dans la description et la modélisation de ce phénomène.

Nous disposons donc, à l'issue de ce paragraphe 4.5, de deux modèles de croissance : le premier (modèle [13]) est un modèle « global » décrivant l'accroissement d'un individu

« gris » en fonction de l'état de son environnement et de son diamètre à un instant donné, a priori utilisable en l'état dans notre simulateur ; le deuxième (modèle à 65 paramètres) fait la même chose mais pour un individu appartenant à une espèce bien précise dont les caractéristiques sont prises en compte à travers un groupe d'espèces ... il est malheureusement, pour l'instant, inutilisable dans un système qui ne sait pas comment « régénérer » ces groupes.

Nous connaissons les performances prédictives de ces deux modèles sur un jeu de huit parcelles prises au hasard dans le dispositif expérimental. Il s'agit maintenant de tester leur efficacité sur un jeu de données « indépendant », du moins dans le sens où ce dernier n'est pas intervenu dans l'estimation des paramètres : ceci fait l'objet du paragraphe qui suit.

4.6 - Évaluation quantitative et problèmes posés

4.6.1 - Méthodes

Il s'agit ici pour nous de quantifier les dysfonctionnements observés sur nos modèles plutôt que de chercher à conclure sur la valeur « en soi » du produit obtenu. Nous avons utilisé pour cela quelques-unes des statistiques présentées en annexe 2, § 4.2 (on se reportera à cette annexe pour différents commentaires à propos de ces statistiques). Ce sont, si O_i et P_i désignent respectivement les valeurs observées et prédites par nos modèles :

- le biais moyen : $B = \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)}{n}$ (Log(cm)) et la statistique de Student permettant de tester l'hypothèse $H_0 : B=0$, à savoir $T = \frac{\sqrt{n} * B}{s}$ (avec s écart-type résiduel estimé sur l'échantillon ayant servi à calibrer le modèle) ;

- l'écart quadratique moyen : $MSE (= \bar{\sigma}^2) = \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n-1}$ (Log(cm)²). Il s'agit d'une estimation de la variance résiduelle lorsque $B = 0$. Lorsque $B \neq 0$, l'estimation non biaisée de la variance résiduelle est :

$$\bar{\sigma}^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i - B)^2}{n-1} ;$$

- l'écart absolu moyen relatif : $MA\%E = 100 * \frac{\sum_{i=1}^n |O_i - P_i| / |O_i|}{n}$ (sans unité) ;
- le pseudo- R^2 (ou « modelling efficiency ») = $EF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2}$ (sans unité) ;

- la mesure d'association $U : U = \frac{\sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}}{\sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n O_i^2 + \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n P_i^2}}$;

- le coefficient de Janus : $J^2 = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{(O_i - P_i)^2}{n}}{\sum_{j=1}^m \frac{(O_j - P_j)^2}{m}}$ (sans unité), avec i et j se rapportant respectivement aux données indépendantes et aux données de calibration ;
- le test F simultané sur la « régression des données observées sur les données prédites » : $F = \frac{nb^2 + 2b(a-1)\sum P_i + (a-1)^2 \sum P_i^2}{2s^2}$, avec $O_i = aP_i + b$ et s écart-type résiduel de la régression. Nous testerons également séparément les deux hypothèses $H_0 : a=1$ et $H_0 : b=0$ à l'aide de tests de Student.

Nous disposons, pour réaliser ces calculs, de deux jeux de données qui n'ont pas servi à l'estimation des paramètres : l'un prélevé sur les quatre parcelles indépendantes et l'autre prélevé sur les huit parcelles de calibration mais pendant la période 1991-1994, consécutive à celle qui a jusqu'à présent fait l'objet de notre étude. Nous les utilisons successivement dans les deux paragraphes 4.6.2 et 4.6.3 qui suivent.

4.6.2 - Évaluation spatiale

4.6.2.1 - Caractéristiques du jeu de données utilisé

Ce jeu de données, constitué sur les parcelles 2 (T_1), 3 (T_2), 8 (T_3) et 11 (T_0), comporte 5075 individus (un arbre a été éliminé par la suite, par défaut de classement correct dans un groupe d'espèces) et a été construit de la même manière que le jeu de calibration. Rappelons que : (i) les arbres retenus ne présentent aucune anomalie de codage dans les circonférences pendant la période 1988-1991 utilisée pour le calcul de l'accroissement moyen annuel en diamètre ; (ii) seuls les arbres vivants sur la période 1985-1991 sont pris en compte, pour permettre le calcul de l'indice dynamique ΔNBD (voir récapitulatif du Tableau 3.1) ; (iii) les arbres présentant un accroissement moyen annuel inférieur à -0,2 cm après lissage sont éliminés ; (iv) sont également éliminés les Palmiers, arbres blessés et/ou dévitalisés ayant survécu aux traitements.

La Fig4.20 page suivante montre que la structure de ce peuplement est tout à fait comparable à la structure de celui du jeu de données de calibration, et que les effectifs étudiés sont en proportion identique du peuplement total présent en 1988 sur les parcelles concernées. On peut seulement noter que les gros diamètres, qui étaient sous-représentés dans le jeu de données de calibration le sont davantage dans le jeu de données indépendant (élimination des arbres présentant une section non circulaire, ou dont la peinture a été remontée suite à la croissance de leurs contreforts).

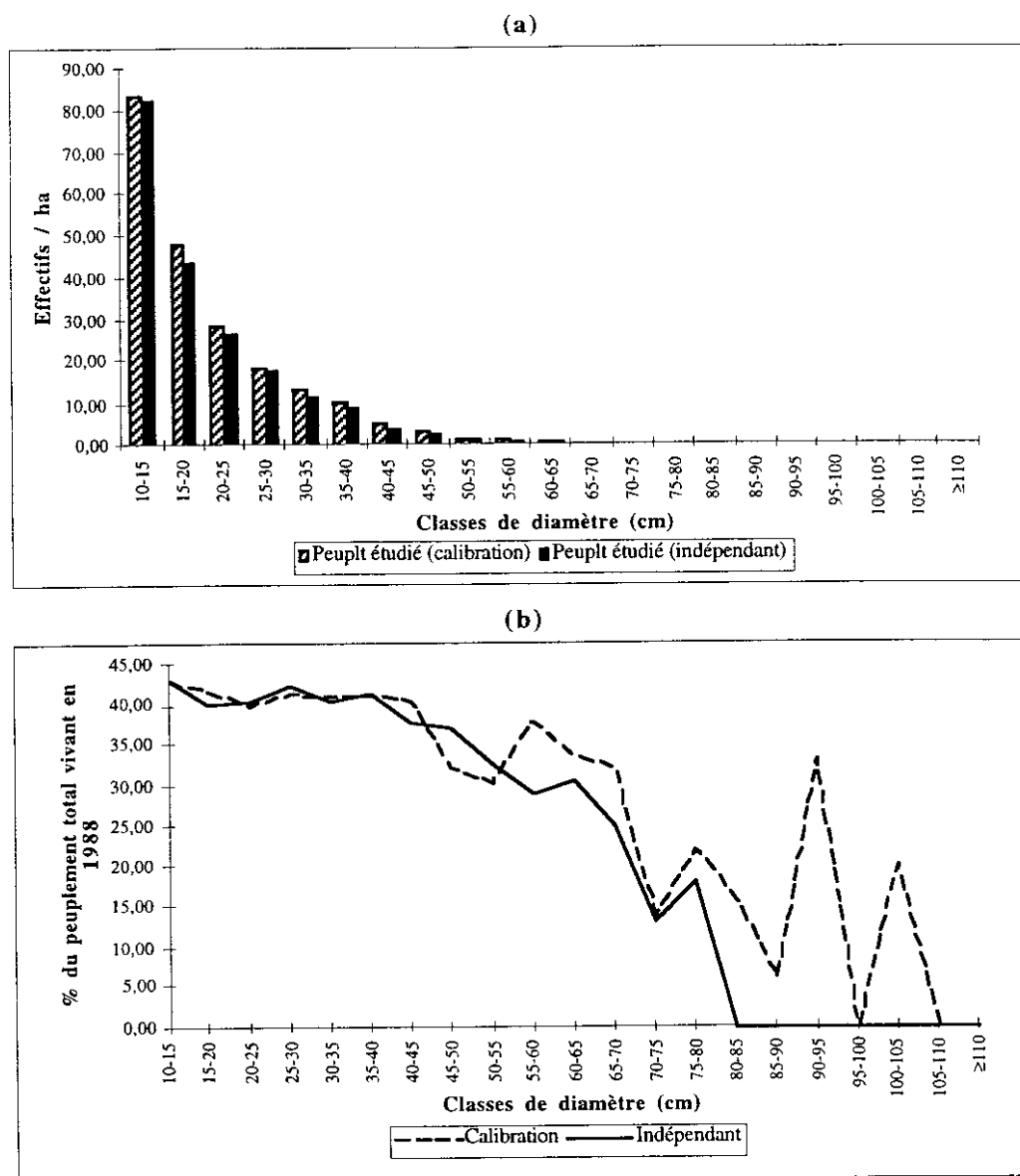


Fig4.20. Comparaison des structures du peuplement utilisé pour la calibration des modèles et du peuplement utilisé pour leur évaluation spatiale. (a) Ventilation des effectifs par classe de diamètre. (b) Importance respective des deux jeux de données, en pourcentage du peuplement total vivant en 1988 sur les parcelles respectivement concernées (calibration : parcelles 1, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 10745 arbres et indépendantes : parcelles 2, 3, 8, 11, 5075 arbres).

Quelques valeurs caractéristiques des différentes parcelles indépendantes sont reportées dans le Tableau 4.11 ci-dessous ; les autres parcelles sont également présentées, pour comparaison.

Tableau 4.11. Moyenne (*variance*) des principales variables utilisées dans nos modèles de croissance, calculées par parcelle sur les peuplements constituant nos jeux de données indépendant et de calibration (15820 individus au total).

Traitement	Parcelle	Effectif	ΔD (cm/an)	$\text{Log}(\Delta D + 0,287)$ (Log(cm))	NBD	ΔNBD
T ₀	1	1596	0,142 (0,033)	-0,913 (0,124)	89,0 (2450)	-4,45 (37,06)
	6	1561	0,127 (0,029)	-0,943 (0,113)	81,8 (2247)	-2,78 (33,79)
T ₁	11	2025	0,111 (0,020)	-0,974 (0,100)	99,2 (3198)	-2,20 (23,78)
	2	1266	0,247 (0,077)	-0,728 (0,183)	75,7 (1926)	-14,88 (144,92)
	7	1376	0,188 (0,042)	-0,816 (0,131)	76,3 (1894)	-14,17 (133,13)
	9	1344	0,202 (0,046)	-0,795 (0,150)	74,9 (2014)	-14,68 (147,50)
T ₂	3	987	0,325 (0,099)	-0,595 (0,192)	69,0 (1546)	-24,43 (149,35)
	5	1449	0,232 (0,064)	-0,743 (0,162)	81,8 (2468)	-19,00 (137,40)
	10	1177	0,325 (0,090)	-0,594 (0,196)	70,6 (1699)	-21,69 (130,06)
T ₃	4	992	0,282 (0,065)	-0,650 (0,167)	65,5 (1557)	-33,30 (390,96)
	8	797	0,346 (0,080)	-0,542 (0,166)	51,5 (963)	-30,64 (328,24)
	12	1250	0,252 (0,052)	-0,696 (0,152)	75,4 (2189)	-23,75 (227,82)

Ces données sont partiellement illustrées par la Fig1.9 (chapitre 1) et la Fig4.4. Parmi les parcelles témoins, la parcelle 11 est celle qui présente le peuplement le plus dense et l'indice ΔNBD (entre 1985 et 1988) et les accroissements les plus faibles. La parcelle 2 (traitement 1) a subi un prélèvement comparable à celui des deux autres parcelles exploitées mais présente des accroissements beaucoup plus importants ; il faut noter qu'avant traitement, cette parcelle se distinguait déjà des autres par un peuplement moins dense et des accroissements nettement plus élevés que sur les autres parcelles. La parcelle 3 (traitement 2) se comporte à peu près comme la parcelle 10 malgré un prélèvement un peu plus important, mais elle présentait des accroissements avant traitement très élevés (proches de ceux observés sur la parcelle 2), ce qui n'était pas le cas sur la parcelle 10. En ce qui concerne le traitement 3 enfin, on voit que la parcelle 8 présente des accroissements très élevés et une intensité de prélèvement un peu plus faible que sur la parcelle 4. Le peuplement, sur cette parcelle, se comporterait donc de manière plus conforme à ce qui est prédit par le modèle [13] et repose le problème du comportement observé sur les parcelles 4 et 10.

Du point de vue topographique, la Fig1.6 (chapitre 1) montre que les parcelles 8 et 11 sont caractérisées par une moindre extension des zones de bas-fonds (voir également la Fig1.4 pour la parcelle 11) alors que la parcelle 2 se rapprocherait des caractéristiques des parcelles 1 et 6. La Fig1.7 montre comment les différentes parcelles se répartissent en fonction de leur composition floristique « dominante » : les parcelles 2 et 3 se rapprochent nettement de la parcelle 1 ce qui, conjugué à leurs caractéristiques de densité de peuplement à l'état initial, accroissement moyen annuel observé avant traitement et localisation géographique au nord-ouest du dispositif (voir Fig1.2) en fait un bloc relativement homogène se comportant de manière particulière (influence du substrat ?). Les parcelles 8 et 11, quant à elles, ne présentent pas de caractéristiques spéciales.

4.6.2.2 - Résultats et commentaires

Les écarts entre valeurs prédites et observées dans le jeu de données indépendant, montrent un léger effet espèce dû à six EGE (totalisant 20 individus) dont cinq sont également présents dans les parcelles ayant servi aux ajustements (204, 696, 710, 726, 754 : voir Tableau a8 en annexe 6). Leurs accroissements sont nettement sous-estimés par les modèles spécifiques des groupes auxquels ils ont été rattachés et leur cas sera à ré-examiner.

Les résultats présentés au Tableau 4.12 découlent logiquement (ou presque) des observations faites au paragraphe précédent.

Tableau 4.12. Classement des parcelles par valeur décroissante des résidus du modèle [13] puis du modèle complet à 65 paramètres prenant en compte les groupes d'espèces (15819 arbres étudiés).

Sans prise en compte de l'effet « espèce » (modèle [13])		Avec prise en compte des groupes d'espèces (modèle à 65 paramètres)	
N° de la parcelle (traitement)	Moyenne (variance) des résidus (Log(cm))	N° de la parcelle (traitement)	Moyenne (variance) des résidus (Log(cm))
10 (T ₂)	0,082 (0,162)	10 (T ₂)	0,100 (0,113)
3 (T ₂)	0,057 (0,156)	3 (T ₂)	0,089 (0,111)
2 (T ₁)	0,053 (0,141)	8 (T ₃)	0,066 (0,124)
1 (T ₀)	0,046 (0,094)	2 (T ₁)	0,042 (0,104)
11 (T ₀)	-0,033 (0,084)	1 (T ₀)	0,021 (0,078)
6 (T ₀)	0,032 (0,094)	6 (T ₀)	0,013 (0,078)
8 (T ₃)	-0,010 (0,157)	11 (T ₀)	0,007 (0,076)
5 (T ₂)	-0,014 (0,134)	12 (T ₃)	-0,017 (0,298)
9 (T ₁)	-0,019 (0,122)	9 (T ₁)	-0,018 (0,303)
7 (T ₁)	-0,028 (0,109)	5 (T ₂)	-0,023 (0,311)
12 (T ₃)	-0,030 (0,123)	7 (T ₁)	-0,027 (0,289)
4 (T ₃)	-0,082 (0,152)	4 (T ₃)	-0,038 (0,333)

La parcelle 3, dont les caractéristiques après traitement sont proches de celles de la parcelle 10, voit ses accroissements fortement sous-estimés quel que soit le modèle utilisé. La parcelle 2, dont le comportement est atypique dans le traitement 1 (même intensité de prélèvement et accroissement moyen nettement plus élevé) par suite possible de la présence d'un substrat plus favorable, est également desservie par les prédictions. La parcelle 11 ne devrait être affectée que d'un biais très faible : ce biais est effectivement non significativement différent de 0 (test de Student, $T=1,14$) lorsque l'on utilise le modèle complet, mais assez élevé dans le cas du modèle [13]. La parcelle 8 quant à elle, dont le peuplement paraît se comporter de manière assez conforme à ce que prédit le modèle (voir Fig4.4 sa position relative par rapport à celles des parcelles 5 et 12 par exemple) devrait également être affectée d'un biais faible : ce biais est non significativement différent de 0 (test de Student, $T=0,72$) lorsque l'on utilise le modèle [13] mais les accroissements apparaissent nettement sous-estimés lorsque l'on utilise le modèle complet prenant en compte les groupes d'espèces. L'origine de cette différence n'est pas évidente (une AFC « parcelle*groupe d'espèces » montre que la parcelle 8 se trouve en situation « neutre » vis-à-vis de ces groupes, au centre de gravité du nuage des parcelles), nous n'avons pas cherché à approfondir l'analyse.

D'une manière générale, ces résultats traduisent une nette sous-estimation des accroissements dans les parcelles indépendantes, quel que soit le modèle utilisé. Les graphiques présentés ci-dessous illustrent les biais observés par classes de diamètre (on trouvera les données correspondantes en annexe 6, Tableau a18).

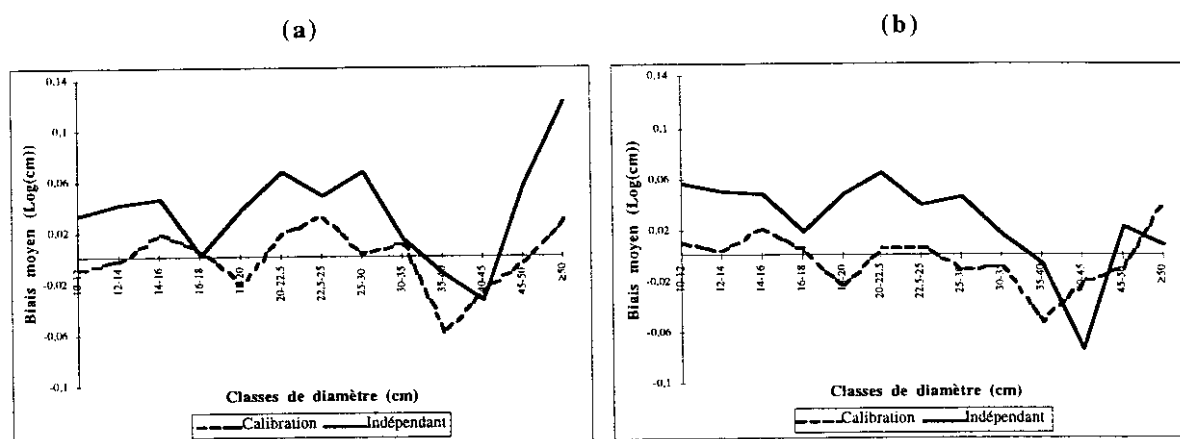


Fig4.21. Biais moyens observés par classe de diamètre en utilisant respectivement le jeu de données de calibration (biais global nul) et le jeu de données indépendant pour (a) le modèle [13] et (b) le modèle complet prenant en compte les groupes d'espèces. On compte respectivement 68 et 99 individus dans les classes de diamètre 45-50 et ≥ 50 cm du jeu de données indépendant (ce sont les effectifs les plus faibles).

En ce qui concerne la qualité des ajustements des modèles, on peut vérifier que le modèle complet à 65 paramètres induit des biais moins importants, en valeur absolue, que le modèle [13] (sur les parcelles de calibration). Il est intéressant de constater que, quel que soit le jeu de données utilisé, une sur-estimation importante des accroissements apparaît dans la classe 30-40 cm de diamètre (biais significativement non nuls). Cette observation est à rapprocher de celle que nous avons faite au paragraphe 4.4.2 (voir également la Fig.a6bis en annexe 6) : la classe 30-40 cm est une classe « charnière », dans laquelle les arbres appartenant aux espèces structurantes de la forêt « passent » dans la voûte alors que les arbres appartenant aux espèces des strates inférieures atteignent leur plus gros diamètre. Dans les deux cas, les accroissements en diamètre deviennent très peu dépendants des indices de compétition : les arbres qui passent dans la voûte croissent en hauteur et peu en diamètre, tandis que les arbres des strates inférieures « plafonnent ». La Fig4.21 montre que la prise en compte de groupes d'espèces dans le modèle atténue cet effet (on peut supposer que le comportement des arbres appartenant aux strates inférieures est mieux traduit) mais le problème du « découplage » croissance en hauteur / croissance en diamètre pour les espèces structurantes demeure : il ne pourra être mieux approché qu'à travers l'introduction de la 3^{ème} dimension dans les modèles de croissance comme le suggèrent les résultats obtenus par Collinet (1997).

Les accroissements dans les grandes classes de diamètre (à partir de 45 cm) sont mieux prédits par le modèle complet.

Le Tableau 4.13 page suivante reprend les quelques statistiques rappelées au paragraphe 4.6.1.

Tableau 4.13. Calcul de quelques statistiques d'évaluation sur nos deux jeux de données (10745 et 5074 individus respectivement) et comparaison des deux modèles de croissance intégrant ou non l'effet espèce. **NB.** Les notations utilisées dans la colonne « statistiques » sont celles qui figurent dans le texte.

Statistiques	Modèle [13]		Modèle complet prenant les groupes d'espèces en compte	
	Calibration	Indépendant	Calibration	Indépendant
B	0,002	0,039	0,002	0,041
T	0,47 (NS)	7,84 (***)	0,53 (NS)	9,29 (***)
MSE	0,123	0,125	0,093	0,100
$\bar{\sigma}^2$	-	0,124	-	0,098
MA%E	144 %	157 %	107 %	124 %
Pseudo-R ²	0,230	0,304	0,420	0,445
U	0,208	0,206	0,178	0,182
j ²	1,021		1,080	
Etude des caractéristiques du modèle : $O_i = a \cdot P_i + b$				
a ^a	1,0099 (t=0,65, NS)	1,0505 (t=2,31*)	0,9737 (t=-2,39*)	0,9979 (t=-0,14, NS)
b ^a	0,0093 (t=0,56, NS)	0,0797 (t=4,33***)	-0,0191 (t=-2,09*)	0,0392 (t=2,96**)
F ^b	0,27 (NS)	33,40	2,99 (NS)	43,18

^a Entre parenthèses : valeurs de t et probabilités ($p > |t|$) associées. NS : $p \geq 0,05$; * : $0,05 > p \geq 0,01$; ** : $0,01 > p \geq 0,001$; *** $p < 0,001$.

^b Valeurs à comparer à la valeur critique $F_{0,01}(2, \infty) = 4,61$.

Ces calculs montrent que :

- le modèle complet prenant en compte les groupes d'espèces est meilleur que le modèle [13] en terme de précision des estimations, mais il reste en lui-même très imprécis ;
- les deux modèles, appliqués aux parcelles de validation, génèrent des biais significativement non nuls et sous-estiment nettement les accroissements ;
- il ne paraît pas y avoir de gros problèmes d'adéquation des modèles aux données. Le paramètre a ne s'écarte que faiblement de la valeur 1 : on ne rejeterait pas l'hypothèse $H_0=1$ en fixant le risque d'erreur à 1% (voir également les graphiques $O_i = f(P_i)$ en annexe 6, Fig.a18 (a) et (b)) ;
- les valeurs prédites sont relativement « proches » des données observées, comme en témoignent les faibles valeurs du coefficient d'association U (voir annexe 2, § 4.2) ;
- le coefficient de Janus, très proche de 1, ne met pas en évidence de gros changement dans la structure des données entre jeux de calibration et indépendant. Tout au plus et en suivant l'interprétation donnée par Power (1993, voir annexe 2, § 4.2) peut-on soupçonner, dans la valeur légèrement plus élevée qui apparaît dans le cas du modèle complet, une surparamétrisation liée à des interactions espèces / parcelles transparaissant différemment dans les deux jeux de données.

Le test F simultané n'apporte en lui-même pas grand chose ici : il confirme l'existence d'un biais qui joue fortement sur sa valeur ($b \neq 0$), mais celui-ci est suffisamment net pour être mis en évidence par un test simple.

Les deux modèles mis au point sur huit des douze parcelles du dispositif s'avèrent donc peu efficaces dans la prédiction des accroissements dans les quatre dernières parcelles (parcelle témoin mise à part). Différents problèmes nous paraissent devoir être invoqués :

- paramétrisation et forme générale des modèles : la paramétrisation est insuffisante, puisqu'elle ne permet pas, par exemple, de prendre en compte les effets site qui interviennent probablement dans l'explication du comportement observé sur les parcelles 2 et 3. La forme générale des modèles peut également être mise en cause, du moins en ce qui concerne le « *facteur modificateur* » : nous avons vu en effet au paragraphe 4.5.2.3 (voir Fig4.10 (d)) que la fonction $f(\Delta NBD)$ présentait un maximum assez « tardif » (pour une valeur de ΔNBD proche de -70) qui ne permettait pas de reproduire le « freinage » des accroissements observés dans les parcelles ayant subi les prélèvements les plus importants. Ces problèmes relèvent à la fois d'un manque de données disponibles mais aussi (et surtout) d'une mauvaise compréhension des mécanismes impliqués dans le phénomène que nous cherchons à décrire ;
- choix des individus utilisés pour les ajustements : la distinction jeu de données de calibration / jeu de données indépendant nous paraissait indispensable dans la mesure où notre objectif était double : tenter de décrire la croissance des individus au moyen des éléments en notre possession, mais aussi prédire leur devenir pour pouvoir réaliser des simulations, ce dernier point impliquant d'évaluer l'efficacité des modèles sur des données « indépendantes ». Pour ajuster nos modèles, il nous a paru nécessaire de considérer tous les traitements sylvicoles de manière à disposer de situations environnementales aussi variées que possible. Ce faisant, nous avons raisonné à l'échelle de la parcelle et de ce fait accordé un poids très important aux environnements individuels contraignants, largement majoritaires dans le jeu de données : cela pourrait expliquer l'importance des sous-estimations obtenues dans de nombreuses parcelles traitées. Sans doute aurait-on pu adopter une autre démarche, consistant par exemple à construire le jeu de données de calibration à partir des individus et non des parcelles, en veillant à ce que tous les types de situations environnementales soient plus ou moins également représentées. Cela n'aurait cependant pas permis de résoudre le problème fondamental de la représentativité du jeu de données de calibration vis-à-vis du jeu indépendant, source de biais dans l'estimation des paramètres.

Une solution permettant de s'affranchir de ces problèmes de représentativité consisterait à utiliser des techniques de ré-échantillonnage sur l'ensemble des individus présents dans les parcelles, mais il s'agit de méthodes lourdes étant donné le nombre d'individus impliqués. Nous nous sommes contentés, dans l'immédiat, d'appliquer l'une de ces méthodes, le « *jackknife* », aux parcelles (et non aux individus) de manière à toutes les impliquer dans l'estimation des paramètres tout en conservant la possibilité d'une évaluation indépendante : ceci fait l'objet du paragraphe 4.7.

4.6.3 - Évaluation temporelle

Le jeu de données indépendant utilisé dans ce paragraphe a été constitué selon les mêmes règles que les précédents (voir plus haut), en utilisant les arbres vivants sur les parcelles de calibration, pendant la période 1988-1994 (avec des accroissements calculés sur la période 1991-1994, voir schéma du Tableau 3.1 au chapitre 3). Il compte 10212 individus, pour la plupart déjà contenus dans le jeu de données qui a servi à ajuster les modèles de croissance.

Nous avons repris les mêmes statistiques que pour l'évaluation spatiale, leurs valeurs figurent dans le tableau ci-dessous.

Tableau 4.14. Calcul de quelques statistiques d'évaluation quantitative sur les deux jeux de données (calibration et indépendant) et comparaison des deux modèles de croissance intégrant ou non l'effet espèce. **NB.** Les notations utilisées dans la colonne « statistiques » sont celles qui figurent dans le texte.

Statistiques	Modèle [13]		Modèle complet prenant les groupes d'espèces en compte	
	Calibration	Indépendant	Calibration	Indépendant
B	0,002	0,155	0,002	0,147
T	0,47 (NS)	46,27 (***)	0,53 (NS)	47,33 (***)
MSE	0,123	0,138	0,093	0,120
$\bar{\sigma}^2$	-	0,114	-	0,098
MA%E	144 %	210 %	107 %	177 %
Pseudo-R ²	0,230	0,064	0,420	0,186
U	0,208	0,217	0,178	0,189
J ²	1,122		1,294	
Etude des caractéristiques du modèle : $O_i = a * P_i + b$				
a ^a	1,0099 (t=0,56, NS)	1,0551 (t=2,86**)	0,9737 (t=-2,39*)	0,9607 (t=-2,92*)
b ^a	0,0093 (t=0,65, NS)	0,2063 (t=11,22***)	-0,0191 (t=-2,09*)	0,1103 (t=8,57***)
F ^b	0,27 (NS)	1076,48	2,99 (NS)	1125,16

^a Entre parenthèses : valeurs de t et probabilités ($p > |t|$) associées. NS : $p \geq 0,05$; * : $0,05 > p \geq 0,01$;

** : $0,01 > p \geq 0,001$; *** $p < 0,001$.

^b Valeurs à comparer à la valeur critique $F_{0,01}(2, \infty) = 4,61$.

Si l'on compare ces données à celles présentées dans le Tableau 4.13, on constate une dégradation très sérieuse de la qualité des prédictions des deux modèles dans le temps, un peu moins forte dans le cas du modèle complet ce qui est normal. Cette dégradation se manifeste dans toutes les statistiques calculées et laisse soupçonner qu'un élément suffisamment important pour rendre nos modèles inopérants au-delà de deux périodes de projection, n'a pas été pris en compte.

Biais

Le biais observé sur la période 1991-1994 n'est pas identique dans chaque parcelle comme le montre le Tableau 4.15 ci-dessous dans le cas du modèle complet :

Tableau 4.15. Classement des parcelles puis des traitements par valeur décroissante du biais observé dans la prédiction, à l'aide du modèle complet à 65 paramètres, des accroissements diamétriques entre 1991 et 1994 (10212 individus étudiés).

N° de la parcelle (traitement)	Effectif	Biais	Variance
10 (T ₂)	1106	0,321	0,119
12 (T ₃)	1169	0,212	0,103
4 (T ₃)	936	0,195	0,107
9 (T ₁)	1278	0,154	0,090
5 (T ₂)	1353	0,131	0,089
7 (T ₁)	1331	0,126	0,086
6 (T ₀)	1509	0,064	0,073
1 (T ₀)	1530	0,049	0,083
Traitement			
T ₂	2459	0,217	0,112
T ₃	2105	0,204	0,105
T ₁	2609	0,140	0,088
T ₀	3039	0,057	0,078

Une comparaison multiple des moyennes par traitement (test de Bonferroni) fait apparaître trois groupes distincts : T₂/T₃, T₁ et T₀. Une analyse de variance hiérarchique « Parcelle (Traitement) » sur les erreurs de prédiction, pondérée par l'inverse des effectifs dans chaque parcelle, montre que l'effet apparent du traitement vient d'un effet parcelle sous-jacent :

- $F = CME_{\text{Modèle}} / CME_{\text{Rés}} = 104,00$ et
- $F = CME_{\text{Traitement}} / CME_{\text{Parcelle(Traitement)}} = 2,48$, à comparer à $F_{0,05}(3,4) = 6,59$.

Cet effet parcelle est essentiellement dû au biais très important observé dans la parcelle 10. Si l'on excepte ce cas, on observe une bonne corrélation entre la valeur du biais et l'intensité du prélèvement exercé dans les parcelles, comme illustré par la Fig4.22 page suivante. Ceci montre que l'effet positif des éclaircies sur les accroissements se fait sentir au-delà du pas de temps retenu pour l'étude et qu'il est d'autant plus important que l'éclaircie a été forte : cet effet retard n'est pas traduit dans nos modèles dont la « mémoire » est trop courte.

Le biais observé sur la période 1991-1994 n'a cependant pas uniquement pour origine un effet traitement, car il se manifeste également (bien sûr de manière moins prononcée) sur les deux parcelles témoins : calculé à partir du modèle complet à 65 paramètres, il passe de 0,021 (1989-1991) à 0,049 (1991-1994) sur P1 et de 0,013 à 0,064 sur P6. Parmi les origines possibles de cet effet, on peut mentionner celui du climat : en ce qui concerne les précipitations par exemple, la Fig4.7 montre qu'il a davantage plu sur la période 1988-1991 que sur la période 1985-1988

et que cela s'est accompagné, avec un décalage dans le temps de deux ans environ, d'une augmentation moyenne des accroissements.

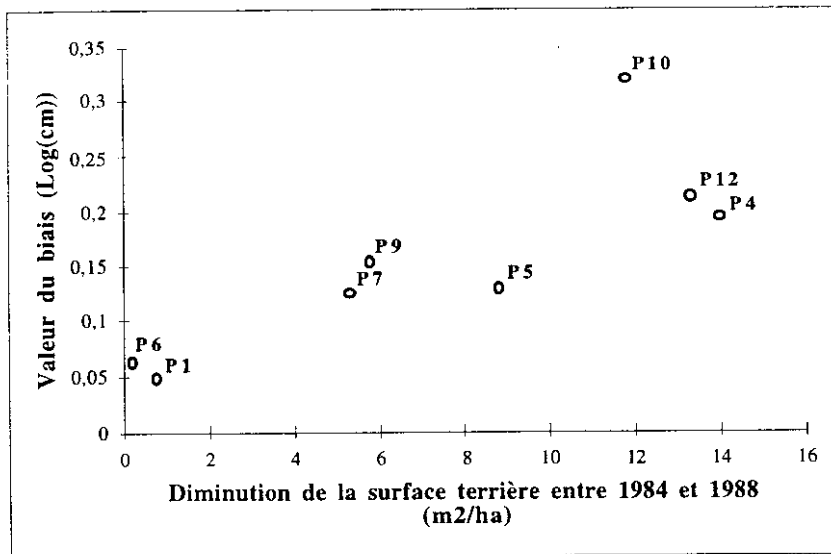


Fig4.22. Relation entre le biais observé sur les prédictions des accroissements diamétriques annuels entre 1991 et 1994, par le modèle complet, et l'intensité des « prélèvements » dans les différentes parcelles (mesurée par la diminution de la surface terrière entre 1984 et 1988).

S'il n'est pas simple de prendre en compte un effet climat dans les modèles de croissance (le problème réside dans la prédiction de l'évolution dans le temps des précipitations ou de toute autre variable climatologique), l'effet traitement en revanche pourrait dans l'immédiat être décrit en utilisant la méthode de Vanclay (1991a, voir Tableau a3 en annexe 6) : introduire une variable « temps écoulé depuis l'intervention » qui aurait pour effet d'augmenter temporairement la valeur du *FM*. A plus long terme, il s'agirait de mieux identifier, afin d'en tenir compte, les mécanismes impliqués dans cet effet retard : augmentation de la fertilité des sols liée à la décomposition d'une grande quantité de rémanents sur les parcelles traitées ? Modification des modalités d'utilisation de l'eau dans le sol ? Etc.

Autocorrélation

Toutes parcelles confondues, le graphique présenté en annexe 6, Fig.a19 (a), montre par ailleurs qu'il existe une relation linéaire assez claire entre les résidus du modèle complet (période 1988-1991) et les erreurs de prédiction des accroissements sur la période 1991-1994 ; le coefficient de corrélation linéaire de Pearson entre ces deux variables est significativement différent de 0 ($p < 0,0001$) et vaut 0,39. Il varie peu, quelle que soit la parcelle considérée, et sans lien apparent avec l'intensité du traitement. Il est, par contre, dépendant du groupe d'espèces, d'autant plus important que les accroissements moyens par groupes le sont : inférieur à 0,3 pour les groupes g1.1 et g2.1, supérieur à 0,45 pour les groupes g3.1, g3.2 (0,66) et g5.3. De ce fait, l'utilisation du modèle [13] (sans prise en compte de l'effet espèce) laisse apparaître une liaison plus forte entre résidus et erreurs de prédiction pour la période 1991-1994 (voir annexe 6, Fig.a19 (b)) : le coefficient de corrélation linéaire entre les deux variables vaut alors 0,51 (il varie entre 0,46 pour la parcelle 1 et 0,59 pour la parcelle 10, toujours sans lien avec l'intensité du traitement).

Il existe donc un effet « arbre », partiellement dépendant de l'espèce mais sans doute également du microsite (pour ce qui concerne le substrat), qui se manifeste dans le temps par une autocorrélation positive entre accroissements successifs et dont il faut tenir compte. Nous l'avons introduit dans nos simulations, en utilisant une autocorrélation constante quelle que soit la parcelle étudiée, le traitement effectué et le temps de simulation écoulé, a priori égale à 0,51 puisque nous n'avons travaillé que sur une espèce « grise » (modèle [13]). La valeur de l'autocorrélation, relativement indépendante des parcelles, n'est pas remise en cause par les résultats présentés au § 4.7).

Nous verrons au chapitre 8 comment cette simple modification du modèle apporte une amélioration importante dans le comportement des systèmes simulés qu'il y ait ou non intervention sylvicole.

4.7 - Estimation des paramètres du modèle « gris » par la technique du *jackknife*

Il s'agit pour nous, à ce stade de l'étude :

- de vérifier dans quelle mesure l'utilisation d'un jeu élargi de données de calibration (utilisation de onze parcelles au lieu de huit) nous permettrait d'obtenir une meilleure efficacité du modèle sur les données non prises en compte (la douzième parcelle) ;
- d'étudier l'influence des parcelles sur les performances du modèle ajusté (évaluation quantitative sur les parcelles de calibration et sur la parcelle indépendante) ;
- d'obtenir une estimation moins biaisée des paramètres de notre modèle « gris », assortie d'un intervalle de confiance pouvant permettre des comparaisons ultérieures avec des résultats obtenus sur d'autres sites (placeaux du BAFOG ou parcelles expérimentales de l'ONF en Guyane, par exemple).

Nous avons limité l'étude au cas du modèle [13]. Le même type de travail serait à refaire pour le modèle complet à 65 paramètres.

4.7.1 - Méthode du « *jackknife* »

La méthode est introduite en ces termes par Lebart *et al.* (1979) : « Pour avoir une mesure de la précision d'une estimation à partir des données elles-mêmes, on peut envisager de répartir les observations en sous-groupes sur chacun desquels on effectue l'estimation ; alors les variations d'un groupe à l'autre permettent d'évaluer la « variabilité » de la valeur estimée ». Cette technique joue un double rôle : « réduire ou supprimer le biais d'un estimateur biaisé, et fournir une estimation approchée mais robuste d'un intervalle de confiance autour de cette estimation ». Un bel exemple d'application à un modèle de croissance du maïs est présenté par Jones et Carberry (1994).

Le choix a priori de huit parcelles parmi les douze du dispositif, en imposant deux parcelles par traitement (même si elles sont tirées au hasard à l'intérieur de chaque traitement) génère un risque de biais sur les estimations des paramètres. Nous avons donc considéré les douze parcelles comme douze sous-groupes et avons appliqué la méthode du « *jackknife* » de la manière décrite ci-dessous (NB : nous n'avons pas conservé les notations de Lebart *et al.*, mais nous nous en sommes inspiré).

Soit :

- θ le paramètre à estimer sur le jeu de données : dans notre cas, il s'agit de l'ensemble (a', m, K, b, c, d), paramètres du modèle de croissance [13] ;
- θ_{tot} l'estimateur de θ obtenu sur l'ensemble des douze parcelles ;
- θ_{-i} l'estimateur de θ , obtenu sur onze parcelles, la parcelle i étant éliminée du lot.

On appelle « pseudo-valeurs » (Tukey, 1958, cité par Lebart et *al.*) les douze différences pondérées :

$$\theta_i^* = 12 * \theta_{tot} - 11 * \theta_{-i}, \text{ avec } i = 1, 2, \dots, 12.$$

L'estimateur de Quenouille-Tukey est la moyenne des pseudo-valeurs :

$$\theta^* = \frac{1}{12} * \sum \theta_i^* = 12 * \theta_{tot} - 11 * \left\{ \frac{1}{12} * \sum \theta_{-i} \right\}, \text{ avec } i = 1, 2, \dots, 12.$$

La variance de Quenouille-Tukey est un estimateur de la variance de θ^* et de θ_{tot}^* :

$$S^{*2} = \frac{1}{12} * \left\{ \frac{1}{11} * \sum \left(\theta_i^* - \theta^* \right)^2 \right\}.$$

« Les k pseudo-valeurs, notoirement non indépendantes par construction, peuvent être considérées comme k variables aléatoires identiques, *approximativement* indépendantes. Dans ce sens, Tukey conjecture que la statistique : $t = \frac{\theta^* - \theta}{S^*}$ suit approximativement une *loi de Student* à $k-1$ degrés de liberté. On peut alors construire un intervalle de confiance approché autour de l'estimation θ^* , quelle que soit la distribution mise en cause dans l'échantillon ».

Remarque. La méthode telle qu'elle est présentée par Lebart et *al.* est valable pour une partition des données en k parties égales d'effectif $m=n/k$. Nous ne nous sommes pas strictement placés dans cette configuration, puisque nos parcelles sont d'effectif inégal. Il aurait été plus correct de réaliser une partition équilibrée, indépendante de la limite des parcelles, mais la méthode du « *jackknife* » paraît suffisamment robuste pour rester applicable à notre cas, en considérant que le calcul de la variance de Quenouille-Tukey fournit une valeur « optimiste » (sous-estimée) (Bar-Hen et Franc, *comm. pers.*). Nos objectifs principaux ne consistant pas à réaliser des tests statistiques à partir de ces valeurs, nous n'avons pas cherché à approfondir la question dans le cadre de ce travail.

Nous avons donc procédé à une série de douze ajustements du modèle [13] sur onze parcelles, en éliminant à chaque fois une parcelle différente. Cela nous a permis de réaliser douze évaluations quantitatives sur une parcelle indépendante en faisant appel à quelques-unes des statistiques déjà utilisées plus haut, de manière à pouvoir répondre aux deux premiers objectifs mentionnés en introduction du paragraphe. Les résultats sont présentés et commentés ci-dessous.

4.7.2 - Résultats

Nous avons reporté dans deux tableaux en annexe 6 : (i) les différentes estimations des paramètres du modèle [13], en fonction du jeu de données de calibration utilisé (Tableau a19) et (ii) les valeurs de quelques statistiques d'évaluation, calculées à chaque fois sur le jeu de données de calibration et sur le jeu de données indépendant (Tableau a20). Les principaux résultats sont illustrés par les Fig4.23 et Fig4.24 ci-dessous.

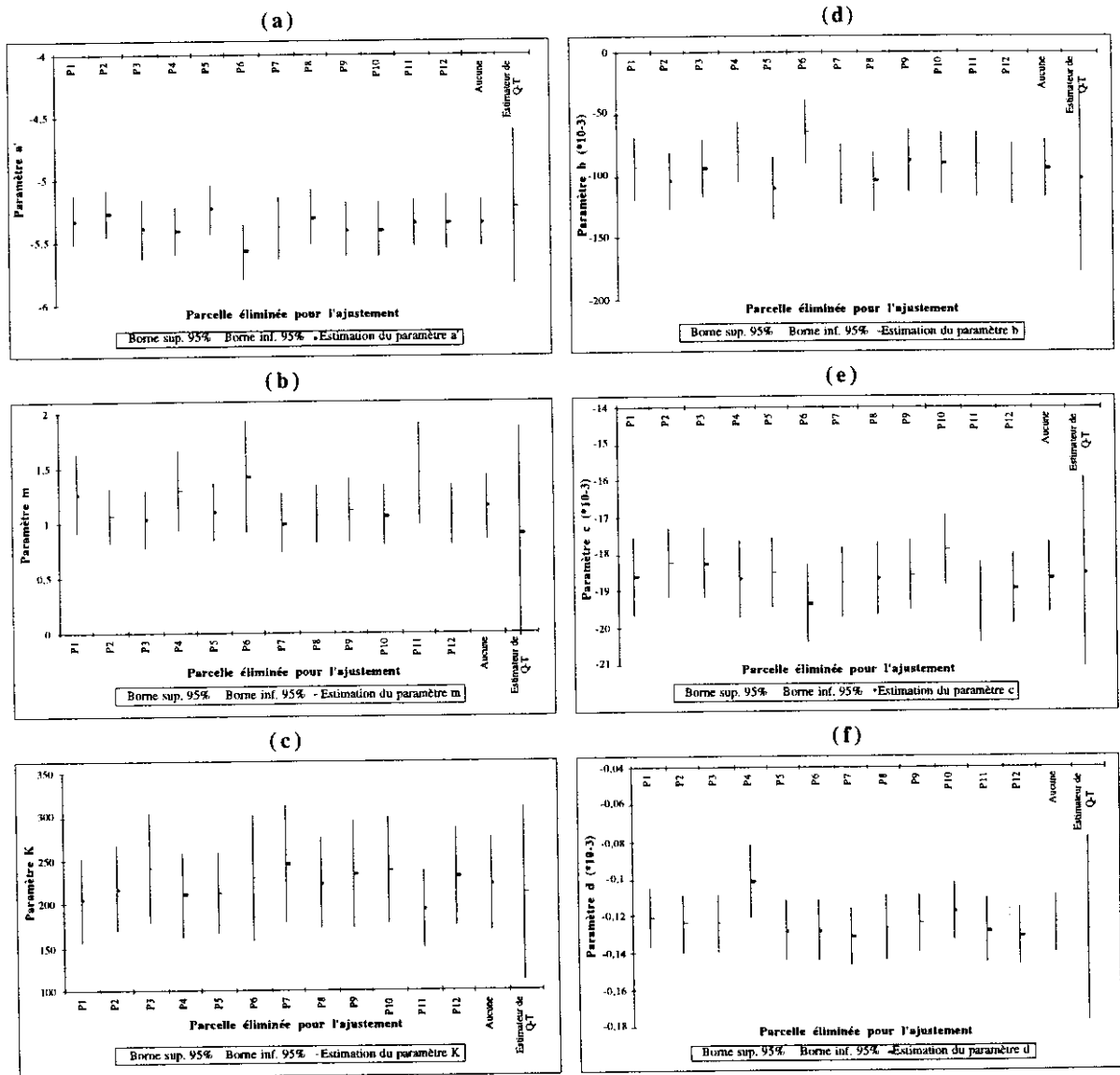


Fig4.23. Variation des estimations des différents paramètres du modèle [13] en fonction de la composition du jeu de données de calibration : (a) paramètre a', (b) paramètre m, (c) paramètre K, (d) paramètre b, (e) paramètre c et (f) paramètre d. Sur l'axe des abscisses, « Aucune » signifie que l'ajustement a été réalisé sur l'intégralité des données et « Estimateur de Q-T » représente l'estimation faite par la méthode du « jackknife ». (Données correspondantes : voir annexe 6, Tableau a19).

On ne note pas d'influence nette et systématique de l'absence d'une parcelle sur l'estimation de l'ensemble des paramètres. Les paramètres intervenant dans la composante « comportement moyen » ne présentent pas de grosses fluctuations, tout au plus peut-on relever :

- l'effet opposé des parcelles 5 et 6 sur le paramètre a' , logique (les accroissements sont sur-estimés dans la parcelle 5, son absence du jeu de données d'ajustement se traduit donc par une valeur plus élevée de a' et le phénomène est inverse dans la parcelle 6) mais sans que l'on puisse clairement comprendre pourquoi d'autres parcelles plus caractéristiques (P4 et P10) n'ont pas le même effet ; rappelons cependant que ces paramètres sont estimés en même temps que ceux du « *facteur modificateur* » et que les interactions rendent l'interprétation malaisée voire aléatoire ;
- l'effet net des trois parcelles témoins sur l'estimation du paramètre m : l'absence d'une de ces parcelles entraîne une augmentation de sa valeur, c'est-à-dire que les accroissements maximaux ont tendance à se produire dans des classes de diamètre légèrement plus élevées (voir annexe 3). Cela traduit l'influence des traitements sylvicoles, qui profitent davantage aux classes de diamètre intermédiaires qu'aux petites classes. Cet effet s'accompagne également, dans le cas des parcelles 1 et 11, d'une diminution de l'estimation de la valeur de K , très logique puisque les gros individus sont concentrés dans ces parcelles.

Du côté « *facteur modificateur* », les phénomènes sont un peu plus marqués :

- on retrouve un effet opposé des parcelles 5 et 6 sur l'estimation du paramètre b (NB : la corrélation entre a' et b est forte : $r > 0,7$) : un coup d'oeil à la Fig1.9 et au Tableau 4.11 montre qu'à niveaux de densité et d'intensité de compétition à un instant donné à peu près égaux, les accroissements moyens annuels entre ces deux parcelles varient du simple au double. Le même phénomène se produit pour les parcelles 3 et 4. L'élimination de la parcelle 5 (resp.3) a pour conséquence un « alourdissement » de l'effet de la compétition instantanée telle qu'elle est perçue dans les données d'ajustement et se traduit par une diminution de la valeur de b ;
- la particularité des parcelles 4 et 10 apparaît dans l'estimation des paramètres c et d , contrôlant l'effet de l'indice dynamique (la corrélation entre ces deux paramètres est importante : $r > 0,8$). Les accroissements dans la parcelle 10 sont très nettement sous-estimés par le modèle [13], c'est-à-dire que l'influence de l'indice ΔNBD y est plus forte qu'attendu, pour ses faibles valeurs. La non prise en compte de cette parcelle provoque une augmentation de la valeur de c (diminution en valeur absolue) : l'allègement de la pression environnementale a de ce fait un effet moins net sur les accroissements, d'autant moins que la parcelle 4 pour laquelle le phénomène observé est inverse est, elle, prise en compte. Lorsque la parcelle 4 est éliminée, c'est le paramètre d qui augmente de façon très nette : cela a pour conséquence de « repousser » l'intervention d'un freinage dans les accroissements en-deçà d'une valeur de l'indice ΔNBD de -90 (voir analyse de ce problème au § 4.5.2.3, sous-paragraphe « *Comportement du modèle* »). La non prise en compte de cette parcelle aggrave donc de façon tout à fait notable le dysfonctionnement du modèle de ce point de vue.

Les graphiques présentés page suivante illustrent quelques résultats de l'évaluation quantitative.

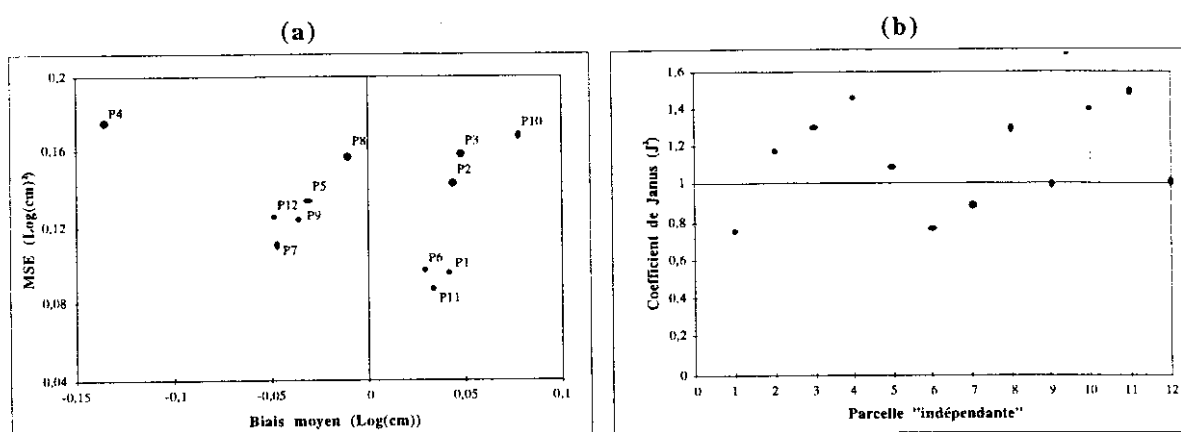


Fig4.24. Visualisation de quelques statistiques d'évaluation calculées pour les douze ajustements de onze parcelles. (a) Biais moyen et carré moyen des écarts (MSE) calculés sur la parcelle laissée de côté par chacun des douze ajustements ; (b) coefficient de Janus calculé pour chacune des douze opérations. (Données correspondantes : voir annexe 6, Tableau a20).

La Fig4.24 (a) présente des résultats à peu près conformes à ceux reportés dans le Tableau 4.12, § 4.6.2.2 : elle reproduit l'opposition des parcelles 4, 5, 7, 9 et 12 (accroissements sur-estimés) aux parcelles 1, 2, 3, 6, 10 et 11 (accroissements sous-estimés), l'opposition entre P4 et P10 étant renforcée par le fait que ces situations extrêmes ne sont pas prises en compte par les modèles correspondants (moins net en ce qui concerne P10, P3 présentant des caractéristiques et un comportement proches) ; elle isole les parcelles témoins qui présentent un biais faiblement positif et une variance résiduelle plus faible.

La Fig4.24 (b) illustre, à travers le coefficient de Janus, les problèmes de représentativité de chacune des parcelles par rapport à l'ensemble des autres : les parcelles 4, 10 et 11 présentent des coefficients supérieurs à 1,4, montrant que la paramétrisation du modèle, une fois adaptée aux autres parcelles, manque beaucoup de pertinence pour les décrire. Les parcelles 1 et 6 pour lesquelles J^2 est inférieur à 0,8 posent également un problème de représentativité par rapport aux autres, mais de nature différente ne remettant pas en cause la pertinence de la paramétrisation. Du strict point de vue théorique, nos quatre parcelles indépendantes (P2, P3, P8 et P11) pour lesquelles le coefficient de Janus est systématiquement supérieur à 1 pourraient être considérées comme particulièrement mal « choisies » : le Tableau 4.13 montre cependant que ce coefficient est ramené à une valeur proche de 1 lorsque l'estimation des paramètres est réalisée sur les huit autres parcelles.

Aucune des configurations étudiées ne permet d'obtenir des résultats d'évaluation satisfaisants sur la parcelle indépendante : lorsque le biais obtenu est nul (non significativement différent de 0), la précision du modèle est faible (cas de la parcelle 8 : $MSE = 0,157$ ($\text{Log}(\text{cm})^2$), $\text{pseudo-R}^2 = 0,058$, voir Tableau a20 en annexe 6). La seule conclusion à peu près claire qui nous paraît devoir être dégagée concerne l'importance de la parcelle 4, qui influence notablement le comportement du modèle en le rendant plus compatible avec ce que l'on peut observer sur le terrain, ainsi que d'une parcelle telle que la P10 (mais qui pourrait être remplacée par la P3) qui lui fait contrepoids et limite la sous-estimation des accroissements.

Modèle utilisant les estimateurs de Quenouille-Tukey

Les caractéristiques de ce modèle sont présentées dans le tableau qui suit (voir également la Fig4.23 ci-dessus). Nous avons fait le même travail pour le modèle [14], nous le présentons pour comparaison.

Tableau 4.16. Estimateurs de Quenouille-Tukey pour les paramètres des modèles [13] et [14], et statistiques d'évaluation pour le modèle [13]. Le modèle [14] est mal adapté à la description de nos données. 15820 individus sont pris en compte.

Paramètres	Modèle [13]		Modèle [14]	
	Estimateur de Q-T * (θ)	Ecart-type de Q-T * (S)	Estimateur de Q-T * (θ)	Ecart-type de Q-T * (S)
a' (Log(a)+e)	-5,212	0,316	-5,992	0,743
m	0,893	0,495	0,353	0,571
K	213	51	419	353
b (*10 ⁻³)	-102,43	38,15	-20,86	14,49
c (*10 ⁻³)	-18,54	1,34	-18,82	1,43
d (*10 ⁻³)	-0,128	0,026	-0,141	0,003
B (Log(cm))		-0,029		-1,029
SCT		2629,73		2629,73
SCR		2001,21		19536,36
MSE (Log(cm) ²)		0,126		-
(Pseudo-)R ²		0,239		-

En ce qui concerne le modèle [13], l'estimation du paramètre m par la technique du « *jackknife* » fournit une valeur non significativement différente de 0 (pour un risque d'erreur $\alpha=0,05$) : cela traduit un certain manque de robustesse du modèle, dû à l'utilisation du modèle de Korf à trois paramètres dans la composante « *comportement moyen* ». Son remplacement par le modèle de Gompertz atténuerait ce problème, sans grosse perte de précision.

Les résultats obtenus pour le modèle [14] montrent que plusieurs paramètres sont non significativement différents de 0 (m, K et b). L'inadéquation de forme du modèle se traduit dans la valeur très élevée du biais et de la SCR. Pour cette raison, nous conserverons dans les simulations les paramètres estimés sur notre jeu de calibration initial constitué de huit parcelles (voir Tableau 4.4).

Le modèle [13] utilisant les estimateurs de Quenouille-Tukey sur-estime légèrement les accroissements (B = -0,029). Nous avons classé ci-dessous les différentes parcelles en fonction du biais moyen observé sur leurs accroissements :

Tableau 4.17. Classement des parcelles par valeur décroissante des résidus du modèle [13], selon que les paramètres sont les estimateurs de Quenouille-Tuckey ou qu'ils ont été estimés sur nos huit parcelles de calibration initiales.

Paramètres estimés par la méthode du « jackknife »		Paramètres estimés sur nos huit parcelles de calibration (pour mémoire)	
N° de la parcelle (traitement)	Moyenne (variance) des résidus (Log(cm))	N° de la parcelle (traitement)	Moyenne (variance) des résidus (Log(cm))
10 (T ₂)	0,037 (0,167)	10 (T ₂)	0,082 (0,162)
2 (T ₁)	0,011 (0,148)	3 (T ₂)	0,057 (0,156)
3 (T ₂)	0,008 (0,160)	2 (T ₁)	0,053 (0,141)
1 (T ₀)	0,004 (0,095)	1 (T ₀)	0,046 (0,094)
6 (T ₀)	-0,004 (0,091)	11 (T ₀)	0,033 (0,084)
11 (T ₀)	-0,010 (0,082)	6 (T ₀)	0,032 (0,094)
8 (T ₃)	-0,030 (0,162)	8 (T ₃)	0,010 (0,157)
9 (T ₁)	-0,058 (0,129)	5 (T ₂)	-0,014 (0,134)
5 (T ₂)	-0,061 (0,136)	9 (T ₁)	-0,019 (0,122)
7 (T ₁)	-0,066 (0,117)	7 (T ₁)	-0,028 (0,109)
12 (T ₃)	-0,075 (0,132)	12 (T ₃)	-0,030 (0,123)
4 (T ₃)	-0,129 (0,177)	4 (T ₃)	-0,082 (0,152)

Lorsque l'on utilise les estimateurs de Q-T, cinq des douze parcelles sont affectées d'un biais moyen non significativement différent de 0 (pour un risque d'erreur $\alpha=0,05$) : parcelles 1, 2, 3, 6 et 11. Les sous-estimations sont moins fréquentes et moins prononcées qu'avec les paramètres estimés sur nos huit parcelles, mais les sur-estimations sont aggravées.

Le coefficient d'autocorrélation calculé pour les deux périodes 1988-1991 et 1991-1994 n'est pas modifié : il vaut 0,51 (voir conclusion du § 4.6.3).

4.7.3 - Conclusion

Nous avons, en conclusion du paragraphe 4.6.2, évoqué deux origines possibles aux mauvais résultats obtenus lors de l'évaluation spatiale de nos modèles de croissance. L'étude qui précède montre que le « choix » du jeu de données sur lequel ils sont ajustés, s'il n'est pas sans conséquence, joue peu sur leur qualité finale. Certaines parcelles possèdent des caractéristiques qui les distinguent de l'ensemble des autres mais leur inclusion dans le jeu de calibration en vue de couvrir « l'étendue des possibles » ne suffit pas à améliorer les résultats. Cela nous renvoie, une fois encore, au problème de la formulation des modèles : c'est en comprenant et en améliorant la prise en compte de l'hétérogénéité des parcelles que nous progresserons dans la description et la prédiction des accroissements individuels.

4.8 - Synthèse

Le modèle de croissance que nous avons construit en vue de réaliser des simulations, toutes espèces confondues (modèle [13]), présente des faiblesses certaines sur le plan quantitatif ; l'estimation des paramètres est assez fortement dépendante du jeu de données utilisé et les

performances prédictives sont limitées. Toutes espèces confondues, le modèle ajusté sur nos huit parcelles de calibration initiales ou utilisant les estimateurs de Quenouille-Tukey explique 23% de la variance observée sur le logarithme des accroissements. L'utilisation sur un jeu de données indépendant, dans l'espace ou dans le temps, fait apparaître un biais global.

Ce manque de robustesse a pour origine principale l'inadéquation de la forme du modèle :

- due à une mauvaise compréhension et/ou une mauvaise description des mécanismes qui régissent la croissance. Ainsi, les différences de comportement importantes qui apparaissent dans les parcelles 4 et 10 ne sont pas reproduites, parce qu'elles résultent de mécanisme(s) qui ne sont pas de compétition pure et que nous n'avons pas réussi à identifier. Par ailleurs, le modèle ne tient compte : (i) ni de l'influence du substrat, son impact sur la croissance n'ayant pu être identifié et/ou quantifié de façon claire avec les éléments disponibles dans la base de données ; (ii) ni de l'influence probable du climat ; (iii) ni de l'effet différé des traitements sylvicoles dans le temps ;
- due à une formulation non optimale ; il semblerait que l'introduction de termes d'interaction du type $D*\Delta NBD$, à condition de modifier la composante « *potentiel* » (ou « *comportement moyen* »), permettrait d'améliorer sensiblement les résultats obtenus. Quelques essais réalisés avec la forme [13] et un « *facteur modificateur* » fonction de $D*\Delta NBD$ associé à d'autres indices ont montré qu'il était possible d'expliquer plus de 30% de la variance observée sur le logarithme des accroissements, sans prise en compte de l'information espèce. Cette voie serait à explorer.

Deux avantages importants peuvent néanmoins être mis dans la balance :

- le modèle [13] possède un comportement qualitatif aisé à analyser et à comprendre, conforme à un certain nombre d'observations empiriques. Il se comporte de manière logique dans les cas extrêmes et prévoit notamment que des individus soumis à de trop fortes modifications de leur environnement local réagiront négativement du point de vue de leurs accroissements ;
- il est facile à implémenter dans un simulateur, car il fait appel à des indices de compétition dont le calcul n'est pas « gourmand » en temps machine si l'on optimise correctement la recherche des voisins.

Peut-être davantage que les défauts et qualités du modèle que nous avons construit, faut-il souligner les questions et problèmes qu'une telle démarche soulève. Ils ont trait, par exemple :

- à l'adéquation des méthodes statistiques utilisées et à l'analyse et la gestion de données particulières comme les accroissements négatifs ;
- à la pertinence de la valeur estimée de paramètres comme K : à quoi faut-il la comparer ? A la plus grande valeur observée sur le dispositif ou à la plus grande valeur observée dans la région ? Cette question est liée à un problème plus général touchant à la représentativité du site étudié et aux modèles ayant à la fois un caractère « général » et « validable » (Murdoch et al., 1992) ;
- à l'interprétation donnée à certains aspects du comportement du modèle ou de son dysfonctionnement. Par exemple : les arbres sont-ils oui ou non sensibles à une modification trop prononcée de leur micro-climat, existe-t-il un seuil critique et comment le déterminer ? Cette question est d'importance lorsque l'on veut prescrire une intervention en éclaircie dans un peuplement ;

- et, bien sûr, au manque de données qui permettraient : (i) de mieux décrire la croissance des arbres : prélèvement d'informations sur la hauteur, les dimensions des houppiers, les stades architecturaux, données particulièrement critiques dans les classes de diamètres intermédiaires (25/30 - 40 cm) dans lesquelles les arbres des espèces structurantes atteignent la canopée ; (ii) de mieux comprendre l'influence éventuelle de différents paramètres climatiques ou pédologiques sur cette croissance ; (iii) de quantifier la disponibilité en ressources, notamment en eau et en éléments minéraux ; les indices de compétition ne nous disent rien de ce dernier point, particulièrement sensible sur le dispositif où l'on rencontre des situations très contrastées à grande échelle spatiale (Barthès, 1988) : variations rapides (sur quelques mètres) de la profondeur utile des sols, bas-fonds hydromorphes, poches de sable, etc. Mieux approcher cette question, mais aussi celles posées par la nature et l'importance des extensions racinaires, le tempérament des espèces, une meilleure identification des relations sociales susceptibles de s'établir entre deux individus (faire en particulier la part entre relations de compétition et relations de commensalisme), paraissent être des conditions indispensables à une meilleure compréhension, donc une meilleure prévision, de la croissance d'un arbre dans ce type de forêt.

Cette énumération nous paraît bien illustrer l'un des intérêts de la modélisation, qui consiste à identifier les points faibles de notre connaissance et aider à la définition de programmes de recherche.

Nous terminerons cette étude de la croissance en rappelant que la mise au point de groupes d'espèces nous a permis d'améliorer notablement le comportement de notre modèle : 41,6% de la variance observée sur le logarithme des accroissements ont ainsi pu être pris en compte. Sur les 60% de variance « inexplicée » restants, environ 10% peuvent être imputés aux erreurs de mesure, ainsi qu'à une variabilité inter-annuelle intra-individuelle (il s'agit d'une approximation, l'étude ayant été réalisée sur ΔD et non $\text{Log}(\Delta D + 0,287)$).

CHAPITRE 5 - ÉTUDE ET MODÉLISATION DE LA MORTALITÉ

Nous avons rapidement abordé dans les chapitres 1 à 3 quelques aspects de ce phénomène, qu'il s'agisse de sa manifestation à Paracou (§ 1.2.4.1), de la manière qu'ont eue différents auteurs de le décrire (§ 2.3.2) et de celle qui est la nôtre dans ce travail (§ 3.4.2). Nous nous proposons, dans ce qui suit, de dégager les principales conclusions de l'étude réalisée par Durrieu de Madron (1993) sur ce thème puis de montrer comment nous en avons tenu compte pour introduire cette composante de la dynamique dans notre simulateur.

5.1 - Les principales caractéristiques de la mortalité à Paracou

5.1.1 - Mortalité en zone non perturbée

Rappelons que sur les parcelles témoins, la mortalité naturelle est essentiellement du type « régulier » (voir Tableau 2.1 au chapitre 2). Elle touche annuellement un peu plus de 1% de l'effectif vivant de plus de 10 cm de diamètre et se partage de manière équivalente entre morts sur pied d'une part (48% des morts) et tous chablis d'autre part, les effectifs absolus variant cependant considérablement d'une année sur l'autre. Les trouées créées par les chablis et les morts sur pied de gros diamètre font en moyenne 141 m² et affectent 1,33% de la superficie chaque année.

Durrieu de Madron (1993) a étudié les différents facteurs susceptibles de jouer un rôle dans l'occurrence de ces phénomènes :

- la mortalité sur pied est essentiellement due à des facteurs biotiques. La majorité des individus concernés présente une apparence « intacte » ce qui permet d'invoquer soit une pression trop importante de l'environnement (cas des individus en nette situation de dominés), soit un processus de sénescence. Les autres causes de mortalité sur pied proviennent de dégâts plus ou moins importants occasionnés aux houppiers lors de la chute d'arbres voisins ou de branches provenant des dominants ;
- l'occurrence des chablis primaires est liée à des facteurs biotiques tels que blessures au tronc et/ou déséquilibres créés par des trouées pré-existantes (25% des chablis primaires sont concernés par ces déséquilibres), que Durrieu de Madron qualifie de « prédisposants » et des facteurs abiotiques de nature climatologique : pluie et vent, qualifiés de « déclenchants ». C'est en effet lors du retour de la grande saison des pluies en mi-novembre que l'on observe un maximum de chutes d'individus : ce phénomène est attribué à l'alourdissement des houppiers qui suffit à faire tomber les arbres préalablement affaiblis. D'autres facteurs abiotiques ont été étudiés par Durrieu de Madron : longueur de

la saison sèche, précipitation annuelle totale, topographie et pédologie, mais sans que des conclusions nettes puissent être dégagées quant à leur influence sur les chablis ;

- l'apparition de chablis secondaires est liée, par définition, à celle des chablis primaires et leur nombre dépend de la taille de ces derniers : un chablis primaire de moins de 40 cm de diamètre détruit moins de 0,3 individus en moyenne, alors qu'un individu de plus de 40 cm en détruit 3,6.

Durrieu de Madron a par ailleurs montré qu'il existait un effet espèce sur la mortalité, tout en soulignant la difficulté d'une étude rigoureuse liée à la faiblesse des effectifs concernés : (i) les taux globaux sont très variables d'une espèce à l'autre ; (ii) certaines espèces paraissent plus sensibles que les autres à un type précis de mortalité ; (iii) il existe une certaine correspondance entre taux de mortalité et type de structure diamétrique spécifique (voir également Gazel, 1983 et Favrichon, 1995). Nous n'avons pas repris ces observations et en sommes restés à un travail « toutes espèces confondues », tout en gardant à l'esprit que la constitution de « groupes de mortalité » sur le même principe que celui des groupes de croissance, a un sens et devrait être réalisée.

Si l'on suppose que l'effectif N_0 du peuplement pris à t_0 évolue selon un modèle exponentiel décroissant (taux de mortalité λ constant et absence de recrutement, voir Durrieu de Madron, 1993, et Sheil et al., 1995), on dispose d'une méthode simple pour estimer le taux de demi-vie $t_{0,5}$ de ce peuplement c'est-à-dire le temps au bout duquel la moitié des individus vivants à un instant donné aura disparu :

$$\frac{N_0}{2} = N_0 e^{-\lambda t_{0,5}}$$

d'où : $t_{0,5} = \frac{\text{Log}(2)}{\lambda}$. Cette méthode a permis à Durrieu de Madron d'estimer que, sur les parcelles témoins, $t_{0,5} = 64$ ans (61 ans sur P1 et P6, 76 ans sur P11) et que la probabilité pour un individu donné d'atteindre l'âge de 300 ans est de 3,7%.

5.1.2 - Influence des perturbations sylvicoles

Rappelons qu'après traitement, le taux annuel de mortalité globale passe par un maximum où il dépasse 3% du peuplement vivant. En 1994, soit sept ans et demi après exploitation et six ans et demi après éclaircie, il est à peu près stabilisé autour de 1,5% à 2% soit le double des taux observés sur les parcelles avant traitement. Durrieu de Madron (1993) citant différents auteurs précise que l'on peut s'attendre à voir le taux de mortalité revenir à sa valeur initiale dans un délai d'environ dix ans.

L'exploitation forestière a trois types d'impacts négatifs sur le peuplement résiduel : (i) elle modifie brutalement le microclimat local, ce qui peut jouer sur l'augmentation du taux des MSP ; (ii) elle augmente considérablement les blessures occasionnées aux arbres le long des pistes de débardage (blessures du tronc) et au moment de l'abattage (blessures du tronc et du houppier) : dans ce dernier cas, les dégâts induits sont assimilables à ceux provoqués par les chablis de gros diamètre ; (iii) elle augmente le nombre de trouées et, de ce fait, le déséquilibre potentiel des individus restés sur pied. Ces deux derniers facteurs se traduisent par une augmentation de la proportion des chablis dans la mortalité totale.

En ce qui concerne la dévitalisation, les dégâts directs induits au peuplement sont minimes. Durrieu de Madron a montré qu'un individu empoisonné, faisant plus de 40 cm par définition des traitements, créait trois à quatre fois moins de dégâts qu'un individu vivant de même taille : en effet, dans la plupart des cas, le houppier des arbres traités se désagrège progressivement avant la chute d'une chandelle résiduelle dont la potentialité destructrice est limitée. Un effet indirect peut par ailleurs se manifester, par agrandissement d'ouvertures déjà créées par les opérations d'exploitation : cela peut expliquer que la proportion de chablis dans la mortalité totale soit plus importante en traitement 2 qu'en traitement 1, malgré une intensité d'exploitation comparable.

Notons que dans le traitement 3, la faiblesse des effectifs résiduels après intervention explique que les taux de chablis n'y soient pas supérieurs à ceux observés en traitement 2 (voir Fig1.11 du § 1.2.4.1 et Fig5.1 ci-dessous).

Au total, Durrieu de Madron conclut que les causes directes de mortalité en parcelles traitées ne diffèrent que très peu de celles observées en parcelles témoins si l'on excepte le traitement par empoisonnement : seules l'importance quantitative et la répartition spatiale des dégâts se trouvent modifiée. On observe cependant un renforcement du phénomène « d'auto-entretien des trouées » par chute d'arbres limitrophes, qui conduit à « l'effondrement de zones entières » dans les deux à trois ans suivant l'intervention et de ce fait une modification importante de la composition floristique suite à une explosion des héliophiles.

5.2 - Calibration des modèles de mortalité

5.2.1 - Caractéristiques du jeu de données étudié

Nous avons constitué, sur nos huit parcelles de calibration, un jeu de données comportant 11619 individus. Tous ces arbres, situés à 30 m des bords des parcelles, étaient vivants pendant la période 1985-1988 et ne présentaient pas d'anomalies sur leurs mesures de circonférence : cela nous a permis de calculer leur accroissement moyen annuel par lissage au cours de cette période. Nous avons ensuite classé tous ces arbres en fonction de leur statut à l'issue de la période 1988-1991 :

- 1) vivant ;
- 2) mort sur pied (MSP) ;
- 3) chablis primaire (CHA1) ;
- 4) chablis secondaire (CHA2).

Nous avons ensuite vérifié que dans ce jeu de données la répartition des effectifs dans les différentes catégories ne s'éloignait pas trop de la répartition observée sur l'ensemble du peuplement présent sur les parcelles et comparé les résultats aux principaux éléments dégagés de l'étude de Durrieu de Madron (1993).

L'importance respective des quatre catégories citées plus haut, dans chaque traitement, pour le jeu de données de calibration et le peuplement total dont ils sont extraits, figure en annexe 6, Tableau a21. Nous l'illustrons par la Fig5.1 ci-dessous.

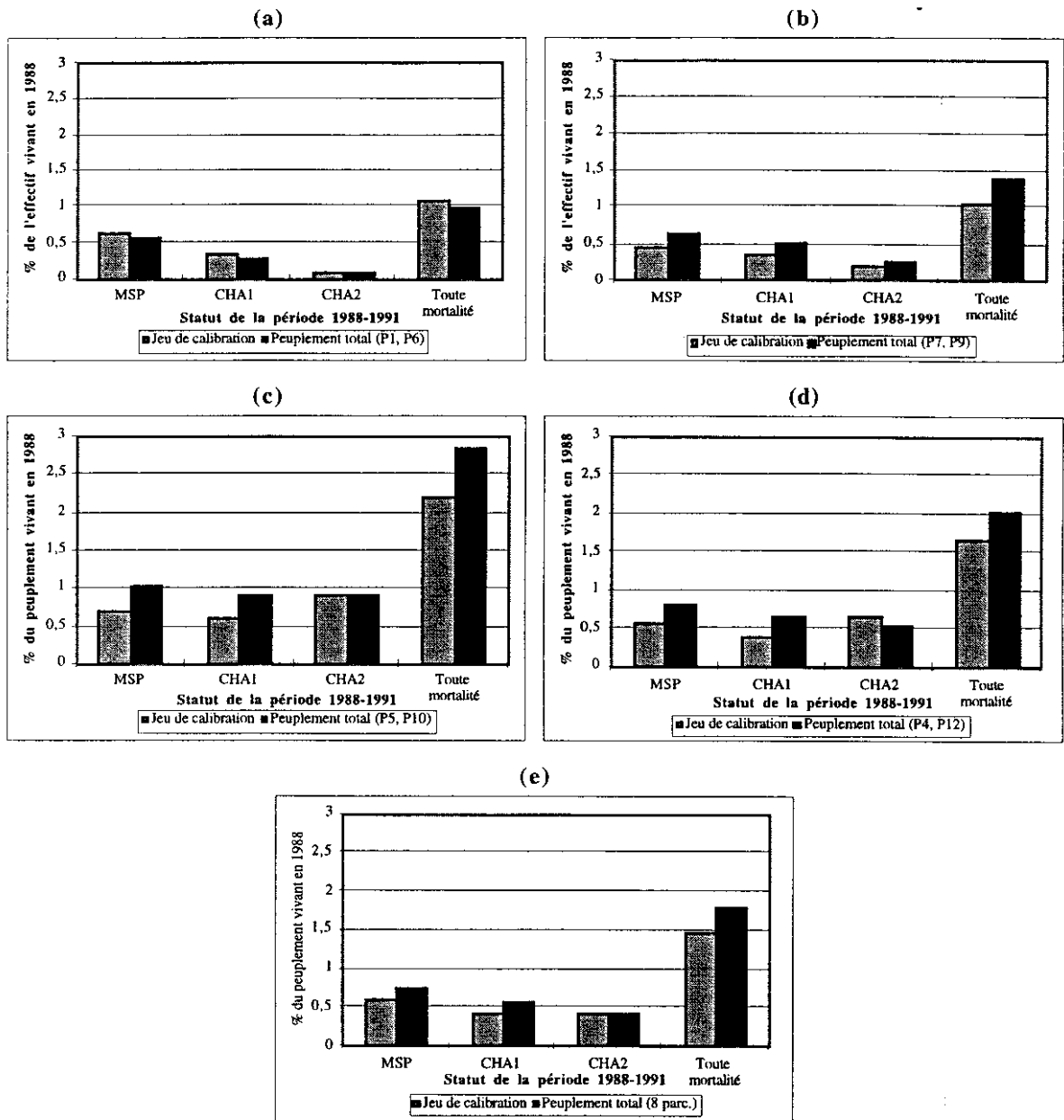


Fig5.1. Répartition des individus selon différents types de statut observés sur la période 1988-1991 : les arbres sont vivants, morts sur pied (MSP), morts par chablis primaire (CHA1) ou bien morts par chablis secondaire (CHA2) à l'issue de cette période. Les taux sont ramenés à l'année en utilisant un modèle linéaire. Les histogrammes (a) à (d) concernent les parcelles ayant subi respectivement les traitements T_0 à T_3 , l'histogramme (e) confond tous les types de traitement. Sur chaque histogramme et pour chaque statut, on a comparé la situation dans deux cas : 1) jeu de données de calibration sur lequel sont ajustés les modèles ; 2) peuplement total vivant en 1988 sur les huit parcelles de calibration.

On peut noter que :

- sur les parcelles témoins, la mortalité naturelle totale annuelle durant la période 1988-1991 varie, selon les données prises en compte, entre 0,97% et 1,07% de l'effectif vivant considéré en début de période, la mortalité sur pied constituant un peu plus de la moitié des effectifs disparus : ces observations sont cohérentes avec celles de Durrieu de Madron

- (1993). Elles le sont moins en ce qui concerne la part respective des chablis primaires et secondaires, ces derniers étant très peu représentés sur les parcelles de calibration ;
- la mortalité naturelle globale augmente avec l'intensité des traitements sylvicoles jusqu'au traitement 2, le traitement 3 étant moins affecté que le précédent comme signalé plus haut. La répartition entre types de mortalité reste à peu près identique entre T_0 et T_1 , mais on note une augmentation des taux de chablis primaire et secondaire en T_2 et à un degré un peu moindre en T_3 : dans ces deux derniers traitements, les taux de MSP et CHA1 sont pratiquement les mêmes, le taux de CHA2 étant, selon les données prises en compte, tantôt supérieur (jeu de données de calibration), tantôt inférieur (peuplement total) ;
 - la représentativité du jeu de données de calibration par rapport au peuplement total dont il est issu est plutôt bonne en T_0 : dans les autres traitements, on observe une sous-estimation des MSP et des CHA1, les CHA2 étant correctement représentés. Cette sous-estimation vient en partie du fait qu'en excluant du jeu de données les individus présentant des anomalies de mesure, on a éliminé un certain nombre de blessés qui sont morts par la suite. Cela se traduit par une répartition en proportion plus ou moins égale entre les trois types de mortalité après intervention, les tendances de réaction aux traitements telles que décrites au point précédent étant cependant respectées.

Le dernier point évoqué montre que l'hypothèse implicite selon laquelle les relations de cause à effet entre facteurs déclenchants et/ou facilitateurs et les différents types de mortalité sont bien représentées dans notre jeu de données n'est pas tout-à-fait vérifiée.

5.2.2 - Construction des différents modèles de mortalité

5.2.2.1 - Méthode

Mortalité sur pied, mortalité par chablis primaire et mortalité par chablis secondaire constituent trois phénomènes aux causes bien distinctes que nous avons décrits séparément. Nous y avons ajouté la description d'une mortalité par chablis complexe, destinée à prendre en compte l'évolution de certaines trouées créées par des chablis initiateurs de grande taille, et dont les bordures ont tendance à « s'effondrer » pendant les deux ans qui suivent (Durrieu de Madron, 1993). Mortalité par chablis secondaire et mortalité par chablis complexe sont décrits de manière arbitraire.

En ce qui concerne MSP et CHA1, nous avons cherché à relier chaque variable binaire (0 : arbre vivant, 1 : arbre mort) à une série de variables indépendantes potentiellement explicatives au vu des conclusions de Durrieu de Madron (1993). Les variables prises en compte ont été les suivantes :

- le diamètre en début de période d'observation (1988). Selon Durrieu de Madron, il n'existe pas d'effet diamètre sur le taux de MSP alors que le taux de CHA1 augmente légèrement avec la taille des individus. Favrichon (1995) ne note aucun effet de cette variable ni sur MSP ni sur CHA1. Nous avons représenté, ci-dessous (Fig5.2), l'évolution de ces taux en fonction des classes de diamètre pour l'ensemble du peuplement des trois parcelles témoins :

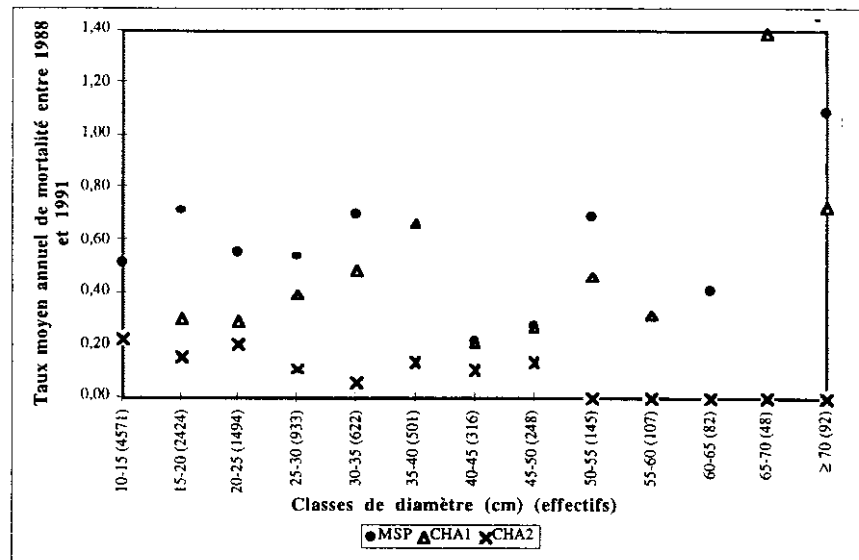


Fig 5.2. Evolution des taux de mortalité sur pied (MSP), de chablis primaire (CHA1) et de mortalité secondaire (CHA2) calculés pour la période 1988-1991, en fonction des classes de diamètre. On a fait figurer, entre parenthèses, les effectifs vivants en 1988 dans chaque classe.

L'effet diamètre est clair et compréhensible sur l'occurrence des chablis secondaires : plus les arbres sont gros, mieux ils résistent à la chute de leurs voisins qui glissent le long de leur tronc sans parvenir à les faire tomber. Il paraît en revanche avoir peu d'effet sur les MSP et les CHA1, la principale incertitude venant de la définition de la dernière classe (si on la regroupe avec les deux classe précédentes, l'effet apparent sur le graphique disparaît). Dans la catégorie des gros individus, peu nombreux, la disparition d'un arbre compte beaucoup mais cet évènement est à la fois peu fréquent et très variable d'une année sur l'autre : il est donc difficile à quantifier et les données présentées sont peu fiables. Dans le doute, nous avons conservé cette variable car elle est susceptible de traduire un effet de la sénescence ;

- l'accroissement moyen annuel ΔD sur la période 1985-1988. La littérature fournit de nombreux exemples de modèles de mortalité utilisant l'accroissement passé comme variable explicative (Monserud, 1975, Shugart et al., 1980, Belcher et al., 1982, Wan Razali, 1986) pour traduire de manière indirecte l'effet de la compétition subie par l'individu. Les observations de Durrieu de Madron (1993) confirment que cette variable est intéressante à prendre en compte pour décrire la mortalité sur pied. Notons toutefois que la période de calcul retenue n'est pas la plus propice à une description correcte des liens existant entre ΔD et MSP, puisqu'elle oblige à calculer l'accroissement en englobant les interventions sylvicoles (voir Tableau 3.1, chapitre 3) ;
- une série d'indices de compétition, déjà étudiés pour la croissance, prenant ou non en compte le statut social du sujet : NBT , ΔNBT , STT , ΔSTT , NBD , ΔNBD , STD , ΔSTD . Ces indices étaient susceptibles d'avoir une influence : (i) sur la mortalité sur pied, en mesurant l'intensité de la compétition subie par le sujet ; (ii) sur la mortalité par chablis primaire en indiquant, de manière indirecte, l'occurrence d'une trouée dans le voisinage. D'autres indices destinés à rendre spécifiquement compte de l'influence des plus gros arbres sur la mortalité (effectif et surface terrière, ainsi que leur variation respective entre

1985 et 1988, des individus de taille supérieure à D pour $D=40$ cm, 50 cm et 60 cm situés dans un rayon de 30 m autour du sujet) ont été testés mais leur intérêt s'est révélé limité.

Nous avons utilisé, pour ajuster nos deux modèles, la régression logistique avec procédure de sélection des variables pas à pas (Norusis, 1990) qui nous a aidé à repérer les variables « explicatives » les plus intéressantes. Rappelons que, si S désigne la variable binaire observée (0 = individu vivant / 1 = individu mort), on cherche à calibrer le modèle :

$$f(X, b) = \sum_i b_i X_i = \text{Log} \left[\frac{p(S=0)}{p(S=1)} \right], \text{ avec } X = \text{vecteur des variables explicatives et } b = \text{vecteur}$$

des paramètres, en estimant les b_i selon le critère du maximum de vraisemblance. La probabilité de survivre au cours de la période étudiée s'exprime alors de la manière suivante :

$$P(S=0) = \frac{e^{f(X,b)}}{1 + e^{f(X,b)}}.$$

Les ajustements ont été réalisés avec la PROC LOGISTIC de SAS (SAS Institute Inc., 1989). Cette procédure fournit, entre autres, une série de coefficients de corrélation de rang entre valeurs observées et prédites, qui permettent de se faire une idée de l'efficacité des modèles. Ils sont calculés de la manière suivante :

- soient N le nombre total d'observations, $\frac{N(N-1)}{2}$ le nombre total de paires qu'il est possible de former avec et t le nombre de paires dans lesquelles les valeurs observées sont différentes. Les paires sont dites concordantes lorsque valeurs prédites et observées sont cohérentes (l'arbre 1 survit, l'arbre 2 meurt, et la probabilité de mourir de l'arbre 1 est inférieure à celle de l'arbre 2) : soit nc leur nombre. Les paires sont dites discordantes dans le cas inverse : soit nd leur nombre. Elles sont liées s'il n'y a ni concordance ni discordance : leur nombre se monte à $t - nc - nd$;
- ces différentes valeurs permettent de calculer trois coefficients de corrélation variant de 0 (pas de paires concordantes) à 1 (toutes les paires sont concordantes) :
 - 1) le D de Somers = $\frac{nc - nd}{t}$;
 - 2) le Gamma de Goodman-Kruskal = $\frac{nc - nd}{nc + nd}$ qui néglige les paires liées et prend donc des valeurs plus fortes que le coefficient précédent ;
 - 3) le Tau-a de Kendall = $\frac{nc - nd}{0,5N(N-1)}$ qui prend en compte, au dénominateur, le nombre total de paires possibles : sa valeur est donc inférieure à celle du Gamma et reflète la dissymétrie entre les valeurs de la variable observée.

5.2.2.2 - Résultats

Nous avons représenté sur la Fig.a20, en annexe 6, valeur moyenne et intervalle de confiance à 95% de certaines des variables explicatives étudiées (ΔD , NBD , ΔNBD , STT , ΔSTT), dans chacune des quatre catégories d'individus : vivants, morts sur pied (MSP), chablis primaires (CHA1) et chablis secondaires (CHA2) à l'issue de la période 1988-1991. Aucun effet n'est très marqué : tout au plus peut-on constater que l'accroissement moyen annuel entre 1985-1988

des arbres morts sur pied est inférieur à celui observé dans les autres catégories, que les indices de compétition statiques (NBD , STT) sont légèrement inférieurs dans la catégorie CHA1 et que les indices dynamiques (ΔNBD , ΔSTT) sont légèrement à nettement inférieurs dans les catégories CHA1 et CHA2. Ces résultats sont logiques, au regard de ce que nous avons exposé plus haut, mais la faible influence apparente des différents facteurs laisse présager des modèles peu performants.

Mortalité sur pied

La seule variable retenue lors de la sélection pas à pas est ΔD : les autres variables n'ont pas d'effet significatif sur le modèle, même au seuil de 15%. Les résultats de l'ajustement figurent dans le tableau ci-dessous.

Tableau 5.1. Résultats de l'ajustement d'un modèle logistique aux données concernant la mortalité sur pied. L'analyse est réalisée avec la PROC LOGISTIC de SAS (SAS Institute Inc., 1989). Le jeu de calibration contient 11109 individus vivants et 209 individus morts sur pied à l'issue de la période 1988-1991.

	Modèle moyen	Modèle complet	χ_1^{2a}	P ($> \chi_1^2$)
-2 Log (vraisemblance)	2082,695	1986,273	96,423	0,0001
<u>Analyse des estimateurs du maximum de vraisemblance</u>				
Variable explicative	Estimation du paramètre	Ecart-type	Statistique de Wald ^b	P ($> \chi_1^2$)
Constante	3,420	0,082	1761,785	0,0001
ΔD	4,957	0,592	70,112	0,0001
<u>Efficacité du modèle</u>				
t ^c	2321781			
Nombre de paires concordantes	66,9%		D de Somers	0,397
Nombre de paires discordantes	27,2%		Gamma de Goodman-Kruskal	0,422
Nombre de paires liées	5,9%		Tau-a de Kendall	0,014

^a Test de l'hypothèse H_0 : les coefficients de l'ensemble des termes inclus dans le modèle complet sont nuls, exceptée la constante.

^b Carré du rapport entre le coefficient estimé et son écart-type : suit un χ^2 à 1 ddl. Test de l'hypothèse H_0 : le coefficient estimé est nul.

^c Nombre de paires présentant des valeurs différentes de la variable observée : (0,1) ou (1,0).

Les deux coefficients estimés sont significativement non nuls, mais les valeurs des coefficients D et Gamma sont peu élevées. La valeur très faible du Tau-a de Kendall s'explique par la disproportion entre vivants et morts dans le jeu de données (nombreuses paires (0,0)).

Les probabilités de survie ou de mort sur pied d'un individu au cours d'une période de trois ans peuvent donc s'exprimer de la manière suivante :

$$p(S=0) = [1 - p(S=1)] = \frac{e^{(4,957 \cdot \Delta D + 3,420)}}{1 + e^{(4,957 \cdot \Delta D + 3,420)}} \quad [19]$$

avec ΔD = accroissement moyen annuel en diamètre sur la période de trois ans précédente. La Fig5.3 illustre cette fonction.

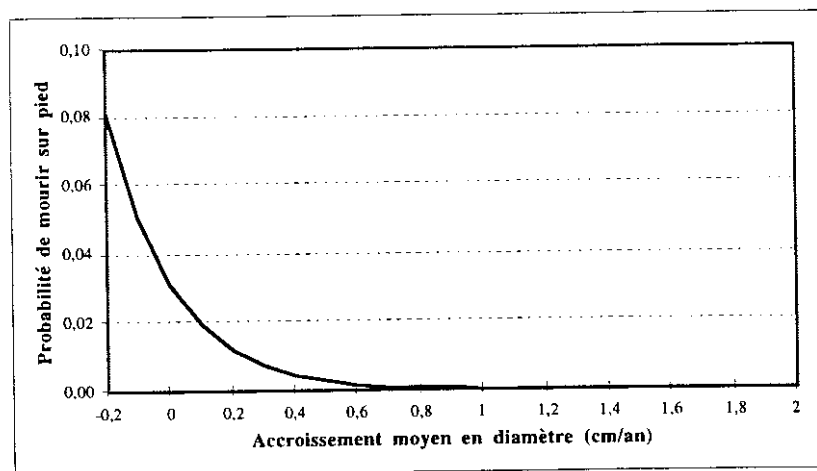


Fig5.3. Probabilité, pour chaque individu, de mourir sur pied au cours d'une période de trois ans, étant donné l'accroissement moyen annuel en diamètre qui a été le sien au cours des trois ans précédents.

Cette figure montre que pour un accroissement moyen observé de 0,1 cm/an, le taux moyen annuel de mortalité sur pied attendu est de 2% sur trois ans, soit 0,67% par an en utilisant une approximation linéaire : ces valeurs sont celles que l'on observe sur le jeu de données de calibration en parcelle témoin. Lorsque l'accroissement moyen augmente, la probabilité de mourir sur pied diminue ce qui est logique, mais insuffisant pour rendre compte des réactions observées en cas de traitement sylvicole. On a vu en effet (voir Fig5.1 ci-dessus) que pour T_1 , T_2 et T_3 , le taux de MSP soit restait stable, soit augmentait malgré une augmentation moyenne des accroissements individuels. Ceci est essentiellement dû aux blessures infligées aux troncs et/ou au stress lié à une modification trop importante du microclimat autour des individus restant sur la parcelle : ces éléments ne sont pas pris en compte dans le modèle.

Chaque valeur prédite par ce modèle, comparée à celle d'une variable aléatoire suivant une loi uniforme sur l'intervalle [0,1], permet de décider du statut de l'arbre. Appliqué aux données de calibration, ce système permet de réaliser le tableau de classification suivant :

Observation	Prédiction	
	Vivant (0)	Mort (1)
Vivant (0)	11107	2
Mort (1)	209	0

Tableau 5.2. Comparaison du statut des individus (vivant / mort sur pied) observé dans le jeu de données de calibration et prédit par le modèle [19], pour la période 1988-1991.

Tous les individus du jeu de données, qu'ils soient vivants ou morts, sont donc classés « vivants » par le modèle (la même classification est obtenue à partir du modèle complet). Nous avons représenté en annexe 6, Fig.a21, une superposition des valeurs prédites et observées qui illustre la difficulté de distinguer les morts sur pied des vivants sur le seul critère

de l'accroissement passé : le chevauchement entre les deux catégories d'individus, qui apparaît sur la Fig.a20 (a), est trop important pour que la discrimination soit efficace. Ce manque d'efficacité, que traduisent par ailleurs la valeur très élevée de $-2 \text{ Log}(\text{vraisemblance})$ et les valeurs faibles des coefficients de corrélation de rang dans le Tableau 5.1, signifie que l'on pourrait sans autre inconvénient qu'une perte de souplesse, remplacer le modèle [19] par un modèle du type $P(S=0)=\text{constante}$, éventuellement variable en fonction des traitements sylvicoles. Nous avons néanmoins gardé cette formulation dans notre modèle final.

Remarque. Nous avons restreint notre travail aux huit parcelles de calibration retenues initialement pour ajuster le modèle de croissance, dans le but de réaliser une évaluation sur un jeu indépendant qui s'est finalement révélée n'avoir guère de sens. Nous avons donc réajusté un modèle de mortalité sur pied sur les 12 parcelles du dispositif dans le but d'exploiter au maximum l'information disponible mais le résultat, en terme d'efficacité de la classification, ne s'est pas révélé meilleur. Les valeurs des paramètres estimés dans ce cas sont très proches de ceux qui sont présentés au Tableau 5.1.

Mortalité par chablis primaire

La remarque que nous venons de faire à propos de la MSP reste valable pour la mortalité par CHA1. Deux variables ont cette fois été retenues par la procédure de régression pas à pas : l'accroissement moyen annuel passé ΔD et l'indice de compétition STT . Les résultats de l'ajustement figurent dans le Tableau 5.3 (voir page suivante).

Les trois coefficients estimés sont significativement non nuls. Les probabilités de survie ou de mort par chablis primaire d'un individu au cours d'une période de trois ans peuvent donc s'exprimer de la manière suivante :

$$P(S = 0) = 1 - P(S = 1) = \frac{e^{(1,303 \cdot \Delta D + 0,182 \cdot STT + 2,884)}}{1 + e^{(1,303 \cdot \Delta D + 0,182 \cdot STT + 2,884)}} \quad [20]$$

Cette fonction est illustrée par la Fig5.4 page suivante.

La probabilité de constituer un chablis primaire augmente donc lorsque la surface terrière environnante diminue, ce qui est logique compte-tenu de ce que nous avons vu. La dépendance à l'accroissement passé signifie qu'un individu peu « vigoureux » court davantage de risques qu'un individu en pleine croissance : cela peut se concevoir, mais rien dans les observations qu'a réalisées Durrieu de Madron (1993) n'accrédite réellement cette hypothèse.

Tableau 5.3. Résultats de l'ajustement d'un modèle logistique aux données concernant la mortalité par chablis primaire. L'analyse est réalisée avec la PROC LOGISTIC de SAS (SAS Institute Inc., 1989). Le jeu de calibration contient 11109 individus vivants et 148 chablis primaires à l'issue de la période 1988-1991.

	Modèle moyen	Modèle complet	χ_1^{2a}	$P(> \chi_1^2)$
-2 Log (vraisemblance)	1576,179	1567,749	8,430	0,0037
Analyse des estimateurs du maximum de vraisemblance				
Variable explicative	Estimation du paramètre	Ecart-type	Statistique de Wald ^b	$P(> \chi_1^2)$
Constante	2,884	0,385	56,218	0,0001
ΔD	1,303	0,501	6,764	0,0093
STT	0,182	0,054	11,366	0,0007
Efficacité du modèle				
t^c	1644132			
Nombre de paires concordantes	53,8%		D de Somers	0,197
Nombre de paires discordantes	34,1%		Gamma de Goodman-Kruskal	0,224
Nombre de paires liées	12,1%		Tau-a de Kendall	0,005

^a Test de l'hypothèse H_0 : les coefficients de l'ensemble des termes inclus dans le modèle complet sont nuls, exceptée la constante.

^b Carré du rapport entre le coefficient estimé et son écart-type : suit un χ^2 à 1 ddl. Test de l'hypothèse H_0 : le coefficient estimé est nul.

^c Nombre de paires présentant des valeurs différentes de la variable observée : (0,1) ou (1,0).

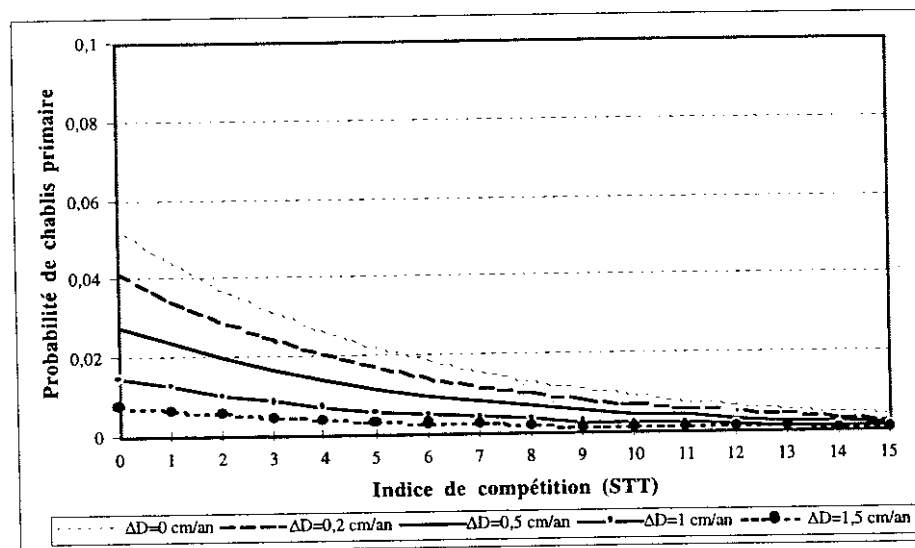


Fig5.4. Probabilité, pour chaque individu, de mourir par chablis primaire au cours d'une période de trois ans, étant donné l'accroissement moyen annuel en diamètre qui a été le sien au cours des trois ans précédents et la valeur, en début de période, de l'indice STT.

Le modèle [20], comme le modèle [19], classe dans la catégorie « vivants » tous les individus morts par chablis primaire dans le jeu de données de calibration, résultat attendu au vu des

statistiques de corrélation présentées dans le Tableau 5.3. Nous avons cependant décidé de le conserver, moyennant un aménagement « suggéré » par les premiers tests réalisés avec le simulateur et consistant à remplacer la variable ΔD par la variable D . La formulation finalement retenue est la suivante :

$$P(S = 0) = 1 - P(S = 1) = \frac{e^{(-0,01 \cdot D + 0,182 \cdot STT + 2,884)}}{1 + e^{(-0,01 \cdot D + 0,182 \cdot STT + 2,884)}} \quad [21]$$

illustrée par la Fig5.5 ci-dessous.

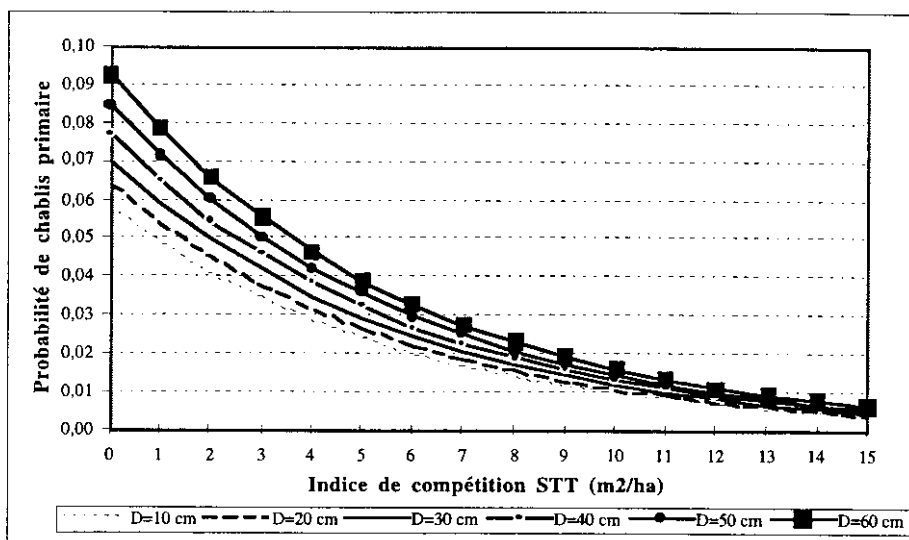


Fig5.5. Probabilité, pour chaque individu, de mourir par chablis primaire au cours d'une période de trois ans, étant donné son diamètre et la valeur de l'indice STT en début de période.

Dans ce cas, pour une valeur donnée de l'indice de compétition, la probabilité d'occurrence d'un chablis primaire augmente avec la taille de l'individu : c'est la nécessité de limiter l'accumulation des individus dans les grandes classes de diamètre qui nous a conduit à retenir ce système. La valeur du coefficient de D dans l'équation [21] a été obtenue arbitrairement par « succès / échec » au cours des simulations.

Mortalité par chablis secondaire

Durrieu de Madron (1993) a quantifié les dégâts occasionnés par les chablis primaires à leur entourage dans les parcelles témoins. Le Tableau 5.4 ci-après résume ses observations et présente les règles que nous avons retenues.

Tableau 5.4. Destruction occasionnée par un chablis primaire, en fonction de sa taille. Données observées à Paracou et règles retenues dans notre modèle final.

Classe de diamètre du CHA1	Nombre moyen de CHA2 créé par un CHA1	
	Observations Durrieu de Madron, 1993	Règle retenue dans notre modèle
10-20 cm	0,08	0
20-30 cm	0,12	0
30-40 cm	0,29	0
40-50 cm	2,78	3
50-60 cm	3,67	4
60-70 cm	3,33	4
≥ 70 cm	4,86	4

Nous avons ajusté les taux de dégâts occasionnés par chaque chablis primaire en fonction des résultats observés au cours de nos premiers tests de simulation. Le Tableau 5.4 montre qu'ils restent finalement très proches de ceux qu'a observés Durrieu de Madron.

Par ailleurs et comme le montre la Fig5.2, les chablis secondaires sont généralement de petite taille : leur taux décroît assez régulièrement avec le diamètre. Nous avons tenu compte de cette observation en admettant qu'un chablis primaire ne pouvait détruire que des individus de taille inférieure ou égale à la sienne.

Signalons enfin que Durrieu de Madron (1993) a noté qu'il existait à Paracou une direction de chute NO-SE des CHA1 légèrement prépondérante, sans qu'il puisse relier ce phénomène à une direction des vents dominants faute de données sur le dispositif. Nous n'avons pas tenu compte de cette observation et considéré que les directions de chute étaient aléatoires.

Mortalité par chablis complexe

Ce modèle a été introduit de manière totalement arbitraire. Il s'agissait d'accroître, au cours d'un cycle de trois ans, le risque pour un individu de tomber lorsqu'un de ses voisins, mort par chablis primaire, avait créé une trouée importante. Nous avons pour cela adopté les règles suivantes :

- le risque est calculé pour chaque voisin d'un arbre de grande taille (≥ 40 cm de diamètre) lorsque celui-ci tombe et crée une trouée ;
- ce risque est évalué par le modèle suivant :

$$P(S = 0) = 1 - P(S = 1) = \frac{e^{(0,182 \cdot STT + 2,884)}}{1 + e^{(0,182 \cdot STT + 2,884)}} \quad [22]$$

c'est-à-dire la composante du modèle [21] faisant intervenir la densité locale ;

- le sens de la chute est soit celui du chablis primaire initiateur pour les voisins proches, soit déterminé par la position de ce chablis pour les voisins plus éloignés de manière à tenir compte des observations de Durrieu de Madron (40% des chablis générés par déséquilibre tombent dans la trouée pré-existante).

Nous revenons au chapitre 7 sur l'implémentation pratique de ces différentes règles. Précisons que nous n'avons pas encore réalisé d'évaluation de leur efficacité.

5.2.3 - Discussion : problèmes à prévoir et améliorations possibles

La mortalité, dont l'occurrence est peu fréquente et très variable dans l'espace et dans le temps, est un phénomène assez difficile à « saisir ». La difficulté est d'autant plus grande que l'on restreint d'une manière quelconque le jeu de données, par exemple en n'étudiant qu'une période bien particulière et un sous-ensemble de parcelles comme nous l'avons fait ici : le risque d'obtenir une image biaisée de la réalité est réel (Sheil, 1996, Sheil et May, 1996).

C'est dans les grandes classes de diamètre que le problème se pose de la manière la plus critique : en effet, le maintien ou la disparition des gros individus ont des répercussions tout-à-fait importantes sur la dynamique du peuplement. Favrichon (1995) rappelle que différents auteurs de modèles de dynamique forestière se sont trouvés confrontés au problème de l'accumulation des gros arbres dans le peuplement simulé, phénomène souvent attribué à une mauvaise quantification dans des fenêtres spatio-temporelles d'observation trop étroite. Lui-même a décidé de travailler à taux de mortalité constant de 1% par an dans chaque classe de diamètre excepté la dernière (≥ 60 cm) pour laquelle il a retenu un taux arbitraire de 2,5% de manière à y maintenir des effectifs vivants réalistes. Moravie (1995) a été confrontée au même type de problème : elle l'a temporairement résolu en imposant à deux des trois espèces qu'elle étudie des taux de mortalité croissants avec le diamètre, en les calant elle aussi de manière à maintenir des distributions diamétriques réalistes. Nous n'avons pas échappé à la règle et notre incapacité à reproduire des effectifs raisonnables de gros individus nous a conduit à introduire dans le modèle [21] une dépendance au diamètre, même si cette solution n'est pas la plus satisfaisante.

Par ailleurs, nous avons choisi de travailler de manière indépendante sur les deux principaux types de mortalité que sont la mortalité sur pied et la mortalité par chablis primaire. Cela nous a conduit à deux formulations différentes d'un taux de survie qui, dans chaque cas, concerne les mêmes individus et à une formulation d'une probabilité de mortalité de chaque type ne tenant aucun compte de l'autre type. Une manière plus correcte de procéder serait certainement d'étudier un modèle dans lequel la variable dépendante prendrait trois valeurs : 0 = vivant, 1 = MSP, 2 = CHA1 ; de même, pourrait-on remplacer la régression logistique par une analyse discriminante qui permettrait de sélectionner les variables les plus pertinentes pour la description du statut de chaque arbre. Ces analyses restent à faire de même que la prise en compte de l'effet espèce par la constitution de groupes de mortalité.

Au total, les modèles [19] et [21] sous-estiment la mortalité réellement observée dans notre jeu de données, qui présente lui-même des taux de MSP et de CHA1 inférieurs à ceux du peuplement complet dont il est issu (voir Fig5.1). A l'inverse, la modélisation séparée des probabilités d'occurrence des MSP et des CHA1, de même que l'introduction supplémentaire d'un risque de chablis complexe par l'intermédiaire du modèle [22], doivent en théorie se traduire par une sur-estimation de la mortalité observée dans le jeu de données.

CHAPITRE 6 - ÉTUDE ET MODÉLISATION DU RECRUTEMENT

L'évolution du recrutement en fonction des traitements sur le dispositif de Paracou a été présentée rapidement au § 1.2.4.1 et nous avons vu au § 2.3.3.1 quelques méthodes utilisées pour modéliser ce phénomène. Nous exposons brièvement, dans les paragraphes qui suivent, la méthode que nous avons retenue pour construire notre modèle « toutes espèces confondues » et les résultats obtenus.

6.1 - Constitution du jeu de données de calibration

Notre objectif consiste, à terme, à distinguer dans le simulateur des groupes d'espèces ou bien des espèces particulières et à travailler avec de véritables modèles de régénération. Comme il nous semblait difficilement envisageable de suivre individuellement chaque plantule nouvellement installée (bien que ce soit possible, comme le montrent les travaux de Ribbens et al., 1994, et Pacala et al., 1996), nous avons prévu de répartir l'ensemble des individus allant de la graine au « jeune » recruté de 10 cm de diamètre dans un nombre limité de strates, dont la dynamique serait gérée par des mailles élémentaires : les détails du projet sont fournis dans Gourlet-Fleury et Montpied (1995) et sont largement inspirés du modèle FOREST (Ek et Monserud, 1974a et b).

Ces mailles élémentaires devaient être de superficie réduite, de manière à préserver les caractéristiques spatiales du modèle : nous les avons fixées à 10mx10m ce qui correspond grossièrement à la superficie couverte par la projection du houppier d'un arbre dominant. Bâtir un modèle de régénération « toutes espèces confondues » n'ayant pas beaucoup d'intérêt, nous nous sommes directement occupés de l'apparition de nouveaux individus de 10 cm de diamètre au sein de ces mailles et avons constitué un jeu de données sur nos huit parcelles de calibration de la manière suivante :

- une grille de maille 10mx10m a été superposée à chaque parcelle qui se trouve ainsi subdivisée en 625 placeaux carrés de 100 m² ;
- au sein de chaque placeau, situé à 10 m et plus des bords de la parcelle, nous avons calculé le nombre d'individus nouvellement apparus entre 1988 et 1991 et une série d'indices de densité locale IC_d , calculés pour l'année 1988 de différentes manières :
 - 1) soit en valeur absolue sur le placeau « sujet » de 10mx10m : $IC_{d_{tot}} = IC_{d0}$;
 - 2) soit en additionnant valeur absolue sur le placeau sujet et valeurs pondérées par 1/8 calculées sur chacun des huit placeaux les plus proches (voir schéma de la Fig6.1) :

$$IC_{d_{pond}} = \frac{1}{2}(IC_{d0} + \frac{1}{8} \sum_{i=1}^8 IC_{di}) ;$$

3) soit en valeur absolue sur un plateau élargi de 30mx30m, comprenant le plateau sujet et ses huit voisins les plus proches : $IC_{d_{tot}} = IC_{d_0} + \sum_{i=1}^8 IC_{d_i}$.

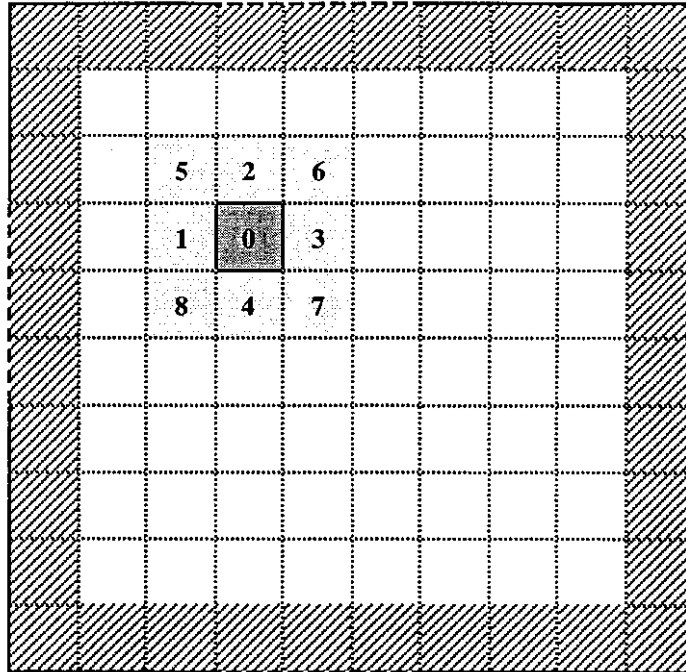


Fig 6.1. Parcelle de 6,25 ha (seul un hectare été représenté) sur laquelle on a superposé une grille de 10mx10m. La bordure supportant une trame rayée correspond à la bande de 10 m de large inutilisable du fait de la méthode retenue pour le calcul des indices de densité locale. On a représenté un plateau sujet (0) entourés de ses huit voisins les plus proches, numérotés selon la technique retenue dans le simulateur (voir annexe 7).

Les types d'indices a priori les plus susceptibles d'influer sur la dynamique de la régénération dans les jeunes stades étaient les deux premiers, le dernier type paraissant plus approprié pour traiter des individus de 10 cm de diamètre (cf. rayon des indices de compétition utilisés pour décrire la croissance). Nous avons exprimé la densité locale sous différentes formes : effectifs totaux, effectifs des individus de moins de 20 cm, de moins de 30 cm, de plus de 40 cm, de plus de 50 cm, effectifs de Palmiers (*Jessenia bataua* et *Oenocarpus bacaba*), et surfaces terrières correspondantes. Ces indices constituaient une manière d'évaluer la place potentiellement disponible pour de nouveaux individus dans le peuplement.

529 placeaux (une fois éliminés les placeaux de bordure) ont ainsi été traités sur chaque parcelle et ce travail a fait apparaître, en ce qui concerne les effectifs recrutés, les résultats suivants en fonction des traitements (voir également Tableau a22 chiffré en annexe 6) :

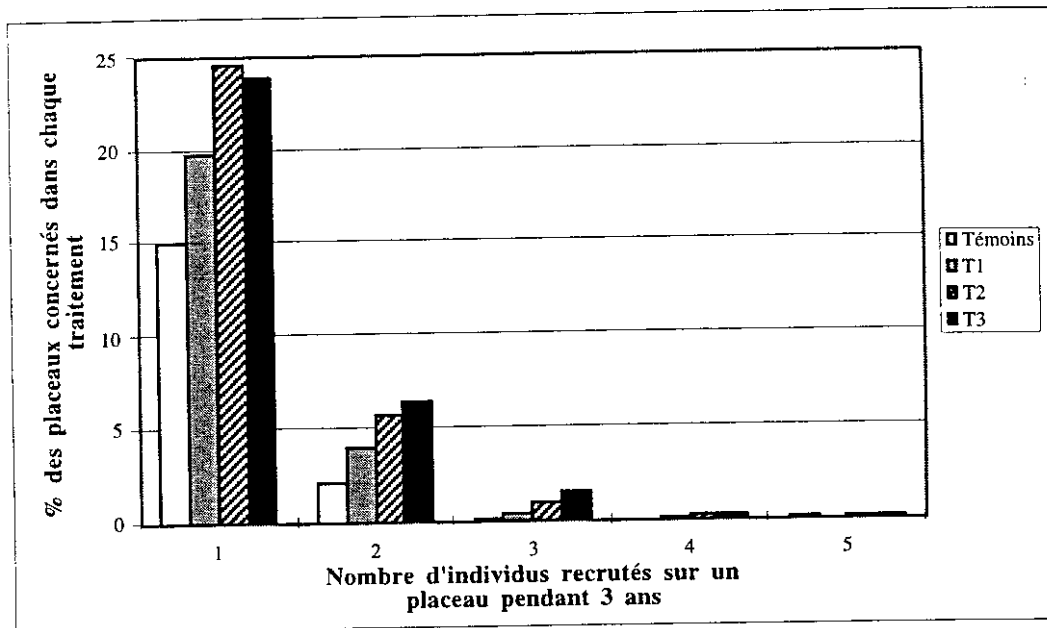


Fig6.2. Evolution, en fonction du traitement, du nombre de placeaux élémentaires de 10mx10m ayant vu apparaître 1, 2, 3, 4 ou 5 nouveaux individus de plus de 10 cm de diamètre au cours de la période 1988-1991. Seuls 529 placeaux parmi les 625 constituant chacune des huit parcelles de calibration sont pris en compte.

L'effet traitement se manifeste très nettement sur le recrutement, avec une augmentation quasi-linéaire du nombre de placeaux sur lesquels apparaissent 1 à 3 nouveaux individus. Le nombre de placeaux sans recrutement observé entre 1988 et 1991 passe de 82,5% en T₀ à 75,5%, 68,2% et 67,5% respectivement en T₁, T₂ et T₃. Le tableau ci-dessous compare les données du jeu de calibration à celles obtenues sur les parcelles entières pendant la même période, en terme d'effectifs recrutés/ha/an en fonction des traitements :

Effectif /ha/an	Traitement			
	Témoin	T1	T2	T3
Jeu de données	6,81	10,02	13,61	14,62
Parcelles entières	6,51	9,84	13,20	14,80

Tableau 6.1. Représentativité du jeu de données de calibration par rapport au peuplement dont il est issu, en terme d'effectifs moyens recrutés par hectare et par an entre 1988 et 1991, en fonction des traitements.

Le recrutement est très légèrement sur-estimé dans notre jeu de données, excepté en ce qui concerne le traitement 3. Une comparaison avec les données fournies au Tableau 1.7, § 1.2.4.1, montre cependant que dans les traitements 2 et 3, ces valeurs sont inférieures de 50 à 100% à celles que l'on observe au cours de la période suivante (1991-1994). Les effectifs recensés ici concernent en effet majoritairement le potentiel végétatif (Lescure et *al.*, 1990), c'est-à-dire des individus déjà présents au moment des interventions et dont la croissance a été stimulée par l'augmentation des ressources disponibles. La manifestation des potentiels séminal et advectif

ne peut réellement se faire dans un temps aussi court, sauf pour quelques espèces comme *Cecropia obtusa*, tout à fait capables de parcourir le trajet graine -> individu de 10 cm de diamètre en moins de trois ans.

Il est évident de ce fait que notre modèle ne pourra pas prétendre rendre correctement compte de l'évolution du peuplement à court terme en cas d'intervention autre que modérée.

6.2 - Construction du modèle de recrutement

6.2.1 - Méthode et résultats

Nous avons procédé de la même manière que pour la construction des modèles de mortalité sur pied et de mortalité par chablis primaire, c'est-à-dire en faisant appel à la régression logistique avec sélection de variables pas à pas (voir chapitre précédent, § 5.2.2.1). La variable expliquée est cette fois une variable à six niveaux de réponse (0, 1, 2, 3, 4 ou 5 individus recrutés sur un plateau) et les variables explicatives potentielles sont celles que nous avons énumérées au paragraphe précédent.

La variable explicative qui s'est révélée être la plus intéressante est la variable ST_{tot} , surface terrière totale cumulée sur un plateau élargi de 30mx30m centré sur le plateau sujet de 10mx10m. Son influence sur le recrutement est illustrée par le graphique de la Fig6.3 ci-dessous :

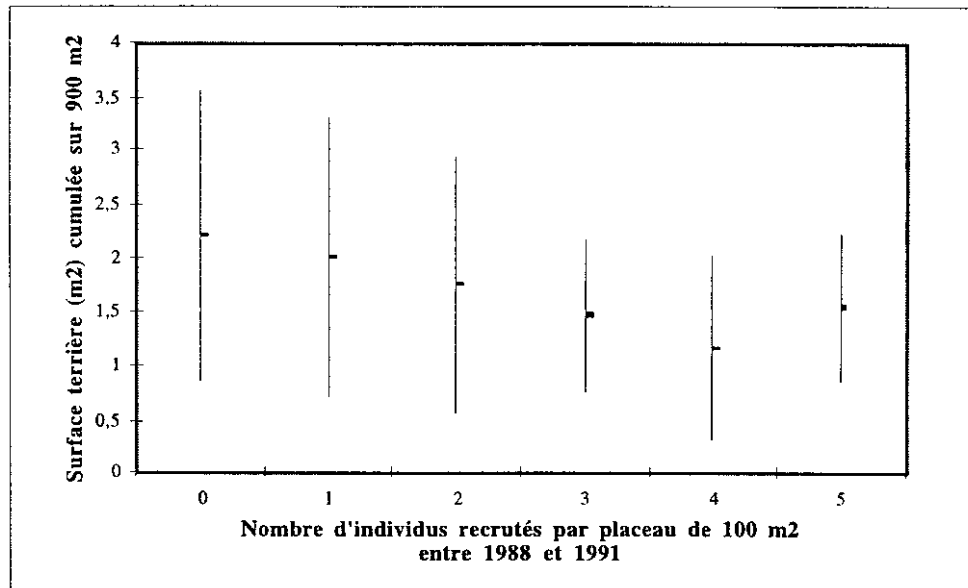


Fig6.3. Influence de ST_{tot} sur le recrutement dans des plateaux de 10mx10m. On a représenté, pour chaque niveau de recrutement, la valeur moyenne et l'intervalle de confiance à 95% de l'indice de compétition. 8*529 plateaux sont pris en compte.

Les plateaux ayant enregistré 4 ou 5 recrutements pendant la période 1988-1991 sont très peu nombreux : 8 et 4 respectivement. Les données les concernant sont de ce fait peu fiables. Un test de Kruskal-Wallis permet de confirmer l'existence d'une liaison entre valeurs de l'indice de compétition et niveau du recrutement ($\chi^2 = 186,34$, ddl=5 et $p > \chi^2 = 0,0001$).

D'autres indices tels que le nombre total d'individus présents ou le nombre total d'individus de diamètre inférieur à 20 cm ont également été retenus par la procédure mais nous ne les avons pas conservés, soit qu'ils n'amélioreraient que très faiblement l'efficacité du modèle, soit que les coefficients estimés posaient des problèmes de logique de signe. Le résultat final est résumé dans le tableau qui suit :

Tableau 6.2. Résultats de l'ajustement d'un modèle logistique aux données concernant le recrutement sur des placeaux élémentaires de 10mx10m. L'analyse est réalisée avec la PROC LOGISTIC de SAS (SAS Institute Inc., 1989). Le jeu de calibration contient 8*529 placeaux sur lesquels sont apparus 0, 1, 2, 3, 4 ou 5 individus de plus de 10 cm pendant la période 1988-1991.

	Modèle moyen	Modèle complet	χ_3^2 ^a	P (> χ_3^2)
-2 Log (vraisemblance)	6379,176	6225,439	153,737	0,0001
<i>Analyse des estimateurs du maximum de vraisemblance</i>				
Variable explicative	Estimation du paramètre	Ecart-type	Statistique de Wald ^b	P (> χ_1^2)
Constante 1	-0,364	0,117	9,768	0,0018
Constante 2	1,456	0,126	133,458	0,0001
Constante 3	3,184	0,183	304,146	0,0001
Constante 4	4,540	0,308	216,800	0,0001
Constante 5	5,642	0,512	121,356	0,0001
ST _{dot}	0,665	0,056	142,150	0,0001
<i>Efficacité du modèle</i>				
t ^c	3719203			
Nombre de paires concordantes	61,4%		D de Somers	0,235
Nombre de paires discordantes	37,9%		Gamma de Goodman-Kruskal	0,237
Nombre de paires liées	0,7%		Tau-a de Kendall	0,098

^a Test de l'hypothèse H_0 : les coefficients de l'ensemble des termes inclus dans le modèle complet sont nuls, exceptée la constante.

^b Carré du rapport entre le coefficient estimé et son écart-type : suit un χ^2 à 1 ddl. Test de l'hypothèse H_0 : le coefficient estimé est nul.

^c Nombre de paires présentant des valeurs différentes de la variable observée.

Les six coefficients estimés sont significativement non nuls, mais les valeurs des coefficients D et Gamma sont faibles. La faible valeur du Tau-a de Kendall s'explique par l'importante proportion de placeaux n'ayant pas vu apparaître de nouvel individu entre 1988 et 1991.

La probabilité d'apparition de nouveaux individus sur un placeau de 100 m² au cours d'une période de trois ans peut donc être décrite de la manière suivante :

$$P(R = 0) = \frac{e^{(-0,364+0,665*ST_{dot})}}{1 + e^{(-0,364+0,665*ST_{dot})}} ;$$

$$P(R \leq 1) = \frac{e^{(1,456+0,665*ST_{dot})}}{1 + e^{(1,456+0,665*ST_{dot})}} ;$$

$$P(R \leq 2) = \frac{e^{(3,184+0,665*ST_{dot})}}{1 + e^{(3,184+0,665*ST_{dot})}} ;$$

$$\begin{aligned}
 P(R \leq 3) &= \frac{e^{(4,540+0,665*ST_{dtoi})}}{1 + e^{(4,540+0,665*ST_{dtoi})}} ; \\
 P(R \leq 4) &= \frac{e^{(5,642+0,665*ST_{dtoi})}}{1 + e^{(5,642+0,665*ST_{dtoi})}} ; \\
 P(R \leq 5) &= 1
 \end{aligned}
 \tag{23}$$

modèle illustré par la Fig6.4 ci-dessous.

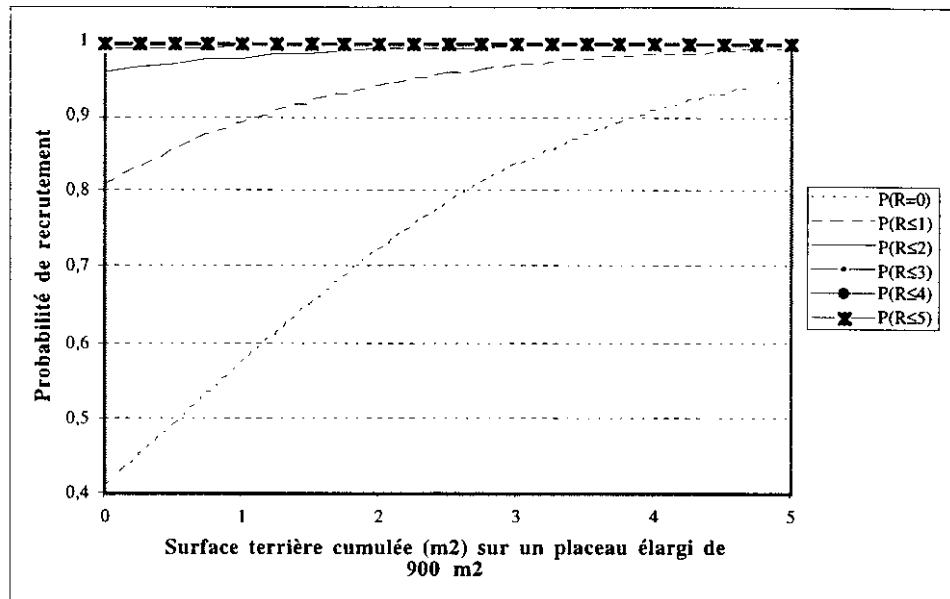


Fig6.4. Evolution de la probabilité de recruter 0 à 5 individus sur un plateau de 100 m², en fonction de la surface terrière cumulée sur le plateau élargi à 900 m² centré sur le sujet (voir Fig6.1.).

La Fig6.4 montre que plus la surface terrière locale augmente, moins la probabilité de recruter au moins un individu est importante ce qui, au moins qualitativement, est satisfaisant.

6.2.2 - Discussion : problèmes et améliorations possibles

Le recrutement en forêt naturelle constitue, comme la mortalité, un événement rare et très variable dans le temps, sauf en cas de traitements sylvicoles suffisamment intenses. L'étude de son déterminisme présente, de ce fait, le même type de difficultés aggravée par la nécessité d'attribuer une identité à un nouvel individu dans un contexte d'extrême diversité spécifique.

En l'état actuel, et sans revenir sur ce problème d'identité des nouveaux individus, notre modèle de recrutement reste très insatisfaisant. Le fait qu'il ne puisse pas rendre correctement compte d'une diminution importante de la surface terrière, consécutivement à l'apparition de chablis multiples ou complexes (liés ou non à une intervention sylvicole) s'est traduit dans nos premières simulations par l'apparition, au bout d'un certain temps, de plateaux vides de tous arbres sur les parcelles. Ce phénomène nous a conduit à imposer, lorsque le cas se produisait, l'apparition de cinq nouveaux individus au cours du cycle suivant. Notons que, pour arbitraire qu'elle soit, cette règle n'est pas totalement illogique : comme signalé plus haut, certaines espèces héliophiles telles *Cecropia obtusa*, *Cecropia sciadophylla* ou *Pourouma guianensis*

peuvent sans problème, dans une grande trouée, atteindre le stade des 10 cm de diamètre en moins de trois ans.

Sans parler de modèles spécifiques de régénération dont l'élaboration nous paraît constituer un axe prioritaire de travail à réaliser à la fois sous forme de synthèse des connaissances, de collectes de données supplémentaires voire d'expérimentations complémentaires selon des protocoles bien adaptés, deux voies d'amélioration du modèle de recrutement nous paraissent possibles. Il s'agit de : (i) réaliser une analyse discriminante pour sélectionner les variables explicatives les plus pertinentes (cf. remarque similaire faite à propos des modèles de mortalité au chapitre précédent) ; (ii) introduire un effet retard des traitements sylvicoles sous forme d'une variable du type « temps écoulé depuis l'intervention » comme l'a fait Vanclay (1992, voir Tableau a5 en annexe 6) dans son propre modèle. Ce travail reste à faire.

TROISIÈME PARTIE - SIMULATION DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE À PARACOU

Chapitre 7 - Caractéristiques du simulateur

Chapitre 8 - Analyse de quelques résultats de simulation

Nous consacrons cette dernière partie : (i) à une présentation du simulateur construit pour mettre en oeuvre les modèles statistiques présentés au cours des chapitres 4 à 6 ; (ii) à une série de résultats de simulation qui nous permettront d'illustrer les principales propriétés comportementales de notre forêt « grise » et de mettre en évidence différents problèmes liés à l'application d'une approche individuelle spatialement explicite à des peuplements comme ceux que l'on rencontre en Guyane française.

CHAPITRE 7 - CARACTÉRISTIQUES DU SIMULATEUR

La traduction informatique de notre modèle d'arbre a fait l'objet d'un travail de DEA, accompli par Caruso (1994) durant l'année 1993-1994 au sein du LAFORIA, Laboratoire des Formes et d'Intelligence Artificielle de l'Université Paris VI. Cette traduction a été réalisée en langage orienté objet SmallTalk-80, à partir d'une plate-forme « multi-agents » préalablement développée au Laboratoire (MALEVA, Lhuillier, 1997). Après avoir brièvement présenté les raisons de ce choix, nous décrivons la structure et le fonctionnement interne du simulateur puis nous donnons un aperçu des possibilités de l'interface programmée par Caruso. Nous revenons, en conclusion, sur quelques avantages et inconvénients liés au type de programmation retenu.

7.1 - Programmation orientée objet et systèmes multi-agents : principales caractéristiques et définitions

Nous ne donnons ici qu'un très bref aperçu de ces notions. Elles sont développées en détail dans Ferber (1991, 1995) et différents exemples d'application figurent chez Drogoul (1993) et Bousquet (1994).

La programmation classique consiste à écrire de manière séquentielle un certain nombre d'instructions, enchaînant définition de variables et de fonctions destinées à les manipuler sans qu'une association explicite soit faite entre les unes et les autres. La programmation orientée objet (POO), quant à elle, repose sur la mise en oeuvre d'entités informatiques, les objets, dotés d'une partie statique (données) et d'une partie dynamique (procédures de traitement de ces données) leur permettant d'évoluer de manière autonome et d'interagir par le biais d'envois de messages.

La POO repose sur trois concepts fondamentaux (Ferber, 1991) :

1) modélisation par le biais des classes et des instances. « Plusieurs objets peuvent posséder une structure et des comportements en commun et il devient utile de pouvoir les regrouper à l'aide d'un modèle général : une *classe*. Une classe est donc une sorte de moule à partir duquel sont générés les objets, que l'on appelle les *instances* de la classe. Programmer revient alors à décrire des classes d'objets, à caractériser leur structure et leur comportement, puis à « instancier » ces classes pour créer des objets. (...) La définition d'une classe est constituée par un ensemble de *champs* (appelés aussi *variables d'instances* ou *attributs*) qui décrivent la structure de ses instances, et d'opérations, appelées *méthodes*, qui leur sont applicables. » ;

2) activation à l'aide des méthodes et par envois de messages. On donne des instructions à un objet en lui envoyant des messages. Lorsqu'un objet reçoit un message, il active la méthode du même nom décrite au niveau de sa classe ;

3) héritage des propriétés. « Toute classe peut engendrer d'autres classes, appelées sous-classes de la première. Les sous-classes possèdent par défaut l'ensemble des caractéristiques (champs et méthodes) de leurs sur-classes, qui peuvent être modifiées au niveau de la sous-classe. ».

Les langages orientés objet sont les langages de programmation naturelle des systèmes multi-agents (SMA), systèmes informatiques composés des éléments suivants (Ferber, 1995) :

1. Un environnement E, c'est-à-dire un espace disposant généralement d'une métrique.
2. Un ensemble d'objets O^7 . Ces objets sont situés, c'est-à-dire que, pour tout objet, il est possible, à un moment donné, d'associer une position dans E. Ces objets sont passifs c'est-à-dire qu'ils peuvent être perçus, créés, détruits et modifiés par les agents.
3. Un ensemble A d'agents, qui sont des objets particuliers ($A \subseteq O$), lesquels représentent les entités actives du système.
4. Un ensemble de relations R qui unissent des objets (et donc des agents) entre eux.
5. Un ensemble d'opérations Op permettant aux agents de A de percevoir, produire, consommer, transformer et manipuler des objets de O.
6. Des opérateurs chargés de représenter l'application de ces opérations et la réaction du monde à cette tentative de modification, que l'on appellera les lois de l'univers.

L'analogie existant entre SMA et modèles de type « i-state configuration models » (Kawata et Toquenaga, 1994) en écologie est évidente. En particulier, si l'on remplace les termes « objet » et/ou « agent » par le terme « arbre » (l'arbre peut, dans certaines conditions, être considéré comme un agent), on obtient la description informatique d'un modèle individuel dépendant des distances tel que celui que nous avons élaboré dans les paragraphes précédents. On peut trouver ici l'origine de notre collaboration avec le LAFORIA qui, ayant investi depuis quelques années dans ce domaine, disposait en 1994 d'outils susceptibles de permettre le développement rapide d'un simulateur adapté à nos objectifs. Le produit né de cette collaboration a été baptisé SELVA.

7.2 - Fonctionnement du simulateur SELVA

Nous ne ferons ici qu'une description très simplifiée du simulateur, en suivant l'enchaînement des opérations lors de la mise en place de l'environnement de simulation puis du déroulement d'un cycle de calcul. Cela nous permettra de présenter les caractéristiques et principes de fonctionnement les plus importants, avant de revenir plus en détail sur la manière dont ont été pratiquement implementés les différents sous-modèles de dynamique construits dans les chapitres précédents.

Le lecteur intéressé pourra se reporter à l'annexe 7 qui présente : (i) le détail du paramétrage et du lancement des simulations à partir de l'interface de SELVA ; (ii) deux organigrammes figurant les classes du simulateur et une partie des liaisons entretenues entre elles et (iii) un descriptif détaillé de ces classes et du rôle qu'elles jouent dans l'environnement de simulation. Nous conserverons, dans le texte qui suit, les dénominations des Classes, des **méthodes** et des *attributs* utilisées dans cette annexe.

• _____

⁷ Il s'agit cette fois d'« objets » au sens usuel du terme.

7.2.1 - Mise en place des éléments d'une simulation

Les principales étapes de cette mise en place et les différentes classes plus particulièrement impliquées sont représentées sur le schéma de la Fig7.1. On pourra également se reporter utilement à l'organigramme n°2 de l'annexe 7.

7.2.1.1 - Grandes lignes

Le paramétrage des simulations est réalisé dans un premier temps grâce à une série de fenêtres accessibles, pour la plupart, depuis la fenêtre « Lancement » représentée en haut à gauche de la Fig7.1 (instance de la classe FenetreMain). Il consiste à décider notamment du nombre de cycles de trois ans à effectuer, du nombre de répétitions de la simulation, de la constitution ou non de groupes d'espèces et de leur définition, du type de fichiers de sortie à récupérer en fin de simulation, de l'affectation de couleurs de visualisation, etc. (voir annexe 7 pour plus de détails).

Le support de chaque simulation est constitué par une parcelle carrée de superficie variable, subdivisée en placeaux carrés de 10 m de côté (voir § 6.1). Deux options sont possibles : soit on travaille à partir d'une parcelle « vide » à t_0 et dans ce cas, à t_1 , cinq nouveaux individus de 10 cm de diamètre sont générés à l'intérieur de chaque placeau conformément à la règle évoquée au § 6.2.2, soit on travaille à partir d'une des 12 parcelles de Paracou que l'on sélectionne dans la fenêtre « Lancement » : ce dernier choix commande la lecture de différents fichiers d'information préalablement constitués.

L'activation du bouton <Lancement> provoque l'instanciation de la classe EnvironmentForest, qui gère la mise en place du monde virtuel et de toutes les activités qui vont s'y dérouler. Par commodité, nous appellerons cette instance « LaForêt ». Elle va successivement :

- créer autant de placeaux de 10m*10m qu'il en faut pour reconstituer une parcelle de dimension voulue (6,25 ha ou moins), par instanciation de la classe Placeau (une instance créée par placeau). Les placeaux jouent un rôle important dans SELVA : ce sont eux qui gèrent le recrutement dans la forêt grise et tous les stades de la régénération, en cas d'étude plus particulière d'une espèce ou d'un groupe d'espèces. Ils sont utilisés, par ailleurs, pour optimiser la recherche des voisins d'un arbre dans un rayon de 30 m lors du calcul des indices de compétition ;
- créer autant d'arbres qu'il existe d'individus vivants dans les fichiers d'entrée, par instanciation de la classe EspecesGrise (une instance créée par arbre). Chaque instance est rattachée à un placeau en fonction des coordonnées de l'arbre qu'elle représente, ainsi qu'à trois classes que nous appelons ses « modules de vie » (sous-classes de la classe ModuleInstanceUnique : voir organigramme n°2 en annexe 7). Ces derniers sont plus spécifiquement chargés d'analyser son environnement (classe DetectionGrise), de prendre des décisions sur son avenir (classe DeliberationGrise ou Deliberation(Especes), fonction de l'espèce concernée) et d'agir (classe EffectionGrise ou Effection(Especes), également fonction de l'espèce concernée). Nous revenons plus loin sur leur fonctionnement ;
- créer un dictionnaire destiné à stocker toutes les informations concernant l'évolution du monde virtuel, par instanciation de la classe Evolution. C'est ce dictionnaire qui renseigne toutes les fenêtres de visualisation en cours de simulation et qui alimente les fichiers de sortie. Il est initialisé à partir des informations contenues dans les fichiers d'entrée (initialisé à 0 lorsque l'on part d'une parcelle « vide »).

Une fois l'environnement de simulation mis en place et les liens créés entre tous les objets, une fenêtre ouverte sur la parcelle (instance de la classe `FenetreForet`) apparaît : voir Fig7.1, fenêtre « Parcelle » en haut à droite. Les fonctionnalités de cette fenêtre sont détaillées plus loin au § 7.3.

7.2.1.2 - Établissement des relations de voisinage, ou comment un arbre connaît-il ses voisins ?

LaForêt établit une liste ordonnée des placeaux qu'elle crée et leur attribue des coordonnées. Chaque placeau identifie alors ses voisins et constitue deux listes, fonction de leur position relative comme indiqué sur le schéma de la Fig7.2.

		17	18	19		
	<i>1</i>	2	3	4	5	
28	<i>16</i>	5	2	6	6	<i>20</i>
27	<i>15</i>	1	0	3	7	<i>21</i>
26	<i>14</i>	8	4	7	8	<i>22</i>
	<i>13</i>	<i>12</i>	<i>11</i>	<i>10</i>	<i>9</i>	
		25	24	23		

Fig7.2. Numérotation des placeaux voisins d'un placeau sujet (0) en fonction de leur position relative. **1 à 8** : placeaux proches. *1 à 28* : placeaux lointains.

Chaque placeau sujet « 0 » constitue : (i) une liste de ses voisins proches, en stockant leur identité dans l'ordre indiqué par les chiffres en gras ; (ii) une liste de ses voisins « lointains », dans l'ordre indiqué par les chiffres en italique. Les 12 placeaux des coins (voir pointillés sur la Fig7.2) sont stockés en fin de cette dernière liste. L'ordre de stockage est très important : il correspond en effet aux différents points cardinaux et permet de gérer des informations comme le sens de chute des chablis primaires.

LaForêt établit ensuite une liste des arbres vivants qu'elle crée, au fur et à mesure de la lecture des fichiers d'entrée. Le rattachement aux placeaux se fait par alimentation d'une liste *arbres* détenue par le placeau. Lorsqu'un arbre souhaite identifier les voisins qu'il possède dans un rayon de 30 m, il interroge son placeau propriétaire : celui-ci lui fournit alors la liste de tous les arbres qu'il « détient » et récupère la liste de tous les arbres détenus par les placeaux proches. Seuls les arbres détenus par les placeaux lointains font l'objet d'un test de distance à l'arbre sujet : une fois identifiés comme appartenant à son voisinage ils sont stockés dans une liste *listeVoisins*, tenue à jour en cours de simulation. Les arbres ne connaissent donc directement que leurs voisins lointains et ce système permet de limiter le temps consacré à leur recherche, tout en évitant les redondances d'information.

Remarque, Le monde virtuel créé lors des simulations est un monde toroïdal, ce dont tiennent compte tous les calculs de distance. Les placeaux identifient leurs voisins en fonction de cette caractéristique, c'est-à-dire que le voisin sud (n°4 sur le schéma ci-dessus) d'un placeau situé sur la bordure sud de la parcelle est son vis-à-vis du nord. On se reportera à l'annexe 7, § 3.1, pour davantage de détails.

7.2.2 - Description d'un cycle de simulation et retour sur l'implémentation des sous-modèles de dynamique forestière

7.2.2.1 - Grandes lignes

Les actions qui s'enchaînent au cours de chaque cycle sont schématisées sur la Fig7.3 et les numéros mentionnés dans le texte ci-dessous font référence aux numéros du schéma représenté. On se reportera également à l'organigramme n°2 de l'annexe 7.

Le démarrage de la simulation est soit automatique, dès la fin de la mise en place de l'environnement, soit commandée par l'utilisateur à partir de la fenêtre « Parcelle » (voir Fig7.1). La gestion des cycles revient à LaForêt et se déroule de la manière suivante :

- après avoir vérifié que le nombre de cycles requis par l'utilisateur n'est pas atteint, LaForêt demande à chaque arbre détenu dans sa liste *arbresVivants* d'analyser son voisinage, ce qu'il fait par l'intermédiaire de son module DetectionGrise en dialoguant avec le placeau propriétaire (1) ;
- compte-tenu de cette analyse, l'arbre décide de son avenir par l'intermédiaire de son module de Deliberation (DeliberationGrise ou Deliberation(Espece) selon que l'espèce est ou non prise en compte) : il peut mourir de différentes manières, accroître son diamètre et se reproduire si l'on a choisi de travailler avec un modèle de régénération complet (ce n'est actuellement possible que pour *Dicorynia guianensis*) (1) ;
- les arbres qui ont choisi de se reproduire disséminent leurs graines et en avertissent les placeaux récepteurs qui mettent à jour leur stock de graines et activent un module de gestion de la régénération spécifique de l'espèce concernée (instance de la classe StadeJuvenile(Espece)) (2) ;
- LaForêt donne ensuite « la main » à chacun des placeaux de sa liste *cells* de manière à ce qu'il décide, après dialogue avec les placeaux voisins, du nombre de nouveaux individus de plus de 10 cm de diamètre qu'il va faire apparaître en cours de cycle. Si l'on a décidé de travailler avec un modèle de régénération complet, cette information est fournie par le module de gestion de la régénération (3) ;
- LaForêt demande aux arbres de mettre en oeuvre leur décision, ce qu'ils font par l'intermédiaire de leur module EffectationGrise et d'en informer leur placeau propriétaire : en fonction des décisions prises, ceux-ci mettent à jour leurs listes d'arbres vivants et morts, ce que fait également LaForêt. Tout arbre mort est éliminé de la liste *listeVoisins* de ses voisins lointains (4) ;
- LaForêt demande aux placeaux de procéder au recrutement effectif des nouveaux individus de plus de 10 cm de diamètre, ce qu'ils font en leur attribuant des coordonnées et en les connectant à leurs modules de vie (instanciation de la classe EspeceGrise) ; ils renseignent en retour LaForêt pour qu'elle ajoute ces individus à sa liste d'arbres vivants (5) ;

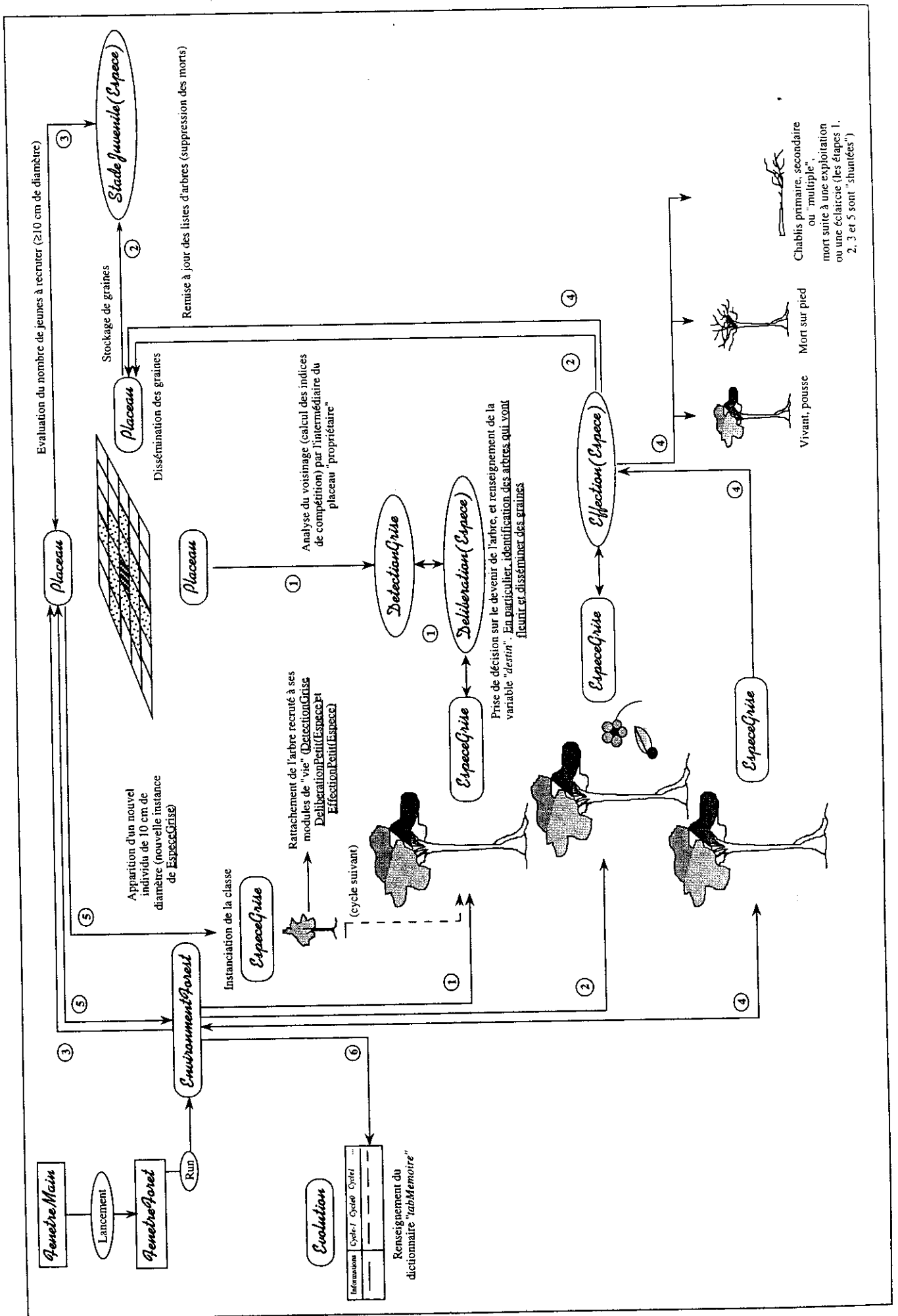


Fig7.3 - Enchaînement des actions principales au cours d'un cycle de simulation.

- LaForêt demande la mise à jour du dictionnaire mémoire de l'évolution, géré par l'instance d'Evolution. Les informations stockées sont les effectifs totaux des arbres vivants et leur surface terrière cumulée, les effectifs des MSP, CHA1, CHA2 et recrutés en cours de cycle, ainsi que la distribution par classes de diamètre de 5 cm des vivants et des différents types de morts (6).

Remarque. Le découplage des opérations d'analyse/choix et de mise en oeuvre du destin de chaque arbre sont indispensables pour que l'ordre de passage en revue de ces arbres n'aie pas d'importance : la configuration de l'environnement reste figée jusqu'à ce que l'ensemble des analyses réalisées par les arbres et les placeaux soit terminé.

7.2.2.2 - L'arbre et ses modules de vie

A t_0 , LaForêt crée des objets « arbre » en instanciant la classe EspeceGrise (la même opération est réalisée par les instances de Placeau au moment de la mise en oeuvre du recrutement). Cette classe possède de nombreux attributs (voir annexe 7 pour une description exhaustive) permettant :

- de caractériser chaque arbre : âge, diamètre en début de cycle, diamètre au cycle précédent, code espèce (lu dans le fichier initial, ou bien mis à « gris » si le recrutement a eu lieu en cours de simulation), état de l'arbre (vivant, MSP, CHA1, CHA2, exploité ou empoisonné, etc.), date de la mort s'il y a lieu, liste des voisins lointains, etc. ;
- de stocker les informations intermédiaires liées au découplage entre analyse de l'environnement / prise de décision pour l'avenir et mise en oeuvre de cet avenir ;
- de stocker les instances des modules de vie.

Il existe trois types de modules de vie (voir organigramme n°2 en annexe 7) : (i) le module d'analyse de l'environnement, chargé notamment du calcul des indices de compétition *NBD* et *STT* : il s'agit d'une instance de la classe DetectionGrise ; (ii) le module de prise de décision à l'intérieur duquel sont implémentés les modèles de croissance et de mortalité : instance de la classe DeliberationGrise ou Deliberation(Espece) ; (iii) le module d'action qui rend la décision effective en mettant à jour les variables de l'arbre : instance de EffectationGrise ou de Effectation(Espece).

Lorsque l'on travaille toutes espèces confondues, les instances de EspeceGrise sont connectées respectivement aux instances de DetectionGrise, DeliberationGrise et EffectationGrise. Lorsque l'on décide de distinguer certaines espèces ou groupes d'espèces, on rattache les instances de EspeceGrise concernées à des modules spécifiques, sous-classes des classes précédentes (sauf en ce qui concerne DetectionGrise, l'analyse de l'environnement se faisant toujours de la même manière quelle que soit l'espèce).

7.2.2:3 - Implémentation des modèles de croissance

Modèle de croissance moyen

Ce modèle de croissance est géré par l'instance de DeliberationGrise. Rappelons qu'il est de la forme :

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = a + \left[\text{Log}(m) + \text{Log}(D_i) + \left(1 + \frac{1}{m}\right) \text{Log}[\text{Log}(K) - \text{Log}(D_i)] \right] \\ + [b \text{Log}(NBD_i + 1) + c \Delta NBD_i + d \Delta NBD_i^2] + \varepsilon_i \end{aligned} \quad [13]$$

avec une variante consistant à remplacer le terme $\text{Log}(NBD_i + 1)$ par un terme $NBD_i^{1/2}$ (modèle [14], voir chapitre 4).

Les différents paramètres a , m , K , b , c , d sont des attributs de la classe DeliberationGrise et sont initialisés en début de simulation. Le module évalue l'expression [13] (resp. [14]) sous la forme exponentielle :

$\text{diametre}(\text{cycle}+1) = 3 * [\text{comportement moyen} * \text{facteur modificateur} * \text{alea}]$, avec :

- $\text{comportement moyen} = \exp(a) * m * \text{diametre}(\text{cycle}) * [\text{Log}(K) - \text{Log}(\text{diametre}(\text{cycle}))]^{(1+1/m)}$,
- $\text{facteur modificateur} = \exp[b * \text{Log}(\text{nbVoisins}(\text{cycle}) + 1) + c * (\text{nbVoisins}(\text{cycle}) - \text{nbVoisins}(\text{cycle}-1)) + d * ((\text{nbVoisins}(\text{cycle}) - \text{nbVoisins}(\text{cycle}-1))^2)]$ et
- $\text{alea} = \exp(\text{ranNew})$. L'évaluation de cette composante aléatoire se fait en deux temps : 1) l'instance de DeliberationGrise fait appel à l'instance de la classe Gauss1 qui lui renvoie la valeur *ran* d'une variable aléatoire normalement distribuée, de moyenne 0 et de variance égale à la variance résiduelle du modèle de croissance implémenté ; 2) le module récupère alors auprès de l'arbre appelant la valeur *ranOld* utilisée au cycle précédent et génère *ranNew* de la manière suivante :

$$\text{ranNew} = \cos(\theta) * \text{ranOld} + \sin(\theta) * \text{ran}.$$

Cette opération fait apparaître une autocorrélation $\rho = \cos(\theta)$ entre les valeurs successives de $\text{Log}(\text{diametre})$: a priori, $\rho = 0,51$ conformément aux résultats exposés au § 4.6.3.

Toutes les informations $\text{diametre}(\text{cycle})$, $\text{nbVoisins}(\text{cycle})$, $\text{nbVoisins}(\text{cycle}-1)$, *ranOld* sont fournies par l'instance appelante de EspecGrise, elle-même renseignée par son module DetectionGrise. Elle se trouve mise à jour en retour avant appel au module d'action EffectionGrise (voir analyse détaillée en annexe 7).

La nécessité de disposer de l'information $\text{nbVoisins}(\text{cycle}-1)$ pose problème dans deux cas : en début de simulation et lors de l'apparition de nouveaux individus dans l'environnement.

- Lorsque l'on travaille à partir d'un peuplement existant sur l'une des 12 parcelles, le problème est réglé par le renseignement du dictionnaire-mémoire (attribut de la classe Evolution, voir Fig7.1) au registre « Cycle-1 », à partir des informations contenues dans les fichiers d'entrée. Chaque cycle couvrant trois ans, cela impose de partir de l'état du peuplement en 1987 (campagne 4) au minimum.
- Lorsqu'un nouvel individu est recruté, il est temporairement connecté, le temps d'un cycle, à une sous-classe de DeliberationGrise, DeliberationPetitGrise qui impose au nouvel

individu un accroissement de 0,3 cm/an. Cette valeur correspond à l'accroissement moyen annuel observé entre 1989 et 1992 sur les individus recrutés entre 1988 et 1989 dans les parcelles témoins (trois fois supérieure à la valeur observée dans la classe 10-15 cm constituée d'individus recensés depuis 1984). A partir du deuxième cycle, l'arbre recruté s'adresse à l'instance de DeliberationGrise.

Modèle de croissance spécifique

L'implémentation d'un modèle de croissance spécifique se fait de la même manière que précédemment, dans une sous-classe de DeliberationGrise, Deliberation(Espece) dans laquelle il suffit de ré-écrire la formule du modèle. C'est également cette classe qui évalue la possibilité, pour l'arbre, de devenir un disséminateur de graines. La connection est demandée par l'utilisateur, lors du paramétrage de la fenêtre « Regroupement d'espèces » (voir annexe 7, Fig.1).

7.2.2.4 -Implémentation des modèles de mortalité

En l'état actuel du simulateur, ces modèles communs à toutes les espèces sont gérés : (i) par la classe Deliberation, superclasse des classes DeliberationGrise et Deliberation(Espece), en ce qui concerne mortalité sur pied et mortalité par chablis primaire ; (ii) par la classe EffectationGrise en ce qui concerne chablis secondaire et chablis complexe. Nous nous contenterons ici de décrire l'enchaînement des opérations, sans entrer dans le détail du dialogue qui s'instaure entre les instances des différentes classes : le lecteur intéressé pourra se reporter à l'annexe 7.

L'examen de la possibilité de mourir sur pied ou par chablis primaire est la première opération effectuée de manière à éviter le calcul inutile d'un nouveau diamètre. Le destin de chaque arbre est déterminé de la manière suivante :

- on teste la possibilité d'occurrence d'un chablis primaire, à partir du diamètre courant et de l'indice *STT*, en évaluant le modèle [21] (voir chapitre 5, § 5.2.2.2). Si le chablis doit intervenir, une direction de chute est tirée au hasard : elle peut prendre les valeurs 1 à 8, conformément au schéma présenté Fig7.2 ;
- on teste la possibilité d'occurrence d'une mort sur pied, à partir du diamètre courant et du diamètre au cycle précédent, en évaluant le modèle [19] (voir chapitre 5, § 5.2.2.2) ;
- si l'arbre franchit sans encombre ces deux étapes, un nouveau diamètre est calculé ;
- lorsque l'arbre est destiné à devenir chablis primaire, il demande à son module d'action (EffectationGrise) de propager l'effet de sa chute. Cela est réalisé de deux manières :
 1. le module repère tous les individus susceptibles de devenir chablis secondaire, c'est-à-dire vivants, de taille inférieure à celle du chablis primaire, situés dans l'axe de la chute de ce dernier sur deux placeaux possibles : le placeau proche du placeau propriétaire dont le numéro correspond à l'axe de chute et le placeau lointain qui lui est adjacent (voir Fig7.2), de manière à tenir compte de la hauteur potentielle de l'arbre qui tombe. Connaissant le nombre moyen de chablis secondaires créé par un chablis primaire en fonction de son diamètre (Tableau 5.4 du paragraphe 5.2.2.2), une probabilité de CHA2 est calculée à partir du nombre total de candidats potentiels et comparée à la valeur d'une variable aléatoire distribuée uniformément sur [0, 1] ;

2: si le chablis primaire fait plus de 40 cm de diamètre, le module demande aux arbres du plateau propriétaire d'envisager la mort par chablis complexe dans la même direction, et aux arbres situés sur les 8 plateaux proches d'envisager de tomber vers le chablis initiateur. Dans tous les cas, c'est le modèle [22] qui est évalué (voir chapitre 5, § 5.2.2.2) et comparé à la valeur d'une variable aléatoire distribuée uniformément sur $[0, 1]$;

- lorsqu'un arbre doit faire l'objet d'un chablis complexe, il enclenche de nouveau la procédure de propagation : une boucle est ainsi initiée, sans critère d'arrêt. Cet arrêt ne se produit qu'en raison de probabilités d'occurrence de chablis secondaire et complexe de plus en plus faibles (il reste de moins en moins de candidats potentiellement vivants dans le voisinage).

Notons que ce système conduit à examiner plusieurs fois les mêmes arbres, dont le destin est à chaque fois ré-évalué. Dans ce contexte, une probabilité de mourir sur pied ou par chablis primaire telle que déterminée au chapitre 5 n'a plus vraiment de sens : le risque encouru par les arbres est systématiquement plus élevé, en particulier dans le voisinage des chablis primaires de grande taille. Le problème vient du fait que l'on traite ces événements comme indépendants alors qu'ils ne le sont pas en réalité.

7.2.2.5 - Le plateau et la « naissance » des arbres

La classe Plateau, nous l'avons vu, gère l'apparition des nouveaux individus. Elle peut le faire selon deux voies :

- en interrogeant l'instance de StadeJuvenile(Espece), créée pour chaque plateau et pour chaque espèce dont le cycle de vie complet peut être implémenté dans le simulateur. Nous n'entrerons pas dans le détail du fonctionnement de ce module que nous n'avons pas utilisé ici. Le lecteur intéressé pourra se reporter à l'annexe 7 (§ 2.4.10 et 2.5) où figure l'exemple de l'Angélique (*Dicorynia guianensis*). En réponse à la sollicitation du plateau, StadeJuvenile(Espece) indique un effectif à recruter sur celui-ci ;
- en évaluant directement le modèle de recrutement présenté au chapitre 6 (modèle [23]) : c'est la procédure utilisée pour l'espèce grise. Le calcul de l'indice ST_{tot} se fait de manière très simple par interrogation des huit plateaux proches qui renvoient à l'appelant la valeur de la surface terrière cumulée des arbres vivants qu'ils détiennent.

De manière pratique, la décision de recruter 0, 1, 2, 3, 4 ou 5 individus sur le plateau se fait par tirage au hasard d'une variable suivant une loi uniforme sur l'intervalle $[0,1]$: soit x cette valeur. Si $x < P(R=0)$ aucun individu n'est recruté. Dans le cas contraire, il existe un $i \in [1,5]$ tel que $P(R \leq i) \leq x < P(R \leq i+1)$ et le nombre d'individus recrutés vaut $i+1$. Il ne reste alors plus au plateau qu'à affecter des coordonnées à chacun d'eux, par tirage au hasard d'une abscisse et d'une ordonnée sur l'intervalle $[0, 10]$ puis de les connecter à leurs modules de vie DetectionGrise, DeliberationPetitGrise et EffectationPetitGrise. Ces deux derniers modules laissent la place à DeliberationGrise et EffectationGrise au bout d'un cycle.

7.2.3 - Quelques fonctionnalités importantes de l'interface

Nous renvoyons le lecteur à l'annexe 7, § 1 pour tout ce qui concerne le paramétrage initial d'une simulation et § 2.1 pour une description détaillée des classes gérant l'interface de SELVA.

Nous n'examinerons ici que la fenêtre « Parcelle » qui, du point de vue fonctionnel, constitue l'élément essentiel de cette interface. Instance de la classe `FenetreForet`, elle permet à l'utilisateur d'obtenir divers types d'informations sur l'environnement de simulation et le peuplement en cours d'évolution, mais aussi d'agir sur cet environnement.

7.2.3.1 - Examen de l'environnement à l'instant t

La fenêtre « Parcelle » contient un plan figurant la parcelle, muni d'un quadrillage de maille 10mx10m (voir Fig7.4). Il est possible d'y afficher, à tout moment de la simulation :

- la position et la taille relative de tous les individus vivants et morts (ces derniers sont stockés pendant un nombre de cycles défini par l'utilisateur). Différentes couleurs permettent de distinguer les individus recrutés, certaines espèces ou groupes d'espèces, les morts sur pied, les morts par chablis primaire et les morts par chablis secondaire : ces derniers sont reliés au chablis primaire initiateur par des segments de droite ;
- les différents stades de la régénération sur chaque placeau en cas d'étude d'une espèce particulière (voir exemple ci-après Fig7.4).

Le menu <Outils> de la fenêtre permet d'avoir accès à tous les attributs de la classe `EnvironmentForest` (LaForêt) et notamment à l'ensemble des paramètres fixés par l'utilisateur et aux différentes listes de placeaux et d'arbres vivants et morts qu'elle gère. Il est ainsi possible, en cours de simulation, de connaître les valeurs prises à l'instant t par un très grand nombre de variables.

Chaque maille du plan figure un placeau. Le positionnement du pointeur de la souris sur l'un d'entre eux donne accès à un menu permettant soit d'accéder aux attributs de différentes classes (`EnvironmentForest`, `EspecGrise`, `Placeau`), soit d'ouvrir une fenêtre « Placeau » comme illustré sur la Fig7.4. Cette dernière envoie un plan localisant tous les arbres vivants détenus par le placeau concerné et indiquant leur identité, la valeur de leur diamètre, le nombre de voisins dominants dans un rayon de 30 m (indice *NBD*) et leur âge en nombre de cycles.

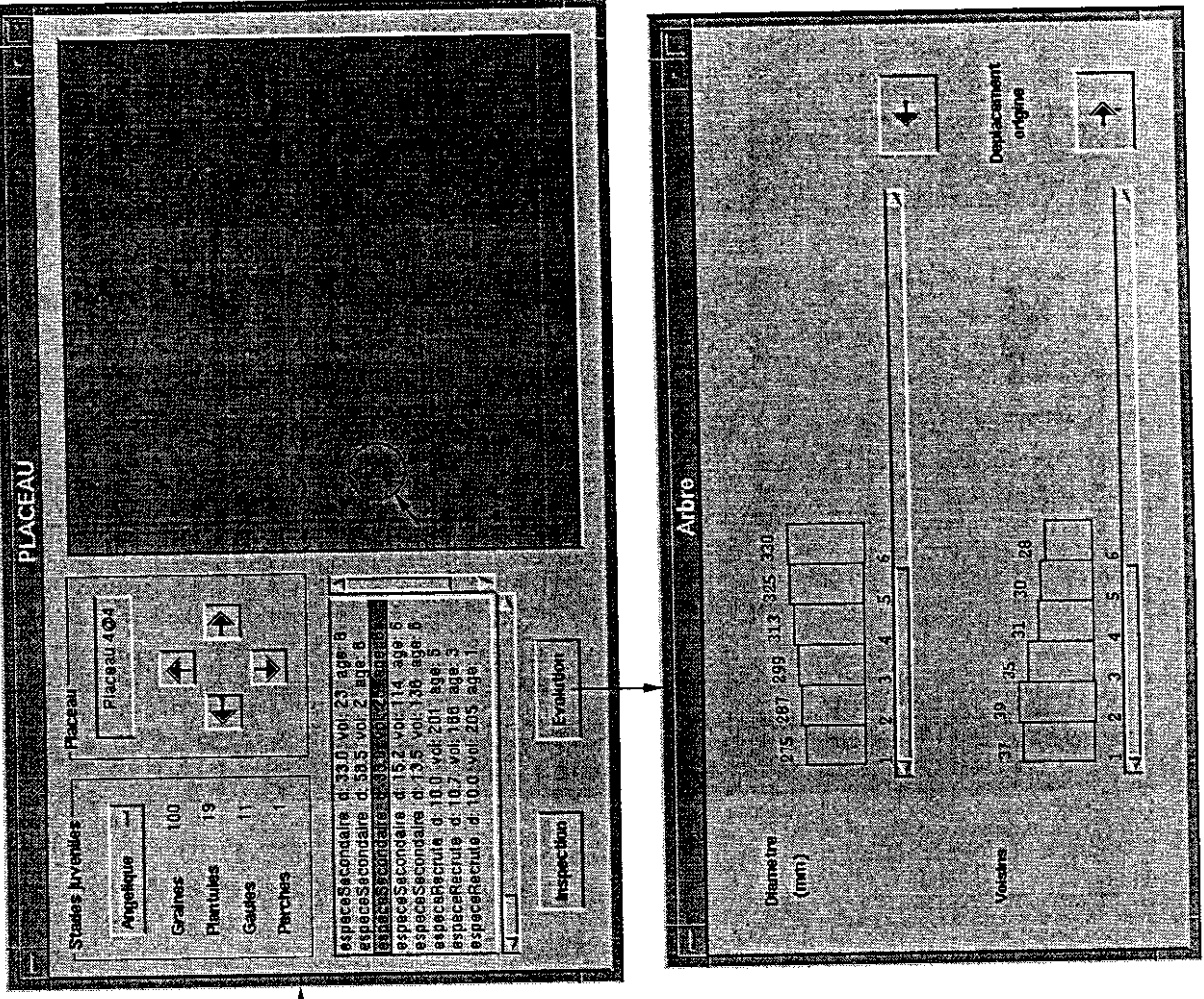
Lorsque l'on travaille avec une espèce dont l'ensemble du cycle de vie a été décrit, la fenêtre « Placeau » renseigne sur tous les stades de la régénération.

Il est enfin possible d'obtenir, comme illustré sur la Fig7.5, différents histogrammes représentant la structure du peuplement vivant en début de cycle, ainsi que la structure du peuplement mort (morts totales, MSP, CHA1, CHA2) au cours du cycle précédent.

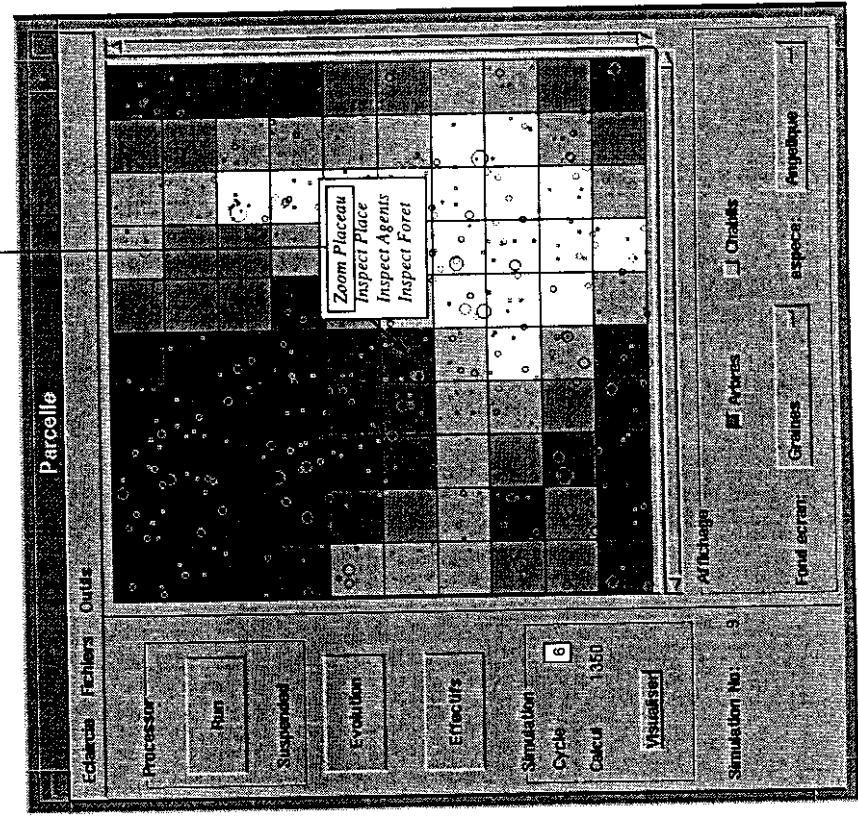
7.2.3.2 - Examen de l'évolution des arbres et du peuplement

La fenêtre « Placeau » permet d'accéder à une fenêtre « Arbre » qui retrace l'évolution du diamètre de tout arbre sélectionné et de son environnement (indice *NBD*) depuis le début de la simulation : ceci est illustré sur la Fig7.4.

Sélection et demande d'informations sur l'évolution de l'arbre et celle de son environnement.



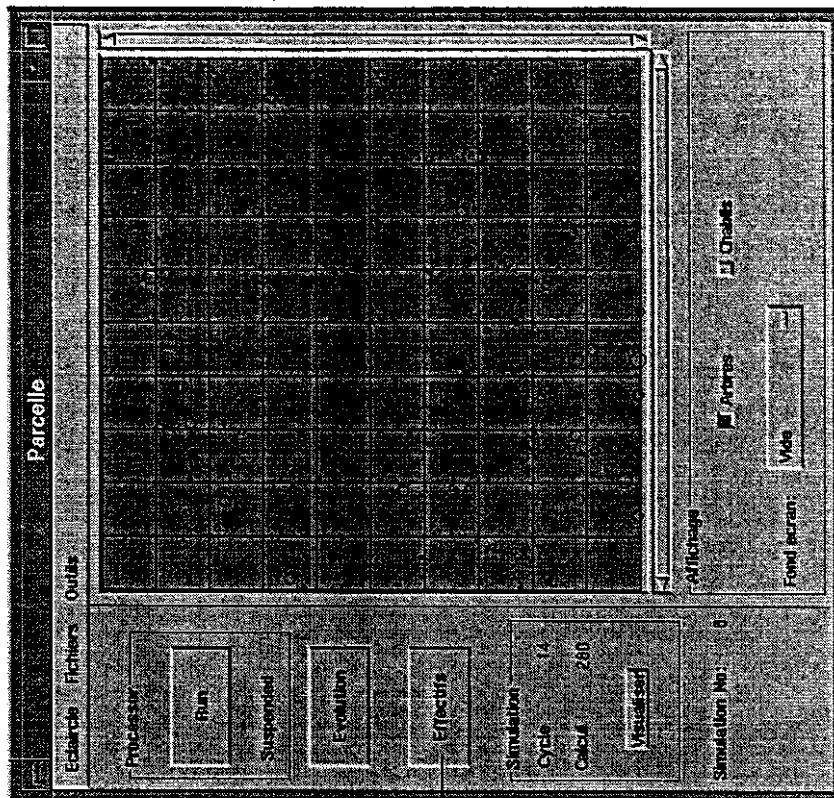
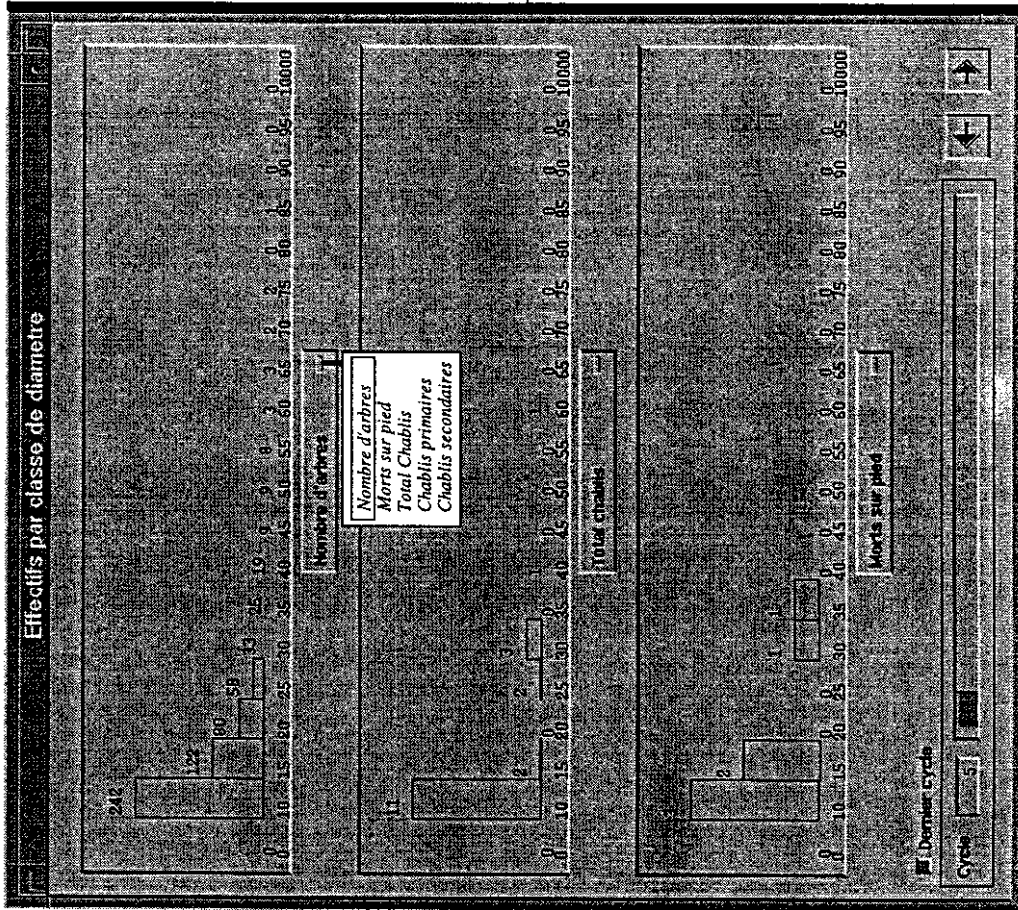
Fenêtre ouverte sur l'environnement de simulation (la simulation a été provisoirement interrompue au 7ème cycle de calcul, pour inspection des placeaux).



Visualisation des caractéristiques de l'arbre sélectionné dans la fenêtre "Placeau".

Fig7.4. Visualisation de la parcelle, des arbres et des stocks de graines de l'Angélique en cours de simulation. Le clic sur un placeau permet d'accéder à une fonction « Zoom Placeau » qui ouvre la fenêtre « Placeau » et donne accès à différentes informations. Il est notamment possible de sélectionner un arbre et de visualiser son évolution depuis le début de la simulation (fenêtre « Arbre »).

Dans chaque sous-fenêtre, on peut avoir accès aux autres caractéristiques du peuplement par action sur le menu déroulant. On peut se déplacer d'un cycle à l'autre à l'aide des flèches droite/gauche, ou directement en entrant le numéro du cycle dans le champ "cycle".



Fenêtre générale, ouverte sur l'environnement de simulation. Ici, la simulation a été arrêtée après le 14e cycle (soit 42 ans d'évolution à partir de t0).

Fig7.5. Visualisation de la structure du peuplement vivant en début de cycle, ou mort au cours du cycle précédent. L'accès à la fenêtre « Effectifs par classe de diamètre » se fait par cliquage sur le bouton <Effectifs> de la fenêtre « Parcelle ».

En ce qui concerne le peuplement, on accède à partir de la fenêtre « Parcelle » à une fenêtre « Evolution », elle-même pourvue d'un menu déroulant autorisant le choix de l'information à visualiser. Il s'agit de graphiques représentant, en fonction du temps et ramenés à l'hectare : (i) les effectifs d'individus vivants faisant plus de 10 cm de diamètre ; (ii) la surface terrière cumulée de ces individus ; (iii) les effectifs recrutés au cours de chaque cycle de trois ans ; (iv) les effectifs totaux des individus morts au cours de chaque cycle de trois ans, avec décomposition possible en effectifs MSP, total chablis, CHA1 et CHA2. Quelques exemples sont illustrés sur la Fig7.6, page suivante.

Remarques :

- chaque cliquage sur les boutons d'appel <Evolution> ou <Effectifs> de la fenêtre « Parcelle » provoque l'instanciation des classes FenetreDiametre, EffectifsDiametreView et EvolutionView (voir organigramme n°1 en annexe 7). Il est ainsi possible de disposer d'autant de fenêtres que souhaité de manière à suivre l'évolution en parallèle de toutes les composantes de la dynamique forestière ;
- toutes les fenêtres ouvertes sont remises à jour à chaque fin de cycle : on peut donc voir évoluer le peuplement en temps réel.

7.2.3.3 - Réalisation d'interventions sylvicoles

L'utilisateur dispose de deux méthodes pour réaliser des interventions sylvicoles : une méthode automatique qui lui permet d'appliquer des règles systématiques et une méthode manuelle pour mettre en oeuvre des règles sélectives, ciblées sur certaines catégories d'arbres. Il lui est par ailleurs possible de reproduire soit une exploitation, soit une dévitalisation : nous illustrerons ces différentes possibilités au travers de quelques exemples.

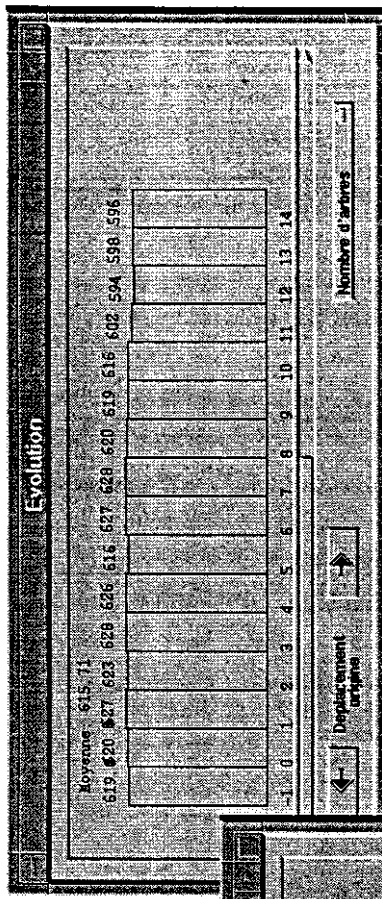
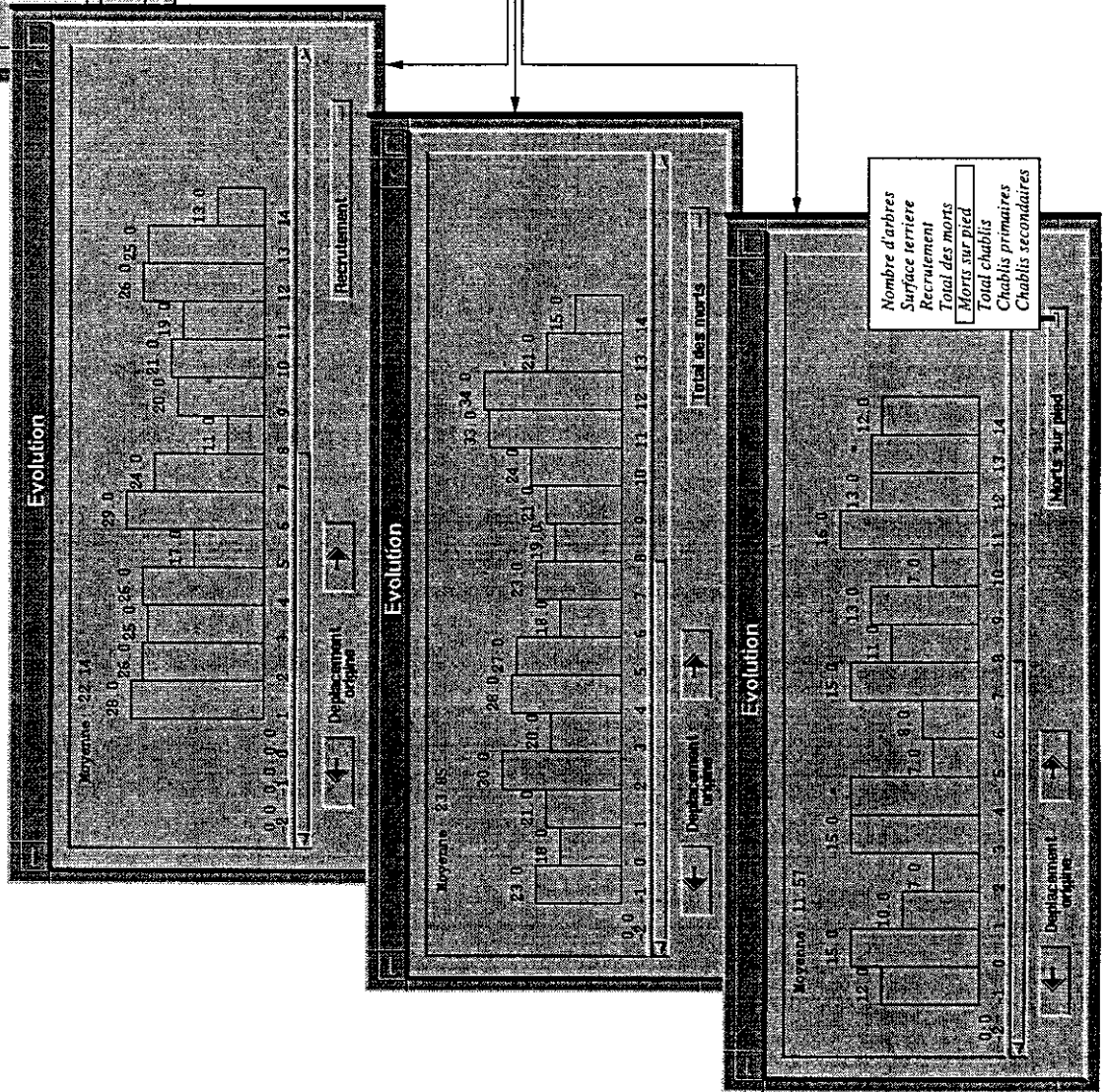
Exemple 1 : exploitation des arbres potentiellement commercialisables de la parcelle.

Les arbres concernés sont identifiés à partir de leur code espèce et de leur taille d'exploitation : le paramétrage se réalise avant la mise en place de l'environnement de simulation, au moyen de la fenêtre « Regroupement d'espèces » (voir détails et Fig.1 en annexe 7). Il consiste à associer à chaque EGE identifié dans le simulateur un diamètre limite en-dessous duquel les individus sont préservés. Supposons que l'on veuille prélever les Angéliques (*Dicorynia guianensis*) et les Gonfolos rose et gris (*Qualea rosea*, *Ruizteriana albiflora*) de plus de 60 cm de diamètre, ainsi que les Wacapous (*Vouacapoua americana*) de plus de 50 cm de diamètre : on associe ces différents diamètres d'élimination à chaque espèce concernée, toutes les autres espèces se voyant affecter un diamètre supérieur à leur taille maximale potentielle (1000 cm).

La mise en oeuvre effective de l'exploitation se commande depuis la fenêtre « Parcelle », à partir du menu <Eclaircie>, item <Systematique> : voir Fig7.7. Tous les individus possédant une taille supérieure au diamètre d'élimination sont alors identifiés « arbre exploité » et leur effectif est fourni à l'utilisateur pour confirmation de l'opération.

Si l'exploitation est décidée, l'arbre intéressé fait appel à son module d'action et l'enchaînement des opérations est le même que pour n'importe quel arbre qui doit mourir (mise à jour des différentes listes du plateau propriétaire et de LaForêt notamment, et mise à jour du plan de la fenêtre « Parcelle »).

Chaque pression sur le bouton "Evolution" entraîne l'ouverture d'une fenêtre par défaut sur "Nombre d'arbres". Les autres statistiques globales importantes sont atteintes par action sur le menu déroulant.



Parcelle

Éclaircie: Rabiers: Outils:

Productions: Run: Simulations: Evolution: Effectifs:

Simulation Cycle: 14
Calcul: 200
Visualisation:

Simulation No: 6

Arrière-plan: Arrière: Ombres: Ombres:

Fond écran: Wide

Fenêtre générale, ouverte sur l'environnement de simulation. Ici, la simulation a été arrêtée après le 14e cycle (soit 42 ans d'évolution à partir de t0).

Fig 7.6. Visualisation de l'évolution au cours du temps de différentes variables du peuplement : effectif des vivants de plus de 10 cm de diamètre, effectif recruté au cours de chaque cycle, effectif total des morts et effectif des morts sur pied au cours de chaque cycle (valeurs ramenées à l'hectare). L'accès aux fenêtres « Evolution » se fait par cliquage sur le bouton «Evolution» de la fenêtre « Parcelle ».

Exemple 2 : exploitation des arbres commercialisables de la parcelle et éclaircie systématique

Cette opération suit exactement le même principe que précédemment : un diamètre d'élimination est fixé pour toutes les espèces que l'on veut empoisonner, à 40 cm par exemple pour reproduire le traitement 2 de Paracou. La seule différence réside dans le fait que les arbres exploités peuvent créer des chablis secondaires et complexes, comme n'importe quel chablis primaire, alors que les arbres empoisonnés ne provoquent pas de dégâts. En l'état actuel du simulateur, la mise en oeuvre pratique d'une telle opération requiert deux étapes, une étape d'élimination avec dégâts et une étape d'élimination sans dégâts (activation d'une option « sans propagation de chablis », voir détails et Fig.1 en annexe 7). Ce système n'est pas optimal pour l'utilisateur et devra faire l'objet d'une amélioration.

Exemple 3 : éclaircie sélective

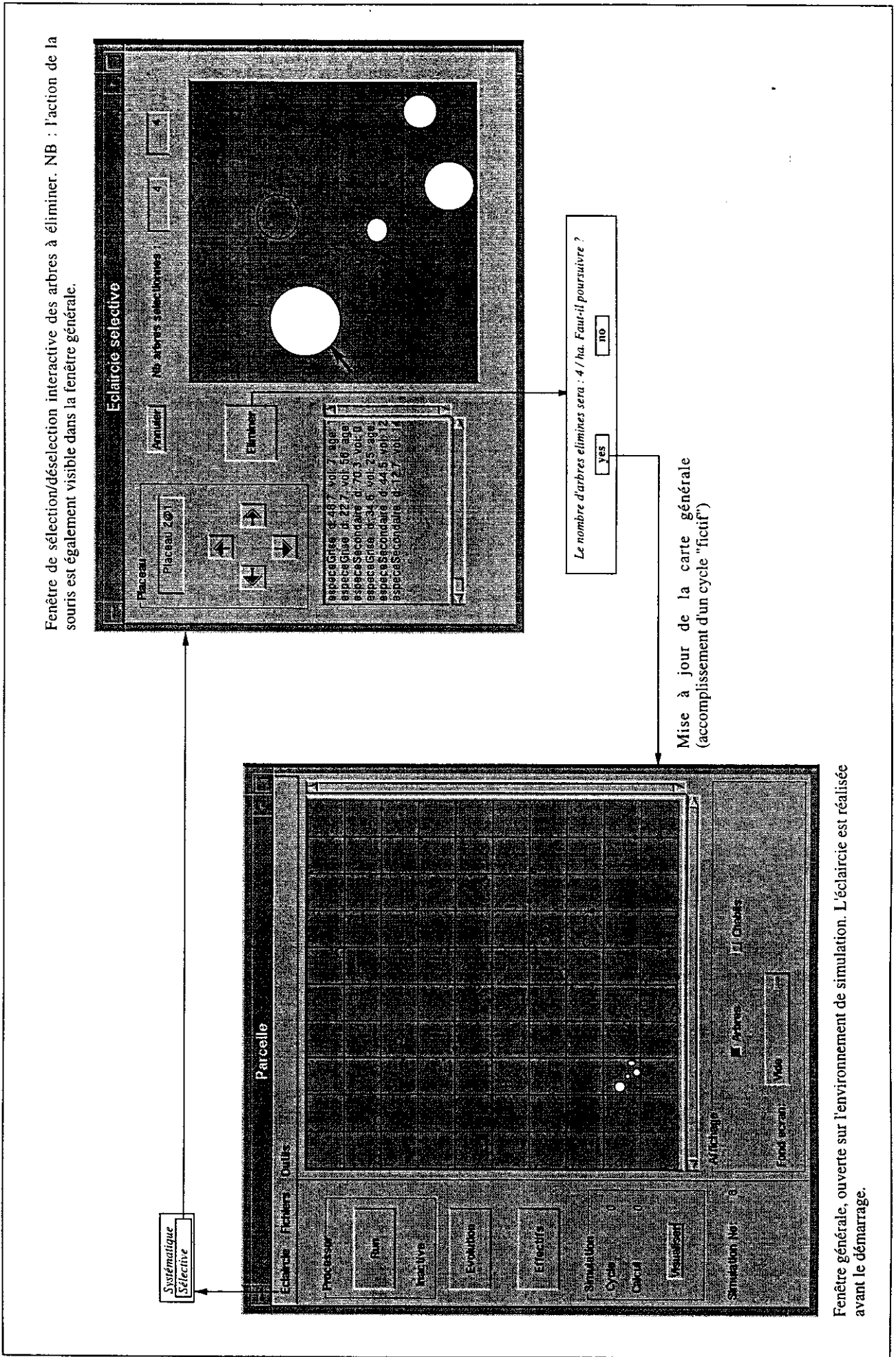
Cette opération peut intervenir, ou non, après une exploitation. En tant qu'éclaircie (sous-entendu ici par empoisonnement), elle requiert l'activation de l'option « sans propagation de chablis » évoquée ci-dessus.

La mise en oeuvre est manuelle : on « empoisonne à la souris », comme illustré par la Fig7.7. Pour cela, on choisit l'item <Selective> du menu <Eclaircie> de la fenêtre « Parcelle », qui a pour effet d'ouvrir une fenêtre « Eclaircie sélective » sur le premier plateau de la parcelle (plateau 0@0 situé en bas à gauche de l'écran). Y figurent l'emplacement, l'identité et la taille relative des individus que l'on peut alors sélectionner en fonction de critères variables définis par l'utilisateur : élimination de certaines espèces au profit d'autres, quels que soient les diamètres respectifs des individus concernés s'ils sont trop proches les uns des autres, élimination de jeunes arbres dans des zones trop denses, etc.

Le choix de l'élimination peut être raisonné au cas par cas en fonction des informations disponibles : en l'état actuel, elles sont bien sûr limitées au diamètre, à l'identité spécifique pour les arbres qui ont été renseignés à partir des fichiers de départ et à l'évolution antérieure de l'arbre (bonne croissance, croissance stagnante, indice de compétition trop élevé, etc.) mais rien n'empêche d'introduire, à terme, d'autres informations telles que présence/absence de blessures ou conformation des individus.

Lorsqu'un plateau a été traité, on passe au voisin par action sur les flèches de la fenêtre « Eclaircie sélective ». Au fur et à mesure que les individus à éliminer sont désignés, un compteur est incrémenté (il est toujours possible de désélectionner et de décrémenter) : cela permet d'avoir en permanence une idée de l'intensité de l'éclaircie que l'on est en train de pratiquer.

Lorsque l'ensemble de la parcelle a été parcouru, le cliquage sur le bouton <Eliminer> de la fenêtre d'éclaircie provoque l'apparition d'une demande de confirmation et, si l'opération est poursuivie, la même série d'évènements que dans l'exemple 1.



Fenêtre de sélection/désélection interactive des arbres à éliminer. NB : l'action de la souris est également visible dans la fenêtre générale.

Fenêtre générale, ouverte sur l'environnement de simulation. L'éclaircie est réalisée avant le démarrage.

Fig7.7. Réalisation d'une éclaircie sélective. La fenêtre d'éclaircie est activée à partir du menu de la fenêtre « Parcelle ». Les individus sélectionnés apparaissent à la fois sur le plan du placeau et sur le plan de la parcelle, ce qui facilite le suivi des opérations.

Remarque. Chaque intervention sur la parcelle, exploitation ou éclaircie, génère un cycle fictif au cours duquel les arbres ne poussent ni ne se reproduisent : ils ne peuvent que mourir, soit parce qu'ils ont été éliminés volontairement, soit parce qu'ils ont été détruits par la chute d'arbres exploités. L'âge des arbres non touchés n'est pas affecté par ce cycle. La mise à jour du plan de la parcelle et de toutes les fenêtres « Evolution » ou « Effectifs par classe de diamètre » est immédiate. Les interventions peuvent être pratiquées à n'importe quel moment de la simulation.

7.2.3.4 - Sorties de fichiers

Le menu <Fichiers> de la fenêtre « Parcelle » permet de demander, à tout moment, la sortie de plusieurs types de fichiers. Ceci se fait indépendamment des sorties normales en fin de simulation, telles qu'elles ont pu être demandées par l'utilisateur au moment du paramétrage (voir fenêtre « Options sauvegarde », Fig.1 en annexe 7). La requête manuelle permet d'obtenir une « photographie » de l'environnement à n'importe quel instant jugé important par l'utilisateur.

7.3 - Avantages et inconvénients présentés par la programmation orientée objet

Une analyse très intéressante des avantages et inconvénients à la fois pratiques et théoriques de la POO appliquée à la modélisation des écosystèmes figure dans Silvert (1993). Nous n'en reprenons ici que quelques éléments, qui, à la lumière de l'expérience que nous avons partagée avec Caruso (1994), nous paraissent particulièrement importants.

Les avantages présentés par la POO sont liés à l'analogie de structure existant entre les langages de programmation utilisés et les systèmes décrits. Nous signalerons simplement, côté pratique, la grande facilité de programmation tant en ce qui concerne la phase d'écriture initiale que la reprise et la mise à jour évolutive du modèle au fur et à mesure de l'accumulation des connaissances sur le fonctionnement du système modélisé. Ceci est plus particulièrement lié au concept d'héritage qui permet : (i) de travailler à partir de classes définies avec un degré d'abstraction élevé dans un premier temps, donnant naissance à une série de sous-classes dont les caractéristiques peuvent être progressivement affinées sans remettre en question le fonctionnement des niveaux supérieurs ; (ii) de réaliser à un niveau supérieur des modifications qui seront automatiquement répercutées dans les niveaux inférieurs. Les conséquences en sont notamment une économie d'écriture de code et une limitation des risques d'erreur.

Exemple

- Les modules de vie des arbres, notamment DeliberationGrise et EffectationGrise, envisagent puis mettent en oeuvre le devenir des arbres à l'issue de chaque cycle de simulation, en fonction des caractéristiques individuelles qui leur sont transmises : diamètre, indices de compétition, accroissement passé, occurrence d'un chablis primaire à proximité, etc. L'introduction d'une différenciation spécifique se fait très simplement par définition de sous-classes : une par module et par EGE différencié. Dans chacune de ces sous-classes, il suffit de modifier la valeur de certains attributs tels que les paramètres du

modèle de croissance, et de ré-écrire la/les méthodes qui changent pour l'EGE concerné : la méthode **calculCroissance: unArbre** de DeliberationGrise est la plus concernée.

Notons au passage que ce système permet d'obtenir, grâce à l'envoi d'un même message **calculCroissance: unArbre** un comportement différent des arbres selon le module de délibération (DeliberationGrise, DeliberationAngelique, DeliberationCarapa, etc.) auquel ils sont connectés.

- Supposons maintenant que nous devenions capables d'établir des modèles de croissance en hauteur des individus, toutes espèces confondues dans un premier temps. L'introduction d'un nouveau champ *hauteur* et d'une nouvelle méthode **calculCroissHauteur: unArbre** dans la classe DeliberationGrise suffira à donner la possibilité à tous les arbres, qu'ils soient « gris » ou qu'ils appartiennent à un EGE particulier, de croître en hauteur sans qu'il soit nécessaire de reprendre le code des sous-classes.

Au chapitre des inconvénients, nous retiendrons surtout que les langages orientés objet n'ont pas encore atteint le niveau d'optimisation des langages traditionnels, ce qui peut hypothéquer le développement de gros modèles. Cela est d'autant plus vrai pour SmallTalk-80 qui est un langage semi-interprété : les temps de calcul imposés sont rapidement importants. Le travail à l'échelle d'une parcelle et de quelques centaines d'années prend de une demi-heure à une heure sur une station HP9000 (modèle J210XC, avec processeur PA-7200 cadencé à 120 Mhz et 64 MO de mémoire vive), ce qui rend problématique la réalisation de répétitions : 50 répétitions de 200 cycles, soit 600 ans sur une parcelle nécessitent trois à quatre journées de calcul.

Ce dernier problème peut néanmoins être facilement résolu : eu égard au confort de programmation offert par l'interface de SmallTalk-80, on peut concevoir de réaliser le travail en deux temps : prototypage sur SmallTalk-80, puis traduction d'un modèle opérationnel dans un langage compilé comme C++, permettant de gagner du temps et de porter à moindre coût le simulateur sur d'autres types de machines.

CHAPITRE 8 - ANALYSE DE QUELQUES RÉSULTATS DE SIMULATION

Nous présentons, dans ce chapitre, quelques-uns des résultats de simulation obtenus avec SELVA. Ils ne sont pas issus d'un plan d'expérimentation systématique et précis visant à évaluer quantitativement le comportement du modèle de dynamique (Doligez, 1996, Pacala *et al.*, 1996). Il s'agit davantage d'essais réalisés « en cours de route » de manière à caractériser en partie ce comportement, repérer et analyser les principaux dysfonctionnements et étudier les solutions possibles pour y remédier. Nous discutons ces différents points au § 8.4.

8.1 - Méthodes

8.1.1 - Généralités

L'évolution des différentes composantes de la dynamique simulée peut être suivie en temps réel grâce à l'interface présentée au § 7.3. Ceci permet de se rendre rapidement compte de dysfonctionnements éventuels et de tenter d'y remédier de diverses manières. Dans un premier temps ont été repérées, grâce à ce système, les principales erreurs de programmation. Dans un deuxième temps, nous avons joué sur les paramètres des modèles de manière à vérifier rapidement leur influence. De cette phase exploratoire sont nées les modifications portant sur le modèle de chablis primaire, puis sur le modèle de chablis secondaire et l'introduction d'un modèle de chablis complexe. Aucune tentative de modification empirique du modèle de mortalité sur pied, du modèle de recrutement ni du modèle de croissance n'a donné de résultats concluants. Le modèle de croissance a été progressivement amélioré à partir des données de terrain, notamment grâce à l'introduction d'une autocorrélation temporelle entre les valeurs.

Nous avons travaillé sur des périodes de temps de longueur variable en fonction de l'aspect des simulations qui nous intéressait et du temps nécessaire à la stabilisation des phénomènes observés. En pratique : 20, 30, 50, 100 et 200 cycles de simulation (60 à 600 ans). Aucune prétention prédictive n'a présidé à la réalisation des simulations longues : nous ne disposons d'aucun moyen d'évaluation à long terme, et une étude comme celle réalisée par Phillips et Gentry (1994) sur la dynamique des forêts tropicales illustre bien le danger des extrapolations. Notre seul souci a été de vérifier l'évolution ou non des peuplements simulés vers un état stable (voir discussion rapide à propos de la stabilité au § 3.5.2, chapitre 3).

Le caractère « dysfonctionnant » du modèle de dynamique a été évalué essentiellement à partir de l'évolution des variables globales (effectif vivant, surface terrière totale, effectifs des différents types de morts, effectifs recrutés) et de la structure diamétrique du peuplement simulé, par comparaison : (i) avec l'état initial des parcelles ou le comportement observé en zone témoin pour tout ce qui concerne les simulations sans perturbations ; (ii) avec les résultats de simulation

obtenus par Favrichon (1995) sur le dispositif de Paracou. Différents auteurs de modèles nous ont également fourni des éléments de comparaison et de discussion.

Les répétitions à partir d'une même situation initiale, indispensables à la comparaison des résultats obtenus à partir de conditions initiales et/ou de sous-modèles différents, n'ont été réalisées que deux fois sur une parcelle car trop coûteuses en temps : 50 répétitions d'une évolution en situation non perturbée, sur 50 cycles, nous ont permis de juger de la stabilité du comportement du simulateur dans ce type de situation. 20 répétitions, réalisées sur chacune des trois parcelles témoins, nous ont par ailleurs permis de calculer des temps de demie-vie.

Différents types de conditions initiales et de sous-modèles ont été utilisés. Nous les décrivons ci-dessous.

8.1.2 - Conditions initiales

Les conditions initiales peuvent varier en fonction de l'identité de la parcelle utilisée, de la taille de l'environnement initial (parcelle de 6,25 ha ou partie de parcelle), de la campagne qui fournit l'image du peuplement à t_0 (cycle 0) et du type de traitement sylvicole imposé au démarrage. Nous récapitulons, dans le tableau ci-dessous, les principales configurations utilisées :

Tableau 8.1. Conditions initiales utilisées dans nos simulations

Parcelles	Année t_0 ^a	Taille	Intervention	Objectifs
1 (T_0)	1988 (campagne 5)	6,25 ha	Aucune	Comparaison avec les parcelles 6 et 11.
6 (T_0)	"	1 ha	Diverses	Construction, débogage. Test taille parcelle.
	"	6,25 ha	Aucune	Comportement à long terme du peuplement simulé.
	"	6,25 ha	Coupe à blanc	Reconstitution d'un peuplement après élimination.
11 (T_0)	"	6,25 ha	Aucune	Comparaison avec les parcelles 1 et 6.
9 (T_1)	"	6,25 ha	Exploitation déjà réalisée	Comportement à moyen et long terme d'un peuplement légèrement perturbé. Comparaison avec la coupe à blanc.
8 (T_3)	"	6,25 ha	Exploitation « lourde » plus éclaircie déjà réalisées	Comportement à moyen et long terme d'un peuplement perturbé de façon importante. Comparaison avec la coupe à blanc.

^a Informations stockées à l'entrée « cycle 0 » du dictionnaire *tabMemoire* (attribut de la classe *Evolution*, voir § 7.2.1.1 et Fig7.1). Les informations stockées à l'entrée « cycle-1 » de ce dictionnaire concernent l'année 1985. Elles permettent le calcul de ΔNBD (modèle de croissance) et de ΔD (modèle de mortalité sur pied).

L'essentiel de nos essais a porté sur la parcelle 6 entière, les années 1985 et 1988 fournissant les éléments indispensables à la constitution de l'environnement de simulation.

8.1.3 - Modèles utilisés

Etant donnés les modèles de mortalité et de recrutement suivants :

- MSP :
$$P(S=0) = [1 - P(S=1)] = \frac{e^{(4,957*\Delta D+3,420)}}{1 + e^{(4,957*\Delta D+3,420)}} ; \quad [19]$$

- CHA1 :
$$P(S=0) = 1 - P(S=1) = \frac{e^{(-0,01*D+0,182*STT+2,884)}}{1 + e^{(-0,01*\Delta D+0,182*STT+2,884)}} ; \quad [21]$$

- CHA2 : voir règles exposées au § 5.2.2.2 et au § 7.2.2.4 ;

- chablis complexes :
$$P(S=0) = 1 - P(S=1) = \frac{e^{(0,182*STT+2,884)}}{1 + e^{(0,182*STT+2,884)}} ; \quad [22]$$

- recrutement :
$$P(R=0) = \frac{e^{(-0,364+0,665*ST_{dtot})}}{1 + e^{(-0,364+0,665*ST_{dtot})}} ;$$

$$P(R \leq 1) = \frac{e^{(1,456+0,665*ST_{dtot})}}{1 + e^{(1,456+0,665*ST_{dtot})}} ;$$

$$P(R \leq 2) = \frac{e^{(3,184+0,665*ST_{dtot})}}{1 + e^{(3,184+0,665*ST_{dtot})}} ;$$

$$P(R \leq 3) = \frac{e^{(4,540+0,665*ST_{dtot})}}{1 + e^{(4,540+0,665*ST_{dtot})}} ;$$

$$P(R \leq 4) = \frac{e^{(5,642+0,665*ST_{dtot})}}{1 + e^{(5,642+0,665*ST_{dtot})}} ;$$

$$P(R \leq 5) = 1 ; \quad [23]$$

nous avons testé les modèles de croissance suivants :

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = a + & \left[\text{Log}(m) + \text{Log}(D_i) + \left(\frac{1}{1+m} \right) \text{Log}(\text{Log}(K) - \text{Log}(D_i)) \right] \\ & + [b * \text{Log}(NBD_i + 1) + c * \Delta NBD_i + d * \Delta NBD_i^2] + \varepsilon_i ; \end{aligned} \quad [13]$$

et

$$\begin{aligned} \text{Log}(\Delta D_i + 0,287) = a' + & \left[\text{Log}(m') + \text{Log}(D_i) + \left(\frac{1}{1+m'} \right) \text{Log}(\text{Log}(K) - \text{Log}(D_i)) \right] \\ & + [b' * NBD_i^{1/2} + c' * \Delta NBD_i + d' * \Delta NBD_i^2] + \varepsilon_i \end{aligned} \quad [14]$$

(même formulation que le modèle [13], mais le terme $\text{Log}(NBD_i + 1)$ est remplacé par le terme $NBD_i^{1/2}$: voir chapitre 4, § 4.5.2.3).

Le modèle [14], qui s'est avéré conférer au peuplement simulé le comportement le plus satisfaisant, a été utilisé avec deux jeux de paramètres différents (voir Tableau 8.2 ci-dessous), le premier jeu résultant d'un ajustement rapide sur des données comportant un point aberrant : c'est avec lui qu'ont été réalisées les 50 répétitions, nous l'avons abandonné par la suite. Les

autres jeux de paramètres sont repris du Tableau 4.4 (chapitre 4). Nous avons notamment testé, à partir de ce modèle, l'effet :

- de la suppression du modèle d'erreur ;
- de l'introduction d'une autocorrélation ρ entre valeurs prédites successives, par l'intermédiaire du modèle d'erreur (voir § 7.2.2.3).

Tableau 8.2. Paramètres des modèles de croissance utilisés.

	Modèle [13]		Modèle [14]	
			Jeu 1	Jeu 2
a	-5,21	a'	-6,81	-6,77
m	1,088	m'	0,510	0,514
K (cm)	208	K'	715	693
b (*10 ⁻³)	-114,08	b' (*10 ⁻³)	-31,05	-31,71
c (*10 ⁻³)	-18,32	c' (*10 ⁻³)	-18,33	-18,41
d (*10 ⁻³)	-0,13	d' (*10 ⁻³)	-0,13	-0,13

NB. Dans tout ce qui suit, modèle de mortalité sur pied, modèle de mortalité par chablis primaire, secondaire ou complexe et modèle de recrutement ne changent pas.

8.2 - Dynamique d'un peuplement « gris » en l'absence de toute perturbation

8.2.1 - Caractéristiques générales

Les résultats que nous donnons ici ont été obtenus à partir d'une situation de départ fournie par la parcelle 6 entière (6,25 ha), avec les sous-modèles ayant pour l'instant généré le comportement le plus satisfaisant : modèle de croissance [14] avec autocorrélation (ρ ramené de 0,51 à 0,46 : voir § 8.2.2.3 ci-dessous) et les modèles de mortalité [19], [21] et [22].

Le jeu de paramètres n°1 du modèle de croissance nous a servi pour réaliser 50 répétitions d'une simulation de 150 cycles, dont les résultats figurent en annexe 6, Fig.a22, Fig.a23 et Fig.a24. Ils montrent que le comportement du simulateur est peu variable en l'absence de perturbations et qu'il ne se produit pas de dérive particulière avec le temps. La seule variable pour laquelle on observe une augmentation progressive de la variance est la surface terrière globale du peuplement simulé, mais elle semble se stabiliser à partir du 40^{ème} cycle. Ces éléments sont importants à considérer car les analyses qui suivent ne portent à chaque fois que sur une seule répétition.

Dans ce qui suit, le modèle de croissance est utilisé avec le jeu de paramètres n°2, sauf au § 8.2.1.5 qui présente quelques exemples de trajectoire individuelle.

8.2.1.1 - Évolution des paramètres globaux du peuplement

Effectifs et surface terrière évoluent, sur 200 cycles de simulation, de la manière suivante :

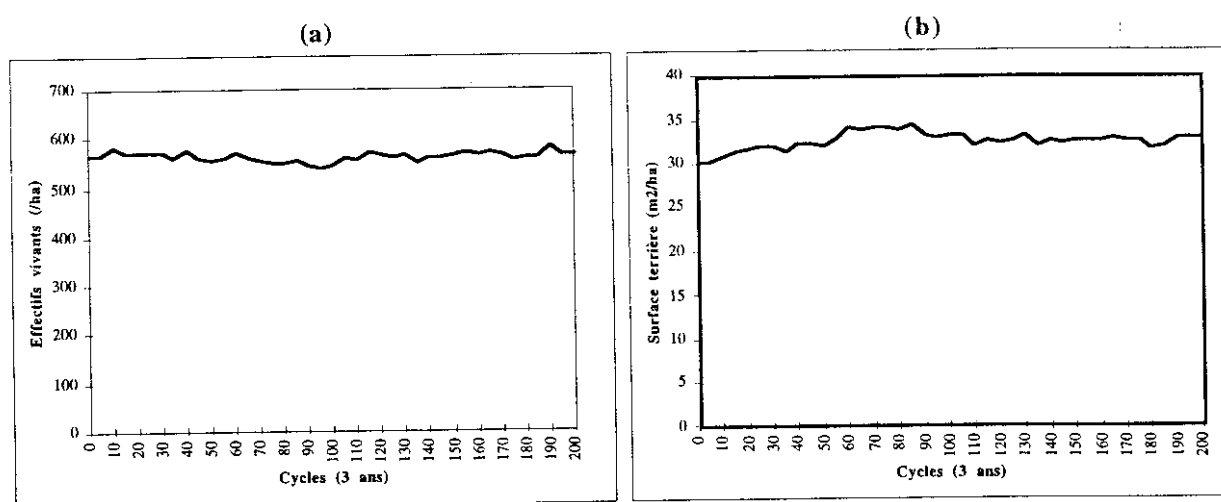


Fig8.1. Evolution (a) des effectifs totaux de plus de 10 cm de diamètre et (b) de la surface terrière correspondante, ramenés à l'hectare, au cours de 200 cycles de simulation. La situation initiale est fournie par la parcelle 6 en 1988. Sous-modèles utilisés : voir texte.

A titre indicatif, nous comparons les caractéristiques des deux peuplements, respectivement réel et simulé, dans le tableau ci-dessous :

Tableau 8.3. Valeurs moyennes observées et prédites par le simulateur sur la parcelle 6 (N = effectif total des individus de plus de 10 cm de diamètre, G = surface terrière correspondante) et comparaison des données portant sur les deux premiers cycles : les données prédites ont été obtenues à partir de 20 répétitions.

Statistiques		Parcelle 6 (1984-1994)		Peuplement simulé à partir de la parcelle 6 (200 cycles)	
		N (/ha)	G (m ² /ha)	N (/ha)	G (m ² /ha)
Moyenne	Toutes données	576	30,9	566	32,7
Variance (entre années)	"	10	0,04	91	1,00
Comparaison des valeurs observées et prédites (résultats fournis par 20 répétitions)				Moyenne (var)	Moyenne (var)
1988 (départ)		575	30,7	575	30,7
1991 (cycle 1)		577	30,9	570 (9)	30,2 (0,1)
1994 (cycle 2)		571	31,1	572 (20)	30,4 (0,1)

La Fig8.1 montre que le peuplement simulé présente un état stationnaire stable, a priori conforme à l'état supposé des parcelles témoins sur le dispositif (voir § 3.5.2).

Les effectifs fluctuent autour d'une valeur moyenne de 566 tiges/ha, légèrement inférieure à la moyenne observée pendant 11 ans sur la parcelle 6 (cette parcelle est la moins densément peuplée des parcelles témoins). Les valeurs maximum et minimum enregistrées sont respectivement de 585 et 542/ha, cette dernière valeur, assez basse, n'étant rencontrée dans aucune situation témoin à Paracou. A noter que, entre 1985 et 1989, les effectifs réels sont

passés de 580 à 571/ha, soit -9 individus sur la parcelle 6 : il s'agit de la plus grosse perte sur une période de trois ans. Sur 200 cycles, la perte enregistrée par le peuplement simulé d'un cycle à l'autre a atteint 10 individus.

Dans le même temps, on voit que la surface terrière augmente de manière plus ou moins régulière jusqu'au cycle 85 où elle atteint une valeur maximale de 34,7 m²/ha, avant de diminuer légèrement et se stabiliser autour de 33 m² (la valeur maximale atteinte sur le dispositif est de 33,1 m²/ha : P3 en 1986). La valeur moyenne calculée sur 200 cycles (32,7 m²) est supérieure à la valeur réelle correspondante et davantage compatible avec les valeurs observées en 1984, 1985 et 1986 sur les parcelles 3, 10 et 12.

Le Tableau 8.3 fournit les valeurs moyennes des effectifs et de la surface terrière respectivement observés et prédits en 1991 et 1994. Elles diffèrent significativement, sauf en ce qui concerne les effectifs du deuxième cycle (pour un risque d'erreur $\alpha=0,05$). L'origine de la forte variance observée sur les effectifs prédits pour ce cycle reste à analyser.

En ce qui concerne les temps de demie-vie, nous reportons ci-dessous les résultats obtenus après les 20 répétitions :

Tableau 8.4. Temps de demie-vie des arbres obtenus à la suite de 20 répétitions d'une simulation prenant la parcelle 6 en 1988 comme point de départ.

Temps de demie-vie	16 cycles (48 ans)	17 cycles (51 ans)	18 cycles (54 ans)
Nombre de cas obtenus	9	9	2

Le temps de demie-vie moyen reproduit par le simulateur est donc de 50 ans, plus court de 10 ans que celui calculé par Durrieu de Madron (1993) à partir d'un taux de mortalité moyen de 1% (voir § 5.1.1).

8.2.1.2 - Évolution des différentes composantes de la dynamique

Croissance

La Fig8.2 page suivante montre comment varient moyenne et variance de l'accroissement moyen annuel au cours des 50 premiers cycles de simulation.

Les deux premiers cycles sont caractérisés par des valeurs élevées des accroissements moyens et de leur variance. L'origine de ce comportement initial n'est pas clair (nous n'avons pas détecté d'anomalie dans le remplissage de *tabMemoire*, ni dans le calcul des accroissements individuels lors du premier cycle) et n'a pas été analysé en détail. Il doit inciter à la prudence dans l'interprétation des résultats en début de simulation.

Les deux statistiques se stabilisent à partir du cycle 3, autour d'une valeur moyenne de 0,166 cm/an (valeur moyenne de la variance : 0,047 (cm/an)²). Le Tableau 4.3 (§ 4.5.1, chapitre 4) montre que la valeur moyenne et la variance des accroissements mesurés sur la période 1989-1991 sont respectivement de 0,127 cm/an et 0,029 ((cm/an)²) sur la parcelle 6 (0,135 et 0,031 si l'on considère ensemble les deux parcelles témoins 1 et 6) donc nettement moins élevés. Il faut cependant se souvenir : (i) que le modèle [14] ne rend compte que d'une faible part de la variance observée sur les accroissements et (ii) qu'il a été calibré à partir de données provenant

de huit parcelles dont six traitées : la moyenne des accroissements sur ces huit parcelles, pendant la même période, est de 0,211 cm/an et la variance de 0,055 (cm/an)². La variance-résiduelle après ajustement est donc importante, ce dont tient compte la variance utilisée dans le modèle d'erreur pour générer les prédictions individuelles (voir § 7.2.2.3).

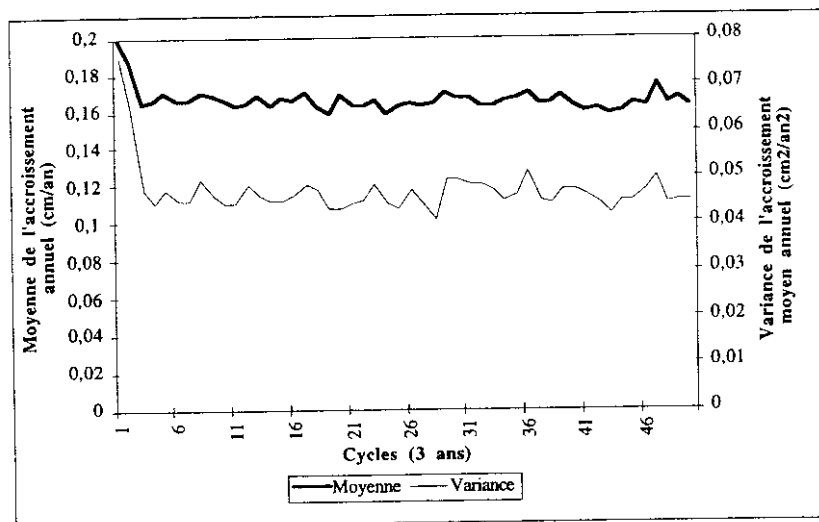


Fig8.2. Evolution, au cours des 50 premiers cycles de simulation, de la moyenne et de la variance de ΔD (cm/an), accroissement individuel moyen prédit par le simulateur. Tous les diamètres sont confondus.

L'évolution de la moyenne des ΔD par classe de diamètre est représentée ci-dessous. A partir de la classe 25-30 cm, les valeurs moyennes sont très proches, l'amplitude des fluctuations ayant cependant tendance à augmenter avec la classe.

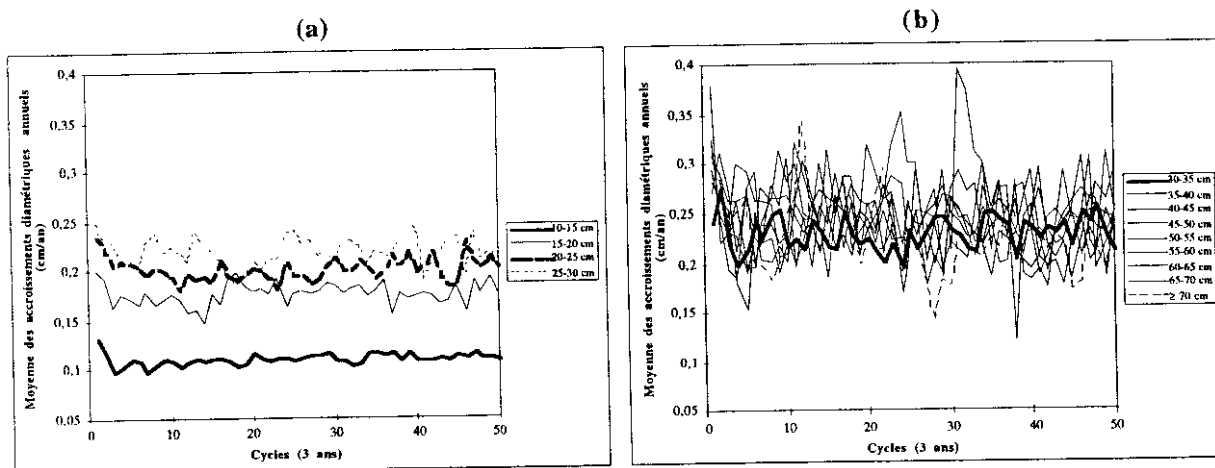


Fig8.3. Evolution, au cours des 50 premiers cycles de simulation, de la moyenne de ΔD (cm/an) dans chaque classe de diamètre. (a) Classes 10 cm à 30 cm. (b) Classes 30 cm à 70 cm et plus.

Les valeurs « anormalement » élevées notées sur les deux premiers cycles se retrouvent de manière systématique dans les différentes classes ce qui laisse soupçonner un dysfonctionnement lié aux conditions initiales. On observe, à partir du cycle 3, une stabilisation autour de valeurs moyennes que nous avons reportées dans le Tableau 8.5.

Tableau 8.5. Comparaison, par classe de diamètre, des accroissements moyens observés et prédits par le simulateur. Les valeurs prédites sont des moyennes (de moyennes) calculées sur 48 cycles : on a laissé de côté les valeurs des cycles 1 et 2. Les valeurs observées sont respectivement : une moyenne calculée sur la période 1988-1991 pour la parcelle 6 et une moyenne calculée en considérant ensemble les deux parcelles témoins du jeu de calibration. Toutes les valeurs sont en cm/an. On a reporté, dans la colonne concernant la parcelle 6, les effectifs utilisés pour le calcul.

Classes de diamètre (cm)	Moyenne des ΔD (cm/an), calculée sur 48 cycles	Moyenne réelle (1988-1991) sur la P6 (effectifs)	Moyenne réelle (1988-1991) sur les parcelles 1 et 6
10-15	0,110	0,090 (648)	0,092
15-20	0,175	0,131 (317)	0,130
20-25	0,201	0,163 (180)	0,181
25-30	0,218	0,163 (127)	0,183
30-35	0,229	0,185 (79)	0,208
35-40	0,238	0,134 (56)	0,156
40-45	0,242	0,133 (49)	0,160
45-50	0,242	0,145 (32)	0,189
50-55	0,242	0,168 (16)	0,225
55-60	0,241	0,263 (18)	0,231
60-65	0,237	0,127 (22)	0,162
65-70	0,257	0,246 (9)	0,258
≥ 70	0,226	0,301 (8)	0,360
Total	0,166	0,127	0,135

La surestimation des accroissements simulés par rapport aux valeurs réelles observées sur la parcelle 6 se retrouve dans toutes les classes de diamètre, excepté les classes 55-60 cm et ≥ 70 cm. L'écart est moins important si l'on prend pour référence les deux parcelles témoins utilisées dans le jeu de calibration. On constate par ailleurs que la surestimation est faible dans la première classe de diamètre et beaucoup plus importante dans les classes suivantes : ce dysfonctionnement va de pair avec celui que l'on observe sur l'évolution de la structure diamétrique du peuplement simulé, nous y revenons plus loin (voir § 8.2.1.3 et Fig8.5).

Mortalité et recrutement

La Fig8.4 montre comment se comportent MSP, chablis et recrutement au cours des 200 cycles de simulation et le Tableau 8.6 fournit une comparaison des valeurs moyennes observées et prédites de ces différentes composantes.

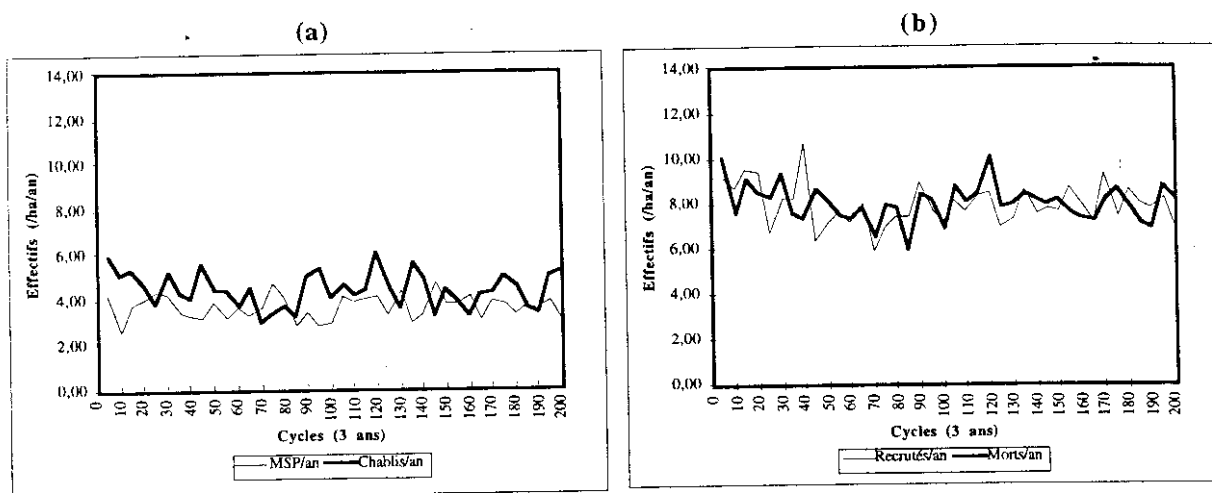


Fig8.4. Evolution des composantes de la dynamique forestière au cours de 200 cycles de simulation prenant la parcelle 6 en 1988 comme point de départ. (a) Morts sur pied et total chablis ; (b) Recrutement et total des morts.

Tableau 8.6. Valeurs moyennes observées respectivement sur la parcelle 6 et sur l'ensemble P1+P6 (témoins du jeu de calibration) et prédites par le simulateur sur la parcelle 6. Remarque : les chablis complexes sont comptabilisés dans les CHA1.

Effectif /ha/an	Parcelle 6 (1984-1994)	Moyenne parcelles 1+6 (1984-1994)	Peuplement simulé à partir de la parcelle 6 (200 cycles)
MSP	3,28	3,26	3,69
CHA1	1,71	1,94	2,81
CHA2	1,68	1,69	1,52
Total morts	6,67	6,88	8,02
Recrutés	5,89	5,49	8,00

Plusieurs points doivent être notés. Côté positif :

- toutes les composantes sont stables dans le temps et présentent une fluctuation plus ou moins régulière autour de la moyenne ;
- on observe une répartition équilibrée entre mortalité sur pied et mortalité par chablis, ce qui est conforme aux observations ;
- mortalité totale et recrutement se compensent, ce qui est conforme aux observations.

Côté négatif :

- il existe un déséquilibre entre CHA1 et CHA2, les premiers étant nettement trop fréquents ;
- les valeurs de la mortalité et du recrutement sont globalement trop élevées.

La valeur élevée de la mortalité peut être aisément expliquée par la manière dont nous avons modélisé les probabilités d'occurrence des MSP et des CHA1 (considérés comme des

événements indépendants) et par l'introduction arbitraire d'un modèle de chablis complexe : le problème est clairement traduit par la valeur moyenne des CHA1.

En ce qui concerne le recrutement, nous avons vu que les données du jeu de calibration étaient légèrement surestimées par rapport aux valeurs observées sur l'ensemble des parcelles. Par ailleurs, le modèle ajusté tient compte des données observées dans les parcelles traitées ce qui retentit sur le comportement en zone témoin (sensibilité plus grande à l'indice ST_{drot} utilisé).

Remarque : la valeur élevée de la mortalité explique que les temps de demie-vie observés dans les simulations soient assez courts.

8.2.1.3 - Évolution de la structure diamétrique

Nous avons représenté, ci-dessous, l'état de la structure diamétrique du peuplement : (i) au démarrage de la simulation ; (ii) au bout de 50 cycles (150 ans) ; (iii) au bout de 100 cycles (300 ans) et (iv) en fin de simulation, soit 200 cycles (600 ans).

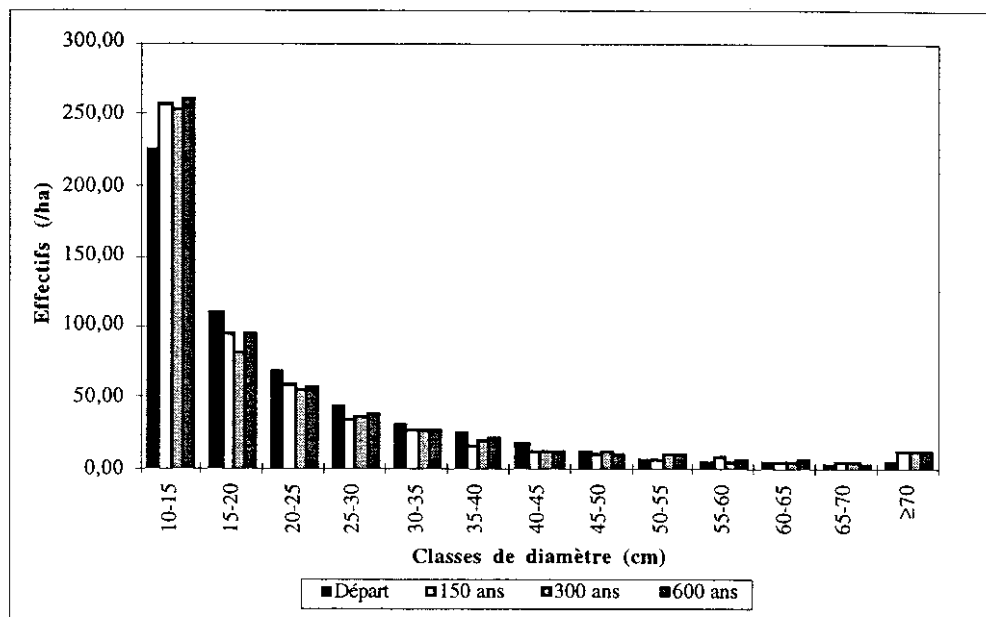


Fig8.5. Evolution de la structure du peuplement au cours de 200 cycles de simulation. La situation initiale est fournie par la parcelle 6 en 1988.

Trois symptômes de dysfonctionnement peuvent être observés sur cet histogramme :

- une nette accumulation des effectifs dans la première classe de diamètre ;
- un rapport élevé entre effectifs dans la première et la deuxième classes de diamètre : il passe de 2,04 en 1988 (situation réelle) à 2,69, 3,06 puis 2,74 respectivement à 150 ans, 300 ans et 600 ans. La distribution a tendance à se creuser et ce problème apparaît dès le 4^{ème} cycle ;
- une accumulation progressive des arbres de gros diamètre dès le premier cycle, avec une stabilisation dans la classe des ≥ 70 cm où l'on trouve entre 9 et 15 individus par hectare à partir du 20^{ème} cycle (contre 5 au départ).

Les structures diamétriques réelle et simulée diffèrent significativement l'une de l'autre à partir du cycle 6 (18 ans), comme le montre la Fig8.6.

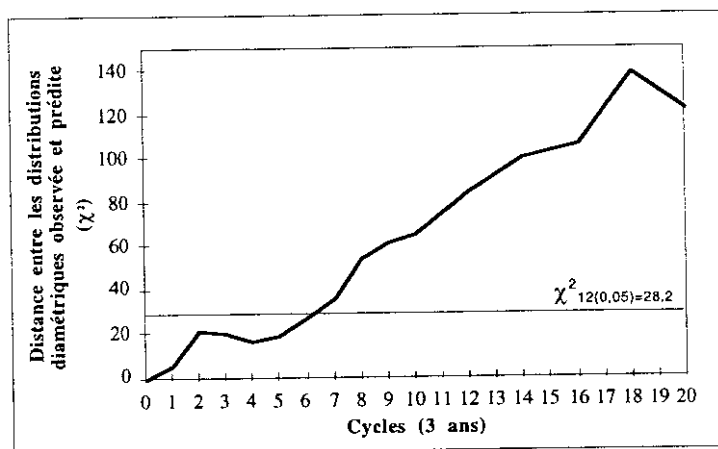


Fig8.6. Evolution de la distance du χ^2 entre distribution observée à t_0 (réelle) et distribution simulée, au cours de 20 cycles de travail. On a reporté sur le graphique la valeur du χ^2 à 12 ddl pour un risque d'erreur $\alpha=0,05$.

Afin de mieux cerner l'origine des dysfonctionnements dans les premières et dernières classes de diamètre, nous avons comparé la dynamique de passage des arbres d'une classe à l'autre ainsi que la mortalité totale touchant chaque classe observée respectivement : (i) sur les deux parcelles témoins P1 et P6 du jeu de calibration et (ii) sur la parcelle simulée. Elles sont illustrées ci-dessous :

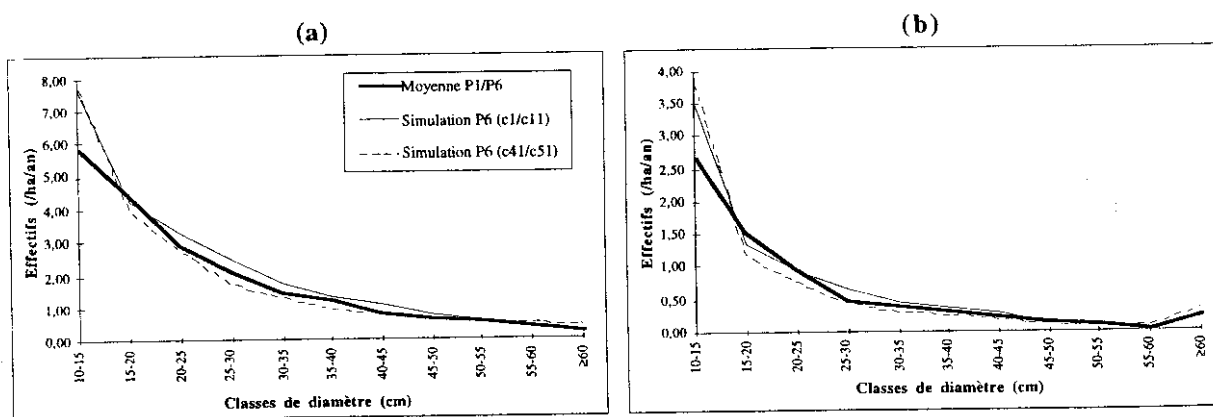


Fig8.7. Comparaison : (a) de la dynamique de passage d'une classe de diamètre à l'autre. Plus exactement : les effectifs figurés sont ceux qui, à un instant donné, proviennent des classes inférieures ; (b) de la mortalité globale dans chaque classe de diamètre, respectivement pour les deux parcelles P1 et P6 (moyennes de 1984 à 1994) et pour le peuplement simulé à partir de la P6 (moyennes des cycles 1 à 11 et des cycles 41 à 51 : respectivement 3 à 33 ans et 123 à 153 ans).

L'excès de recrutement dans la première classe de diamètre apparaît clairement sur la Fig8.7 (a). On remarque qu'elle s'accompagne d'un léger déficit de passage de la première à la deuxième classe, déficit qui a tendance à s'accroître dans le temps. On constate par ailleurs qu'au cours

des premiers cycles, la dynamique de passage d'une classe à l'autre est un peu trop élevée dès la troisième classe, ce qui a pour conséquence une accumulation progressive des individus dans les dernières classes (la classe de diamètre ≥ 60 cm tend à être alimentée de manière anormalement élevée : ce phénomène s'accroît avec le temps). La situation s'inverse par la suite, sans pour autant permettre de combler le déficit des 15-20 cm : cette inversion est liée, comme l'illustre la Fig8.5 (voir structure du peuplement à 150 ans), aux faibles effectifs subsistant dans les classes 15 cm à 50 cm.

Côté mortalité, on peut vérifier sur la Fig8.7 (b) que l'accumulation des individus dans les classes 10-15 cm et ≥ 60 cm s'accompagne d'une augmentation du nombre de morts, et que l'inverse se produit dans les classes intermédiaires. Ces compensations ne suffisent toutefois pas à rétablir une structure normale du peuplement.

Ces graphiques doivent être mis en parallèle avec l'étude des accroissements moyens par classe de diamètre présentée plus haut au § 8.2.1.2. Nous avons vu que les accroissements simulés dans la première classe de diamètre étaient proches des accroissements réels, mais que ceux des classes de diamètre suivantes étaient nettement surestimés : ceci a pour conséquence de « vider » les classes intermédiaires et de provoquer une accumulation dans la dernière classe dans laquelle les accroissements, eux, sont nettement sous-estimés du fait d'une concurrence anormalement élevée. L'augmentation de la mortalité dans cette dernière classe provient à la fois de l'apparition de très gros diamètres (augmentant le risque de CHA1) et de la stagnation relative des accroissements (augmentant le risque de MSP).

Dans toutes les simulations que nous avons réalisées, quelles qu'aient été les conditions initiales et le type de modèle implémenté, nous avons été confrontés au « creusement » de la structure diamétrique, l'intensité du problème pouvant cependant être très variable (voir § 8.2.2.2 et § 8.2.2.3 ci-dessous) : la Fig.a22 en annexe 6 illustre ce problème. Nous revenons sur l'origine probable de ce phénomène au paragraphe 8.4.

8.2.1.4 - Évolution de la structure spatiale

La Fig8.8 ci-dessous représente l'évolution dans le temps des distributions des indices *NBD* et *STT* utilisés respectivement dans le modèle de croissance et dans le modèle de mortalité par chablis primaire et complexe.

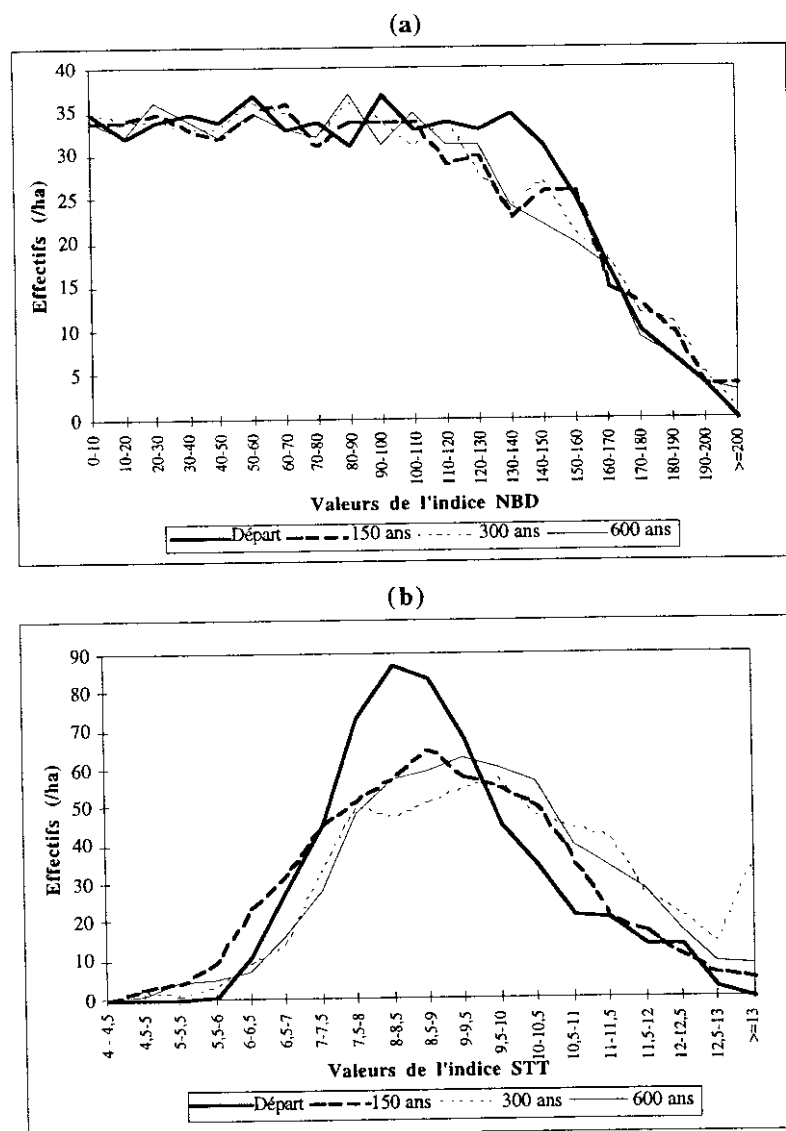


Fig8.8. Evolution de la structuration spatiale du peuplement simulé au cours du temps. (a) : distribution de l'indice *NBD* ; (b) distribution de l'indice *STT*.

On constate que la distribution de l'indice *NBD* reste assez stable dans le temps, ce qui montre que la structuration spatiale observée au départ est globalement maintenue par le simulateur. La distribution de l'indice *STT*, de son côté, tend à se déplacer vers les fortes valeurs : cela traduit l'accumulation, notée plus haut, des individus de gros diamètre. Ces deux observations sont illustrées en annexe 6 par une série de cartes représentant les arbres de la parcelle 6 à différents stades de simulation (voir Fig.a25 à a29).

8.2.1.5 - Quelques trajectoires individuelles

La Fig8.9 ci-dessous montre l'évolution, pendant 50 cycles (150 ans), du diamètre de dix arbres choisis dans la classe de diamètre 10-15 cm au démarrage d'une simulation réalisée avec le jeu de paramètres n°1 du modèle [14]. Parmi ces arbres figurent ceux qui présentent respectivement le plus fort et le plus faible accroissements entre le 1^{er} et le 50^{ème} cycles (courbes rouge et noire). Il s'agissait pour nous de vérifier l'existence de palliers dans la croissance correspondant à des périodes de forte pression environnementale, suivis de redémarrages soit à l'occasion d'un allègement de cette pression, soit de manière aléatoire : une quantification de ces phénomènes resté à effectuer, de même qu'une comparaison avec les données réelles que peut fournir le dispositif du BAFOG (quatre parcelles installées en 1954 à Saint-Laurent du Maroni et ayant, depuis, fait l'objet d'inventaires plus ou moins réguliers : voir Gazel, 1983, Collinet, 1993b) avec 40 ans de recul.

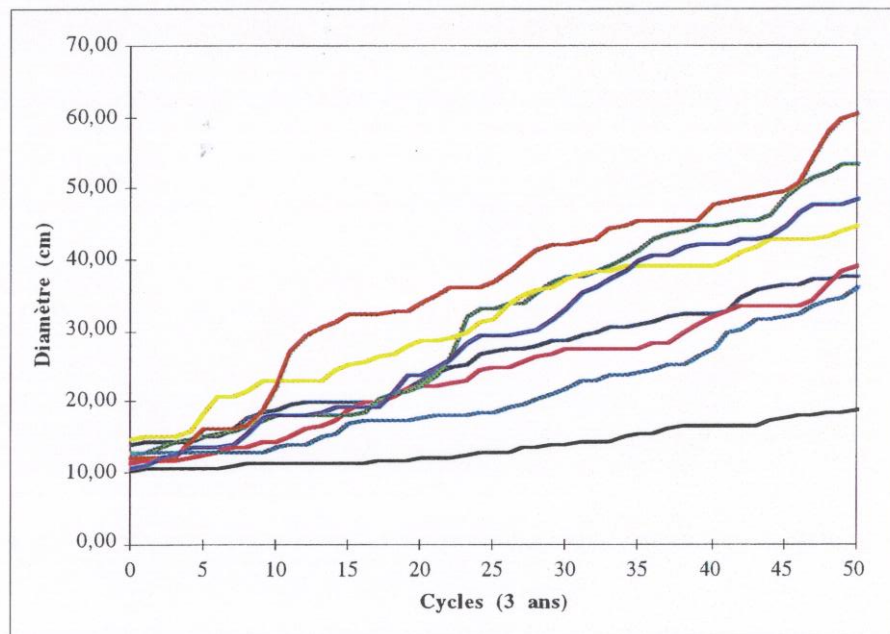


Fig8.9. Exemple de courbes de croissance simulées pour différents individus de la classe de diamètre 10-15 cm au démarrage. Les courbes rouge et noire appartiennent aux deux arbres ayant respectivement présenté le plus fort et le plus faible accroissements entre le 1^{er} et le 50^{ème} cycles.

On peut noter sur ce graphique que l'individu « dominant » dont la courbe rouge décrit les accroissements au cours du temps a changé de statut en quelques années passant d'une situation de dominé de diamètre inférieur à 20 cm à une situation de dominant, au-delà du diamètre 30 cm : tout se passe comme si cet individu était passé dans la canopée durant cet intervalle. En comparaison, l'individu décrit par la courbe verte aurait « traîné » plus longtemps en sous-étage avant d'effectuer son passage, lui aussi avant le diamètre 30 cm.

A titre informatif, nous reportons ci-dessous un graphique tiré de Enright et Hartshorn (1981), représentant l'accroissement de six représentants de l'espèce *Araucaria hunsteinii*, conifère présente en forêt dense tropicale humide de Nouvelle-Guinée Papouasie. Les courbes représentées ont été obtenues à partir d'une analyse de cernes et d'une datation au Carbone 14 :

en abscisse figure le rayon cumulé de chaque individu et en ordonnée le nombre de cerne concernés, ce nombre pouvant être assimilé à un nombre d'années.

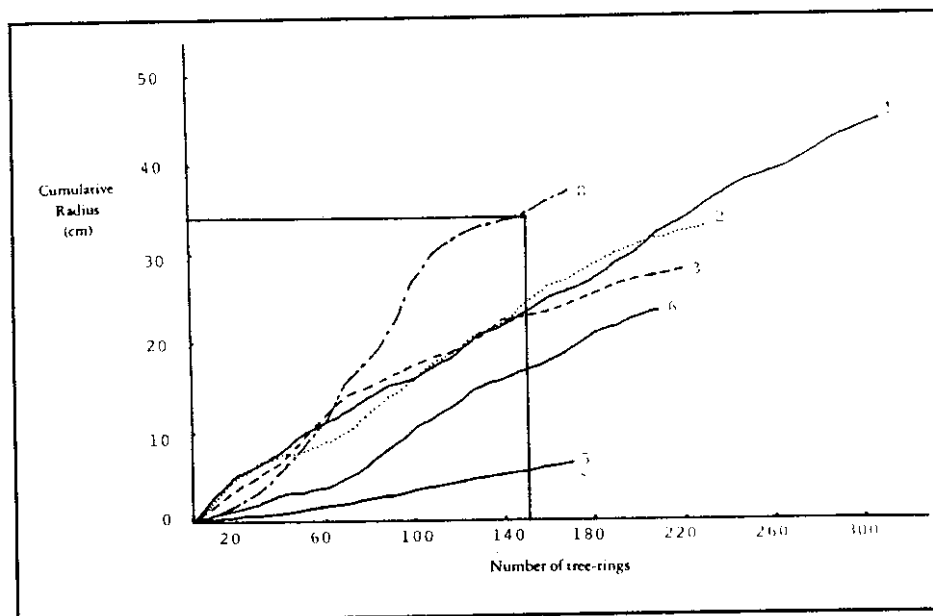


Fig8.10. « Rates of growth as indicated by tree-ring width for *A. hunsteinii* ». Graphique tiré de Enright et Hartshorn (1981).

Il est particulièrement intéressant de constater (pour la comparaison avec la Fig8.9, attention à l'échelle des ordonnées : rayon (cm) et non diamètre (cm) et à l'échelle des abscisses : temps en années et non cycle de trois ans) la similitude des évolutions, notamment en ce qui concerne l'arbre numéroté 8 (dominant) à comparer avec la courbe rouge de notre graphique, et l'arbre numéroté 5 (dominé) à comparer avec la courbe noire de notre graphique. A 150 ans, l'*A. hunsteinii* n°8 fait à peu près 68 cm de diamètre, le n°5 à peine plus de 10 cm de diamètre : nos deux individus « rouge » et « noir » atteignent alors respectivement 61 et 19 cm de diamètre.

8.2.2 - Influence de différents facteurs

8.2.2.1 - Influence de la taille de la parcelle

Toutes les simulations sont réalisées dans un contexte toroïdal. Les indices de compétition individuels étant calculés sur des superficies circulaires de 30 m de rayon, on pouvait s'attendre à observer des dysfonctionnements sur des parcelles initiales trop petites.

De fait, aucune simulation réalisée sur des sous-parcelles de un hectare ne présente de comportement stable. On assiste systématiquement à une augmentation lente et continue de la surface terrière, s'accompagnant logiquement d'une diminution des effectifs par suite de l'action indirecte des gros individus sur le recrutement. Ce phénomène disparaît complètement sur les parcelles entières de 6,25 ha. Une étude systématique de résultats de simulation sur des sous-parcelles de taille croissante entre un hectare et 6,25 ha permettrait d'indiquer une valeur critique ; plus faible que 6 ha, elle permettrait de gagner du temps sur les expériences (répétitions en particulier).

8.2.2.2 - Influence des paramètres du modèle de croissance

Nous avons comparé les résultats obtenus en utilisant soit le modèle [13], soit le modèle [14] muni du jeu de paramètres n°2, pour décrire les accroissements dans le modèle de dynamique global. La situation initiale est toujours fournie par la parcelle 6 en 1988. L'évolution des variables globales effectifs et surface terrière par hectare est représentée sur la Fig8.11 ci-dessous.

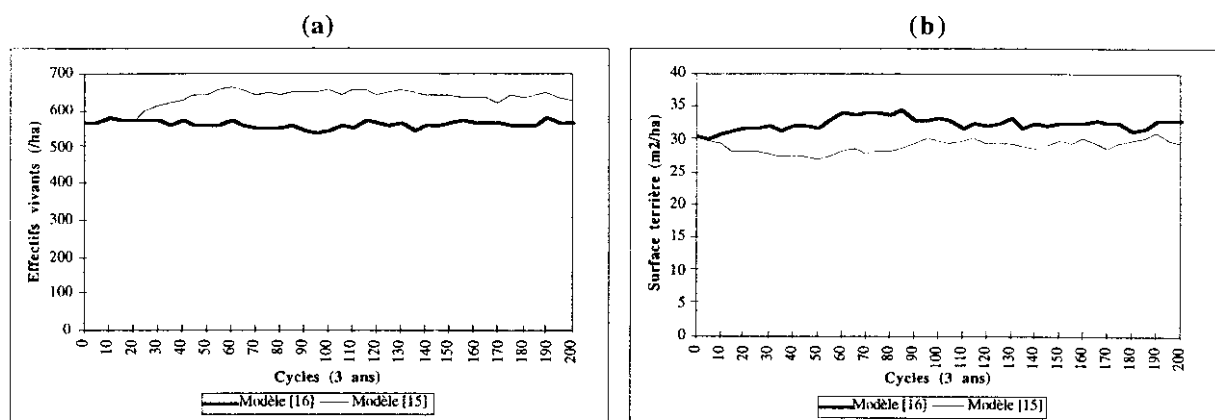


Fig8.11. Evolution (a) des effectifs totaux de plus de 10 cm de diamètre et (b) de la surface terrière correspondante, ramenés à l'hectare, au cours de 200 cycles de simulation. La situation initiale est fournie par la parcelle 6 en 1988. Deux modèles de croissance sont utilisés : [13] et [14], jeu n°2 (voir Tableau 8.2).

Une comparaison rigoureuse des résultats nécessiterait la réalisation de répétitions : les statistiques fournies dans le tableau qui suit ne sont indicatives que de tendances.

Tableau 8.7. Comparaison des résultats fournis par deux simulations de 200 cycles utilisant soit le modèle de croissance [13], soit le modèle [14].

Statistiques		Modèle [13]		Modèle [14]	
		N (/ha)	G (m ² /ha)	N (/ha)	G (m ² /ha)
Moyenne	Toutes données	632	28,9	566	32,7
Variance	“	676	1,0	91	1,0

Les fortes valeurs observées sur la variance des effectifs dans le cas « modèle [13] » s'expliquent par la dérive observée au cours des 50 premiers cycles, relativement au cas « modèle [14] » qui reste très stable dès le départ. A partir du 50^{ème} cycle, les deux variances redeviennent comparables (moyenne=644 et variance=89 pour le cas du modèle [13]).

Les effectifs du peuplement simulé en utilisant le modèle [13] se stabilisent autour d'une valeur moyenne significativement plus élevée (seuls les 150 derniers cycles sont pris en compte) que celle observée dans l'autre cas. La conclusion est inverse pour la surface terrière. L'évolution des structures diamétriques de ce peuplement est illustrée par la Fig8.12 page suivante.

L'histogramme doit être comparé à celui que nous avons représenté Fig8.5 pour le modèle de croissance [14]. Il indique l'origine de l'évolution observée des variables globales à savoir une nette diminution de l'accumulation des effectifs dans la dernière classe de diamètre : 7 à 9 individus de plus de 70 cm, valeur proche de la situation initiale et presque moitié moindre que celle observée pour le modèle [14]. Ce faisant, cependant, la surface terrière accumulée n'est

plus suffisante pour que le recrutement reste limité à des valeurs raisonnables : il passe à 9,4 individus par hectare et par an en moyenne, malgré l'augmentation de la mortalité dans la première classe de diamètre.

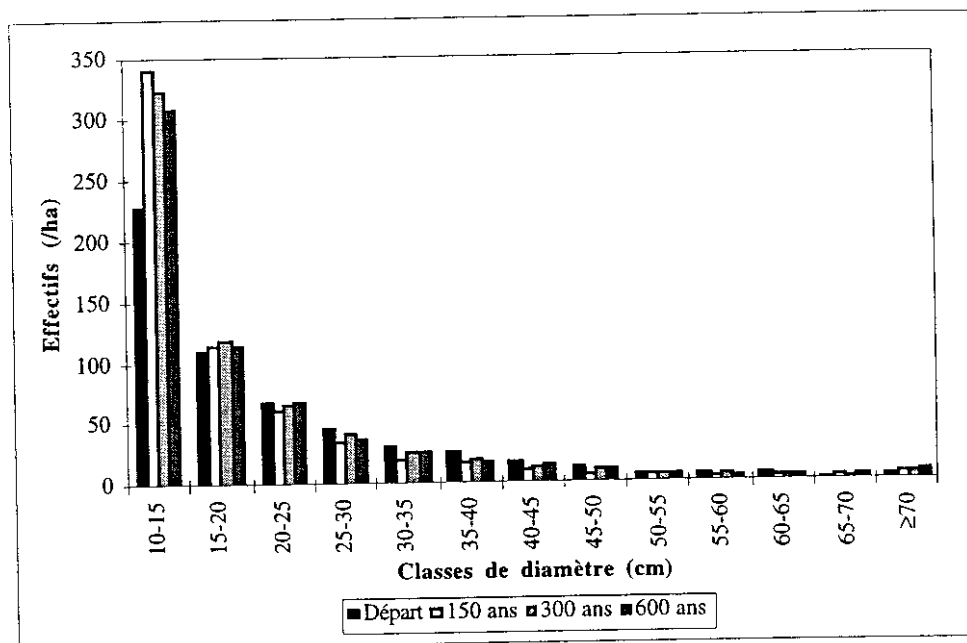


Fig8.12. Evolution de la structure du peuplement au cours de 200 cycles de simulation. La situation initiale est fournie par la parcelle 6 en 1988 et le modèle de croissance utilisé est le modèle [13].

Le nombre d'individus pouvant atteindre de grandes tailles est limité par la valeur des paramètres du modèle de croissance [13], en particulier le paramètre K. La Fig4.11 (a) du § 4.5.2.3 (chapitre 4) montre que, dans les meilleures conditions environnementales possibles, aucun arbre ne dépassera 115-120 cm de diamètre avec des accroissements moyens devenant très faibles dès 100 cm de diamètre et donc un risque de mortalité sur pied accru. Le modèle [14] (voir Fig4.11 (b)) laisse beaucoup plus de possibilité aux individus d'atteindre de gros diamètres et de subsister sans risque dans la classe des ≥ 70 cm.

L'écart entre distribution diamétrique simulée et observée sur la parcelle 6 en 1988 devient « significatif » dès le cycle 5 pour atteindre des valeurs nettement supérieures à celles obtenues lorsque l'on utilise le modèle de croissance [14] (voir Fig8.13).

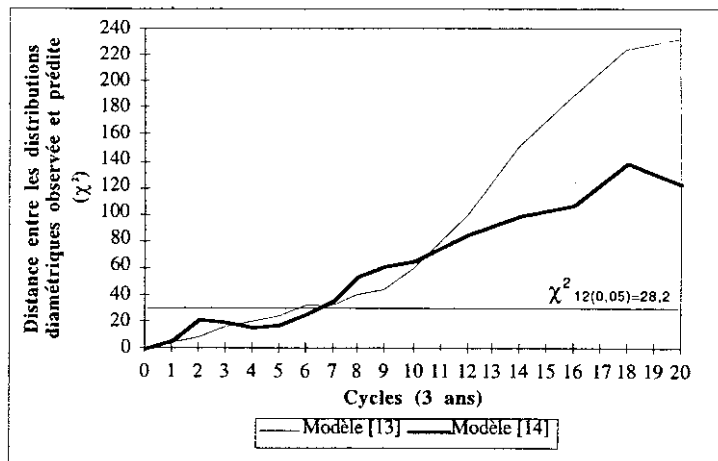


Fig8.13. Evolution de la distance du χ^2 entre distribution observée à t_0 (réelle) et distribution simulée au cours de 20 cycles de travail, en fonction du modèle de croissance utilisé. On a reporté sur le graphique la valeur du χ^2 à 12 ddl pour un risque d'erreur $\alpha=0,05$.

8.2.2.3 - Influence de la composante aléatoire du modèle de croissance et de ses caractéristiques

Nous avons illustré ci-dessous le comportement du simulateur dans deux cas particuliers :

- celui où l'on supprime l'autocorrélation de la composante aléatoire du modèle de croissance ;
- celui où l'on supprime la composante aléatoire (modèle de croissance déterministe).

La référence reste le modèle de croissance [14] avec autocorrélation.

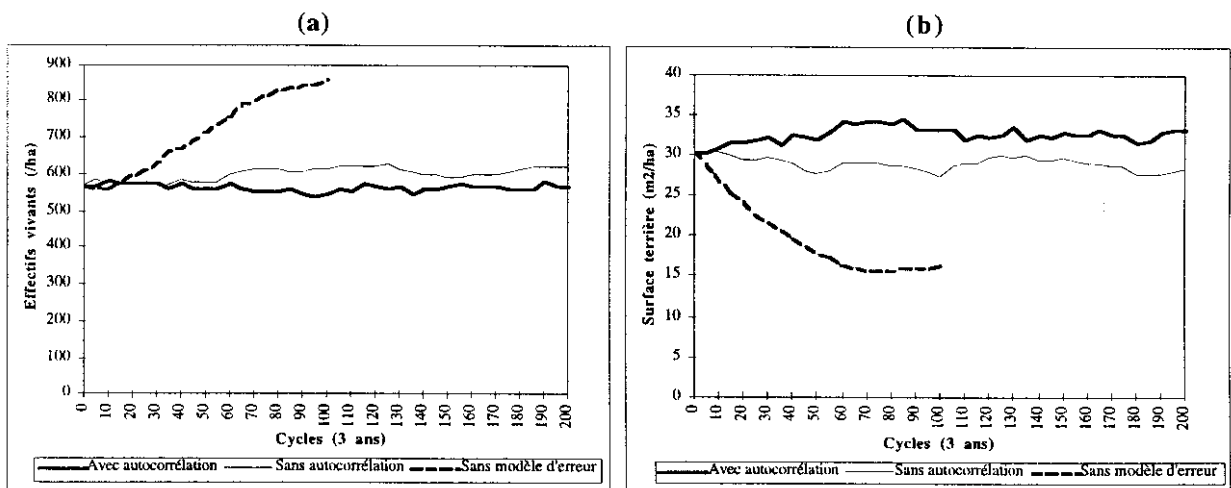


Fig8.14. Evolution (a) des effectifs totaux de plus de 10 cm de diamètre et (b) de la surface terrière correspondante, ramenés à l'hectare, en cours de simulation. La situation initiale est fournie par la parcelle 6 en 1988. On compare trois situations : modèle de croissance [14] avec autocorrélation étudié précédemment, modèle de croissance sans autocorrélation et modèle de croissance sans composante aléatoire.

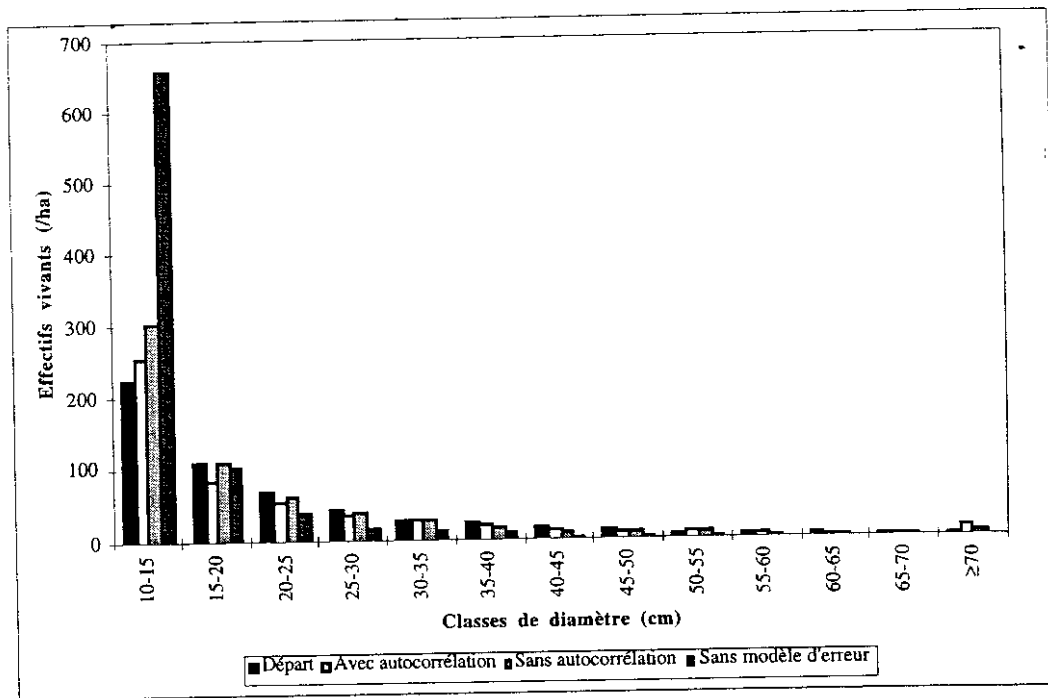


Fig8.15. Comparaison des structures diamétriques au 100^{ème} cycle de simulation, selon les caractéristiques de la composante aléatoire utilisée dans le modèle de croissance (avec autocorrélation, sans autocorrélation, sans composante aléatoire). La situation initiale est fournie par la parcelle 6 en 1988.

La composante aléatoire du modèle de croissance joue un rôle d'autant plus important que le pouvoir explicatif de la partie déterministe est faible en l'absence de distinction spécifique. Lorsque l'on supprime cette composante, deux individus de même taille, soumis au même type de pression environnementale, voient leur diamètre s'accroître exactement de la même manière c'est-à-dire très faiblement dans les petites classes de diamètre. Le problème provient, à la base, du mode de calcul de l'indice de compétition : réalisé sur une superficie trop importante, il tend à moyenniser de manière excessive les caractéristiques de l'environnement local, ce d'autant plus que les sujets étudiés sont de petite taille : cela renforce *de facto* le risque de fonctionnement homogène de ces individus. Aucun arbre n'ayant la possibilité « d'échapper » à la concurrence, cela se traduit par une forte accumulation de petites tiges poussant de plus en plus lentement. L'alimentation des grandes classes de diamètre ne se produit plus et au 100^{ème} cycle, moins de 5 individus par hectare font plus de 50 cm de diamètre. La surface terrière se stabilise à partir du 60^{ème} cycle à une valeur moyenne de 15-16 m²/ha. Cette faible valeur entretient un niveau élevé de recrutement (15 à 16 individus /ha /an à partir du 60^{ème} cycle) qui accentue le phénomène d'accumulation dans les petites classes. La mortalité sur pied augmente de façon importante (6,34 individus/ha/an, soit à peu près le double de notre situation de référence : voir Tableau 8.6) mais pas suffisamment pour enrayer le phénomène.

Lorsque l'on maintient la composante aléatoire du modèle de croissance mais en supprimant l'autocorrélation entre accroissements prédits successifs, le problème de la sortie des individus de la première classe de diamètre est partiellement résolu : le comportement des variables globales et la structuration du peuplement sont nettement améliorés. La solution n'est cependant que partielle car un petit individu qui a vu son accroissement augmenter au cours d'un cycle grâce à la valeur prise par sa composante aléatoire n'a aucune raison particulière de voir cet

accroissement se maintenir au cours du cycle suivant. Finalement, les résultats obtenus sont très proches de ceux que l'on peut observer en utilisant le modèle de croissance [13] même si l'origine du dysfonctionnement est différente : une accumulation encore trop élevée de petites tiges due au faible nombre d'individus qui quittent la première classe de diamètre limite l'accumulation des grosses tiges, fait baisser la valeur de la surface terrière et entretient un recrutement également élevé.

Ce type de phénomène peut encore être observé même quand on introduit une autocorrélation :

- si la variance imposée à la composante aléatoire est trop faible : nous avons ainsi été conduits à travailler avec $\text{var}(\varepsilon_i) = 0,200$ au lieu de $\text{var}(\varepsilon_i) = 0,123$ comme l'aurait voulu la variance résiduelle observée après ajustement des modèles [13] et [14] (voir Tableau 4.4 au § 4.5.2.3) ;
- si l'autocorrélation introduite est trop faible, ce qui est évident. A l'inverse, il faut noter que nous n'avons pu conserver une autocorrélation $\rho=0,51$ comme le suggéraient les résultats obtenus au § 4.6.3 : l'utilisation de cette valeur se traduisait par une accumulation trop rapide des individus dans les grandes classes de diamètre, une augmentation de la surface terrière et une diminution logique du recrutement aboutissant à un déclin progressif de l'effectif total sur la parcelle. Nos simulations de référence ont donc été obtenues en utilisant la valeur $\rho=0,46$.

Remarque : l'introduction d'une autocorrélation entre valeurs prédites successives tend à faire augmenter la variance de cette valeur avec le temps. Le fait que nous ayons travaillé dès le départ avec une variance $\text{var}(\varepsilon_i)$ artificiellement forte peut expliquer qu'il n'ait pas été possible de maintenir ρ à sa valeur théorique et qu'il ait fallu l'ajuster « à la baisse ».

8.2.2.4 - Influence de la situation de départ

Etant donné le modèle de croissance [14] avec autocorrélation, nous avons comparé l'évolution du peuplement simulé en utilisant chacune des trois parcelles témoins prises à $t_0=1988$ comme situation de départ. Les principaux résultats sont illustrés par la Fig8.16 page suivante ; la valeur des effectifs et de la surface terrière en 1988, sur chacune des trois parcelles, figure dans le Tableau 8.8.

Si les deux parcelles 1 et 6 sont comparables, y compris en ce qui concerne la structure diamétrique de leur peuplement (voir Fig8.18), la parcelle 11 diffère nettement comme le laissait déjà supposer la présentation faite au chapitre 1. Il s'agit de la parcelle qui, en situation non perturbée, possède le plus fort effectif par hectare du dispositif (mais pas la plus forte surface terrière car les arbres de grande taille y sont relativement peu fréquents : ceci est à mettre en parallèle avec des caractéristiques pédologiques sans doute particulières).

Sur la parcelle 1 : les effectifs en « surnombre » dans les quatre premières classes de diamètre alimentent rapidement les grandes classes où ils s'accumulent. En conséquence, la surface terrière augmente jusqu'au 35^{ème} cycle et ralentit (légèrement) le recrutement : la tendance s'inverse alors. Le résultat en est une fluctuation de faible amplitude de période 80 à 100 cycles. Si l'on poursuit la simulation au-delà des 200 cycles, on voit cette fluctuation disparaître rapidement et les caractéristiques redeviennent les mêmes que celles obtenues à partir de la parcelle 6. Les temps de demi-vie calculés à partir de 20 répétitions sont identiques à ceux obtenus sur la parcelle 6.

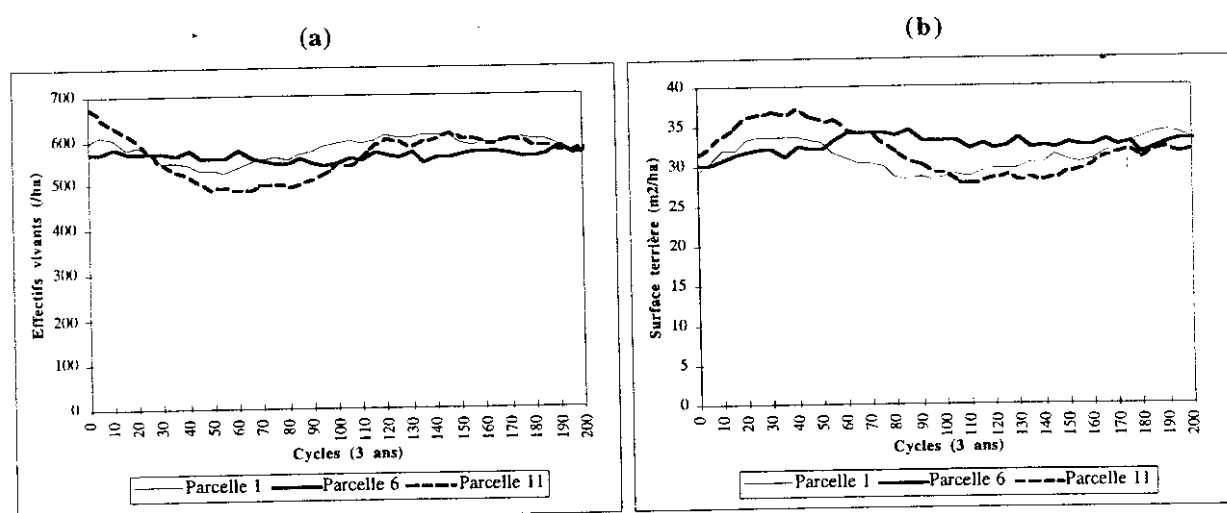


Fig8.16. Evolution comparée des variables globales du peuplement en fonction de la parcelle témoin ayant fourni la situation initiale en 1988. (a) Effectifs totaux de plus de 10 cm de diamètre et (b) surface terrière correspondante, ramenés à l'hectare.

Tableau 8.8. Caractéristiques du peuplement en 1988 sur les parcelles témoins.

Parcelles (témoins)	Effectifs vivants ≥ 10 cm (/ha) en 1988	Surface terrière (m ² /ha) en 1988
P1	598	29,4
P6	575	30,7
P11	680	32

Sur la parcelle 11 se produit exactement le même phénomène mais de manière beaucoup plus prononcée eu égard à la situation de départ : les effectifs en surnombre provoquent une forte augmentation de la surface terrière et l'enchaînement des événements est le même que celui que nous venons de décrire. Les fluctuations se font sur une période un peu plus importante et surtout avec une amplitude plus grande, le retour à la « normale » se faisant au-delà du 200^{ème} cycle. L'influence des variations de la surface terrière totale sur le recrutement et la mortalité par chablis est illustrée sur la Fig8.17 ci-dessous : elle montre qu'il faut une augmentation assez considérable de la surface terrière globale du peuplement (plus de 4 m²/ha) pour que l'effectif recruté par hectare et par an soit réduit de deux individus.

La baisse globale du taux de mortalité liée à la baisse du taux de chablis (6,9 morts/ha/an pendant les 80 premiers cycles, à comparer avec une moyenne de 8,1 obtenue sur la même période à partir de la parcelle 6) explique que le temps de demie-vie observé soit supérieur d'un cycle sur cette parcelle : 20 répétitions nous ont indiqué 13 fois un temps de 18 cycles, 5 fois un temps de 19 cycles et 2 fois un temps de 17 cycles, soit une moyenne de 54 ans au lieu des 76 ans indiqués par Durrieu de Madron (1993).

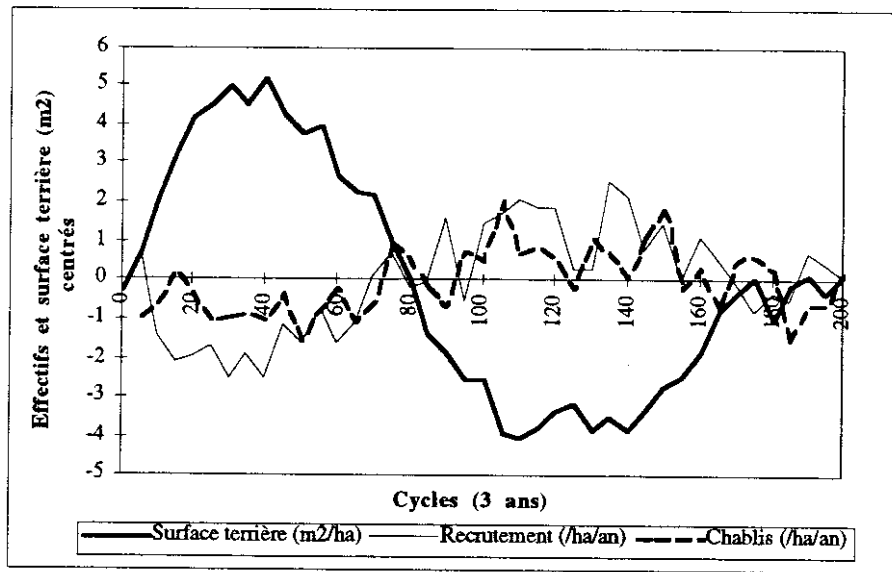


Fig8.17. Influence de la surface terrière totale sur le recrutement et la mortalité par chablis (on a représenté les variations des différentes variables autour de leur moyenne). La situation de départ est fournie par la parcelle 11 en 1988 et la simulation couvre 200 cycles.

Avec le temps, le peuplement simulé tend vers une situation « d'équilibre » (=stationnaire) identique quelle que soit la parcelle ayant fourni la situation de départ comme en témoigne l'évolution comparée des structures diamétriques (Fig8.18) et l'évolution de la distance du χ^2 calculée entre chaque distribution respectivement à t_0 et à $t=200$ cycles : elle passe de 10 (distance P1/P6) et 27 (distance P6/P11) à moins de 4 quel que soit le couple considéré. Nous revenons sur cette question au § 8.4.

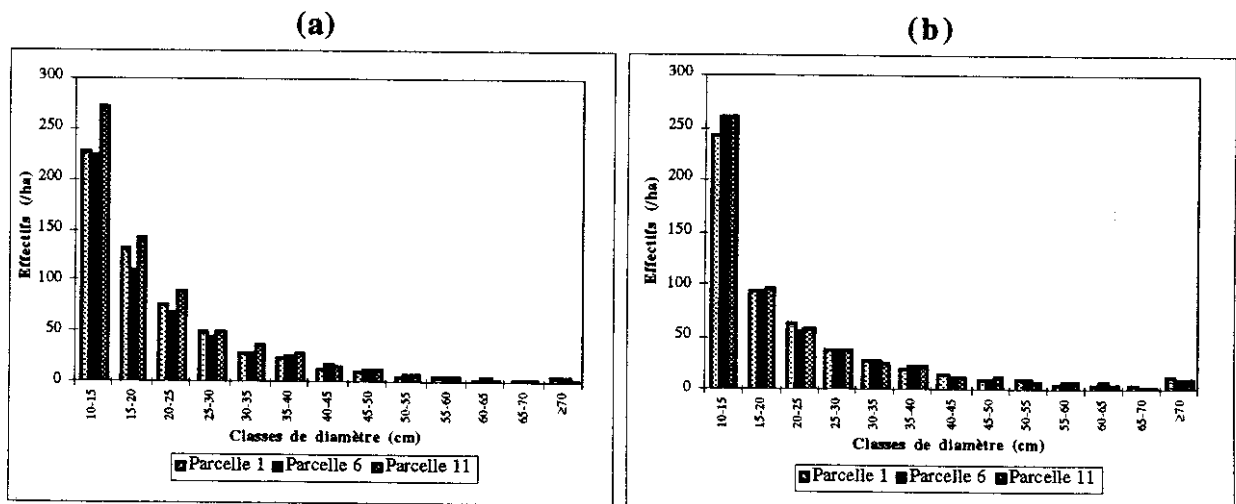


Fig8.18. Comparaison des distributions diamétriques caractérisant le peuplement simulé : (a) au départ (situation réelle) et (b) à $t=200$ cycles, en fonction de la parcelle témoin qui a fourni la situation initiale.

8.3 - Dynamique d'un peuplement gris perturbé

Notre principal objectif ici était de vérifier que quelle que soit l'intensité de la perturbation subie par le peuplement, celui-ci évolue vers une situation stable proche de la situation de référence

fournie par la parcelle 6 au 200^{ème} cycle. Pour cela, nous avons utilisé deux parcelles ayant subi des traitements contrastés (parcelle 9 : T₁ et parcelle 8 : T₃) ainsi qu'une parcelle « vide » pour reproduire une coupe à blanc : l'utilisation de situations fournies par des parcelles réelles nous a permis de comparer les évolutions simulées par SELVA à celles prédites par le modèle matriciel de Favrichon (1995).

Remarque : différentes expériences de perturbation artificielle de la parcelle 6 ont également été réalisées mais les résultats qualitatifs obtenus étant les mêmes, nous ne les présentons pas ici.

8.3.1 - Influence de l'intensité des perturbations à t₀

L'évolution des variables globales du peuplement en fonction des quatre situations de départ : parcelle 6 (T₀), parcelle 9 (T₁), parcelle 8 (T₃) et parcelle vide est illustrée sur la figure ci-dessous.

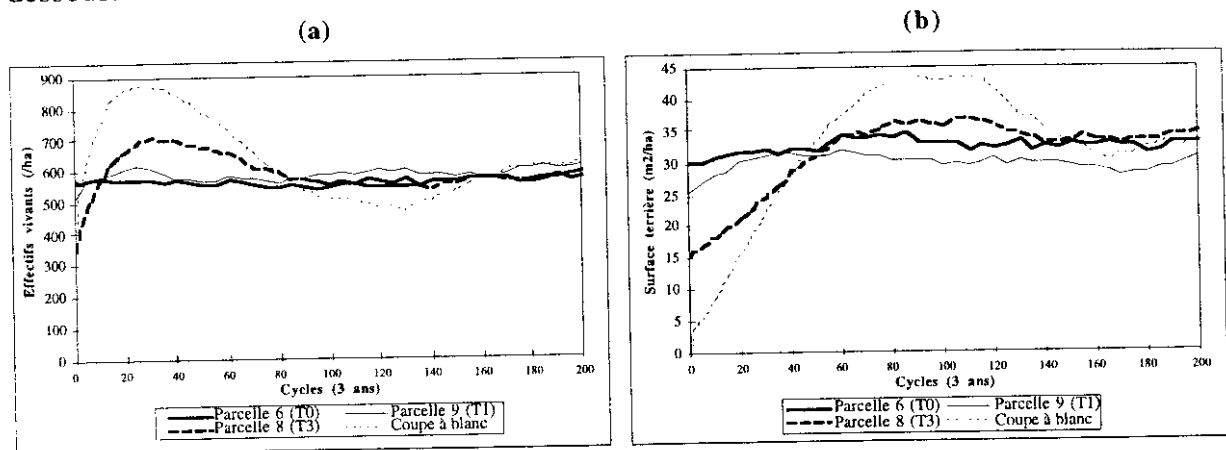


Fig8.19. Evolution comparée des variables globales du peuplement en fonction de la parcelle qui a fourni la situation initiale en 1988. (a) Effectifs totaux de plus de 10 cm de diamètre et (b) surface terrière correspondante, ramenés à l'hectare.

La perturbation de départ est suivie par une phase d'augmentation des effectifs et de la surface terrière : les maxima sont atteints respectivement aux alentours du 30^{ème} cycle (20^{ème} cycle pour la parcelle 9) et du 100^{ème} cycle (50^{ème} cycle pour la parcelle 9). Une régulation par la compétition s'opère ensuite et les deux variables voient leur valeur diminuer. Le retour à des fluctuations de faible amplitude autour de l'effectif moyen (effectifs de la parcelle 6) se fait dès le 100^{ème} cycle pour les deux parcelles 8 et 9. La situation est plus confuse en ce qui concerne les surfaces terrières et aurait nécessité à la fois de représenter une évolution sur davantage de cycles et de réaliser des répétitions.

La parcelle coupée à blanc est celle qui présente les fluctuations de plus forte amplitude ce qui est logique. Le peuplement reconstitué tend lui aussi vers un état stable autour des valeurs caractéristiques de la parcelle 6.

Nous avons représenté ci-dessous l'évolution du recrutement, de la mortalité sur pied et de la mortalité par chablis dans le peuplement simulé à partir de la parcelle 8. Le recrutement reste important pendant les 40 premiers cycles, jusqu'à ce que la surface terrière atteigne des valeurs comparables à celles de la parcelle 6. Pendant les quatre premiers cycles, le recrutement moyen est de 18 individus/ha, soit une valeur comparable à celle observée dans les parcelles ayant subi

le traitement.3 (voir Fig1.12, § 1.2.4.1). Pendant les 10 premiers cycles, la mortalité sur pied reste faible du fait d'une augmentation généralisée des accroissements, en particulier dans les petites classes de diamètre. Les fluctuations initiales de la mortalité par chablis (dont la valeur reste plus élevée que la moyenne pendant les 40 premiers cycles) sont plus difficiles à interpréter. Dans les trois cas, le retour à des fluctuations normales s'effectue aux alentours du 70^{ème} cycle (comparer avec la Fig8.19 (a)).

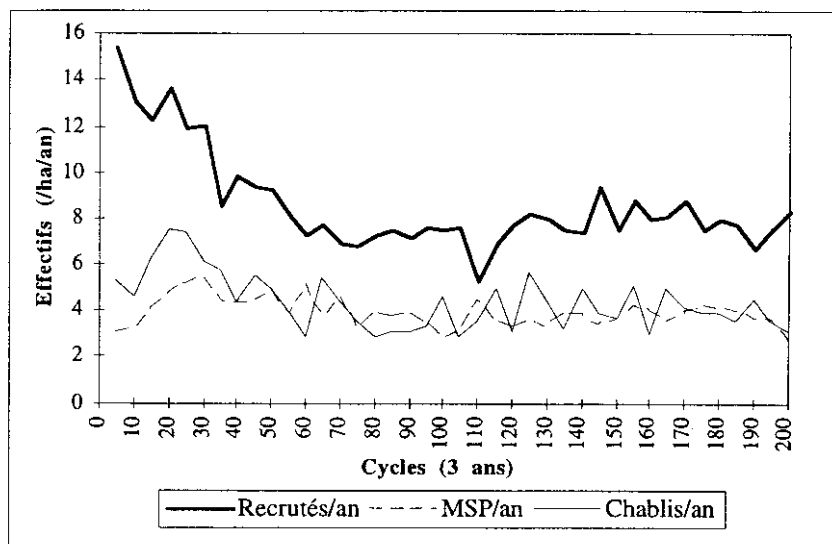


Fig8.20. Evolution du recrutement, de la mortalité sur pied et des chablis au cours d'une simulation de 200 cycles prenant la parcelle 8 en 1988 comme situation initiale.

Au bout de 200 cycles, aucune distribution diamétrique ne diffère significativement des autres (voir Fig8.21).

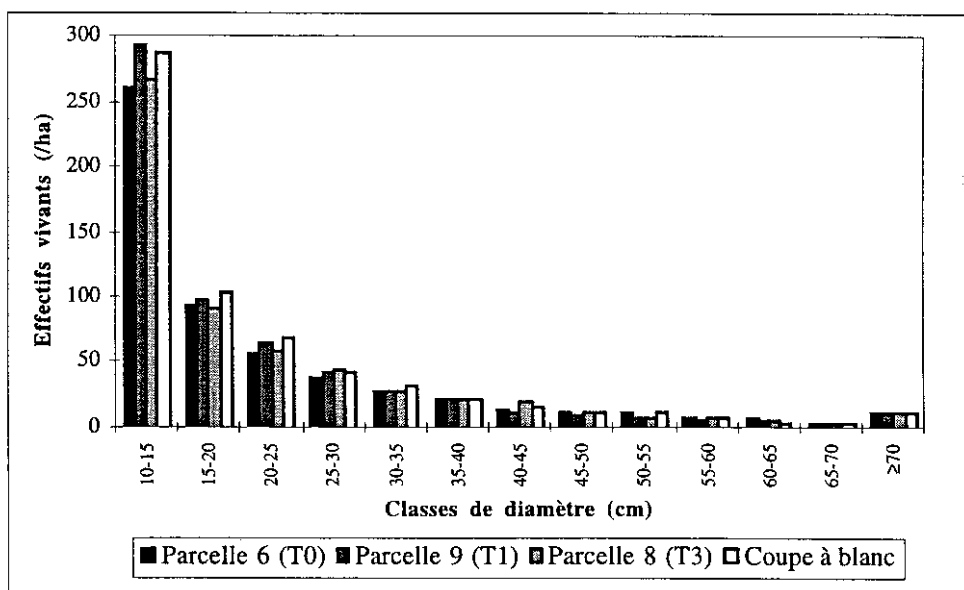


Fig8.21. Comparaison des distributions diamétriques simulées au bout de 200 cycles, en fonction des parcelles utilisées pour fournir la situation initiale.

8.3.2 - Comparaison avec les résultats obtenus à partir du modèle matriciel de Favrichon (1995)

Chacune des évolutions observées à partir de situations initiales perturbées a été comparée aux résultats fournis, dans les mêmes conditions, par le modèle matriciel de Favrichon utilisé sous sa forme déterministe (voir présentation rapide en annexe 2, § 2). Les données reprises dans le graphique qui suit sont issues :

- soit des graphiques présentés dans son mémoire de thèse. C'est le cas : (i) de la simulation sur la parcelle 9 avec utilisation de groupes d'espèces ; (ii) de la simulation à partir d'une coupe à blanc ;
- soit de simulations réalisées pour nous par l'auteur. A noter que les situations initiales sur les parcelles 8 et 9 sont reproduites par application d'un modèle de dégât d'exploitation qui sous-estime la mortalité réelle observée ; cela explique le décalage observé à l'origine sur les graphiques (a), (b), (c) et (d) de la Fig8.22.

Les données de situation réelle concernant la parcelle « vide » sont tirées en partie de Moassa (1993) et proviennent du suivi de la parcelle ARBOCEL, coupée à blanc en 1976 (piste de Saint-Elie et dispositif ECEREX : voir Sarrailh, 1990).

La Fig8.22 page suivante présente les résultats obtenus en utilisant chacune des trois parcelles 9, 8 et « vide » comme situation initiale.

Bien que l'absence de répétitions rende difficile une comparaison correcte de nos résultats avec ceux de Favrichon, différents points peuvent être notés :

- d'une manière générale, les évolutions reproduites par SELVA sont beaucoup plus lentes que celles reproduites par le modèle matriciel et ce phénomène est d'autant plus sensible que la perturbation initiale est plus forte. Les effectifs simulés par le modèle matriciel moyen atteignent un plateau de stabilité en 50 ans environ (une centaine d'années pour la surface terrière) que l'on parte de la parcelle 9 ou de la parcelle 8 et cette période est à peine doublée dans le cas de la coupe à blanc. Le temps nécessaire à la stabilisation du peuplement simulé par SELVA est considérablement plus long lorsque les perturbations sont fortes (parcelle 8 et coupe à blanc). On peut voir que les pics de surface terrière sont décalés d'environ 50 cycles dans ces deux derniers cas, soit 150 ans. La comparaison avec les données réelles issues de la parcelle ARBOCEL illustre l'intensité du décalage (voir également le Tableau 8.9 ci-dessous), et le fait que le comportement du modèle matriciel est, de ce point de vue, nettement plus réaliste ;
- dans les peuplements simulés avec SELVA, on observe systématiquement, après perturbation, un pic dans les effectifs (très léger pour la parcelle 9) d'autant plus important que la parcelle a été fortement traitée. Le modèle matriciel moyen ne produit ce comportement que pour des perturbations très fortes, plus intenses que celles correspondant au traitement 3 (Favrichon, *comm. pers.*) ; par contre, lorsque les groupes d'espèces sont pris en compte un tel type de comportement est reproduit par le modèle matriciel dès les traitements intermédiaires de type 2 de Paracou. A noter que le pic des effectifs produit par le modèle matriciel après coupe à blanc n'est pas réaliste (Favrichon, 1995) et que, au retard près, le comportement présenté par SELVA paraît plus raisonnable ;

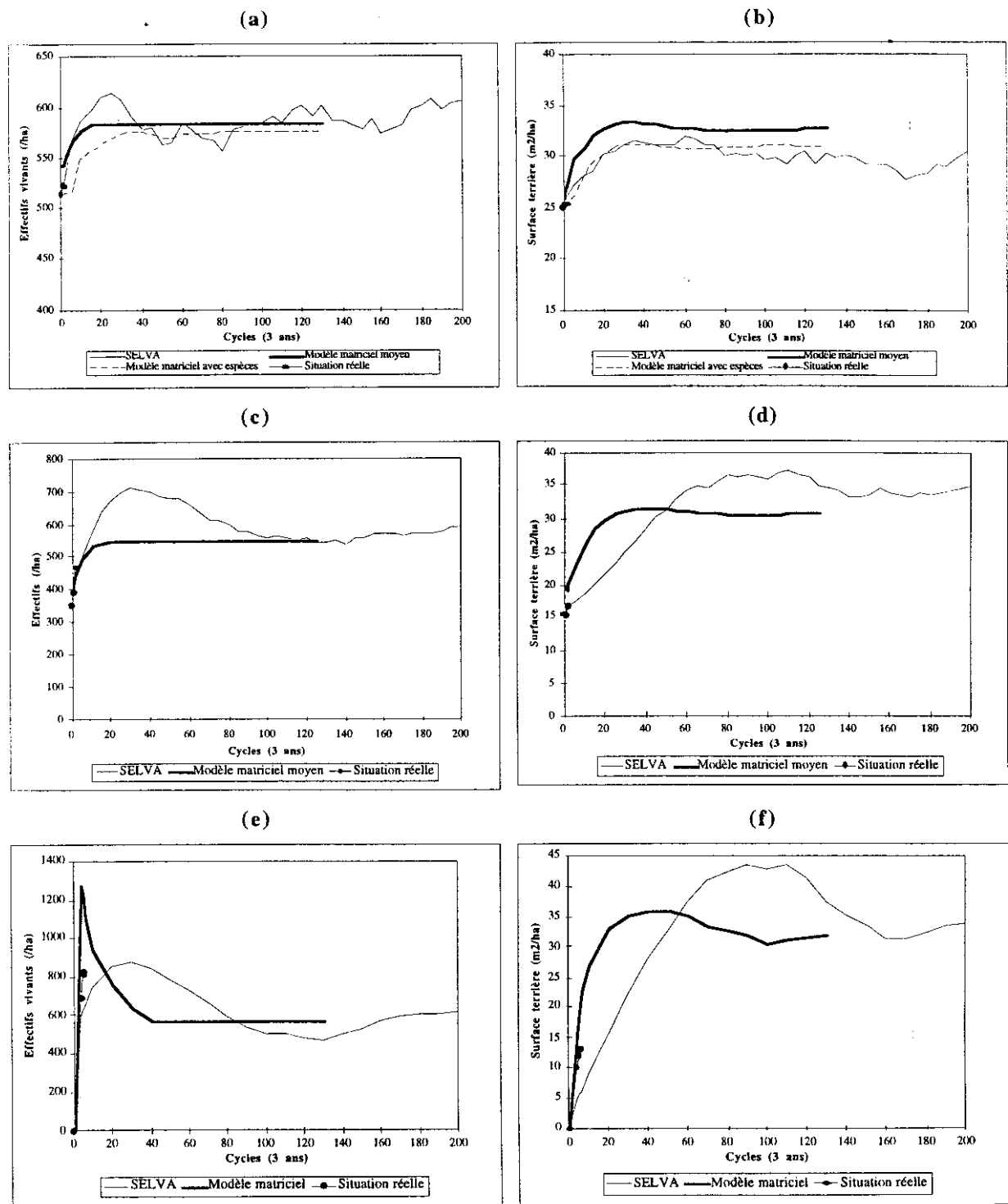


Fig8.22. Evolution comparée des variables globales du peuplement simulé soit par SELVA, soit à l'aide du modèle matriciel de Favrichon (1995). Les situations initiales sont fournies par (a) et (b) : la parcelle 9, (c) et (d) : la parcelle 8, (e) et (f) : une parcelle vide. On représente à chaque fois effectifs et surface terrière ramenés à l'hectare. **Attention :** l'échelle des ordonnées des graphiques n'est pas comparable d'un graphique à l'autre.

- en ce qui concerne l'évolution à moyen et long terme des effectifs, on constate que quel que soit le traitement, une fois le peuplement stabilisé, SELVA reproduit des fluctuations autour de la valeur stable prédite par le modèle matriciel ; des écarts sont par contre

observés-en ce qui concerne l'évolution en surface terrière (sous-estimée ou surestimée selon le cas, aux réserves près concernant les résultats que fourniraient des répétitions). Il faut noter que le modèle matriciel prend en compte les caractéristiques stationnelles de chaque parcelle par le biais de la surface terrière initiale, alors que SELVA reproduit un comportement moyen indépendant du substrat : nous revenons sur ce point au § 8.4 ;

- la prise en compte de l'information espèce dans le modèle matriciel n'a été réalisée que sur la parcelle 9 et reste à effectuer pour la parcelle 8. Il est intéressant de noter que l'évolution de la surface terrière simulée dans ce cas devient très proche de celle produite par SELVA. Favrichon (1995) note que l'introduction de cette information conduit à l'obtention de surfaces terrières moins élevées (pour des effectifs quasi-identiques à l'état stable) et, en cas de perturbation forte, à une « explosion » des effectifs sur un temps relativement court (40 à 50 ans), liée au comportement du groupe des héliophiles des strates inférieures (G5). Le retard présenté par SELVA sur la parcelle 9 vient sans doute en partie du fait que la situation initiale reproduite n'a pas été la même que pour le modèle matriciel moyen (les deux expériences n'ont pas été faites au même moment).

Les données de situation réelle utilisées pour le graphique figurent dans le tableau ci-dessous. Nous les comparons aux données issues de notre simulateur.

Tableau 8.9. Comparaison entre valeurs réelles et simulées des effectifs et de la surface terrière sur les parcelles 8, 9 et en cas de coupe à blanc. **NB.** En ce qui concerne les données réelles provenant d'ARBOCEL, il existe à partir de 1990 des contradictions entre les chiffres indiqués par Moassa (1993) et les informations contenues dans la base de données constituée sur cette parcelle. Ce sont ces dernières données (a priori à jour) que nous avons retenues pour les cycles 5 et 6.

N (G)	Parcelle 9		Parcelle 8		Coupe à blanc	
	Situation réelle	SELVA	Situation réelle	SELVA	Situation réelle	SELVA
Départ	514 (25,2)	514 (25,2)	354 (15,4)	354 (15,4)	0	0
Cycle 1	523 (25,4)	522 (25,1)	396 (15,3)	408 (16,4)		500 (3,9)
Cycle 2	523 (25,4)	530 (26,0)	469 (16,8)	439 (16,7)		540 (4,2)
Cycle 3					565 (7,5)	564 (4,5)
Cycle 4					689 (10,1)	593 (5)
Cycle 5					821 (12,1)	625 (5,6)
Cycle 6					822 (?) (13,1)	651 (6,2)

En ce qui concerne les parcelles 8 et 9, les données présentées montrent que les effectifs simulés sont proches des effectifs réels à l'issue du premier cycle, mais prennent du retard au moins sur P8 dès le deuxième : l'évolution en surface terrière, par contre, est encore satisfaisante à ce stade. Sur la parcelle coupée à blanc, les écarts en effectifs et surface terrière deviennent très importants dès le 4^{ème} cycle.

8.4 - Discussion

8.4.1 - Couplage des sous-modèles, dysfonctionnements observés et améliorations possibles

Sans parler du modèle de croissance prenant en compte les groupes d'espèces, les « meilleurs » modèles ajustés à nos données (au sens statistique du terme, c'est-à-dire : pour la

croissance, le modèle [13] — paramètres rappelés dans le Tableau 8.2, les paramètres estimés à l'aide de la méthode du jackknife n'ont pas encore été testés — et pour la mortalité par chablis primaire, le modèle [20]) ont provoqué, une fois couplés avec les autres, l'apparition de dysfonctionnements. Il s'est agi pour l'essentiel de dérives lentes mais continues des variables globales avec le temps, ou bien comme nous l'avons illustré pour le modèle de croissance au § 8.2.2.2, d'accumulations anormales dans les classes de diamètre extrêmes.

Ces dysfonctionnements nous ont contraints :

- à changer de sous-modèle en conservant autant que possible des modèles ajustés aux données : nous avons pu le faire pour la croissance, mais pas pour la mortalité par chablis que nous avons reproduite de manière partiellement arbitraire en introduisant un effet diamètre (chablis primaire) et un effet trouée (chablis complexe) ;
- à « jouer » sur la composante aléatoire du modèle de croissance, en augmentant artificiellement sa variance et en introduisant une autocorrélation entre valeurs successives.

Ces adaptations se sont avérées, sinon légitimes (si dysfonctionnement il y a, c'est en bonne partie parce que les sous-modèles ajustés au départ sont peu performants) du moins utiles dans un premier temps pour reproduire l'évolution d'un peuplement à l'état stable, supposé plausible.

Moyennant ces modifications de départ, les exemples exposés aux § 4.2 et 4.3 montrent que le couplage des sous-modèles fonctionne qualitativement bien : toute diminution de la surface terrière entraîne une augmentation du recrutement. L'afflux de nouveaux individus dans la première classe de diamètre provoque à terme une accumulation des gros individus qui font augmenter la surface terrière et diminuer le recrutement. L'augmentation du recrutement s'accompagne d'une augmentation de la mortalité : (i) sur pied dans les petites classes de diamètre (voir par exemple la Fig8.7), suite à une diminution des accroissements due à la compétition ; (ii) par chablis primaire (et secondaire) du fait de la diminution de la surface terrière. Mortalité et accroissements autocorrélés jouent pour limiter l'accumulation des petites tiges sans toutefois l'éviter totalement.

D'un point de vue quantitatif, la situation est beaucoup moins satisfaisante et difficile à améliorer par simple manipulation des paramètres des modèles. Prenons l'exemple du recrutement et de la mortalité : les niveaux obtenus à la suite de nos adaptations se compensent correctement mais prennent une valeur trop élevée par rapport à celle que l'on observe dans les parcelles témoins réelles. Toute tentative de diminution du recrutement par jeu sur les paramètres du modèle [23] se traduit par une diminution de la surface terrière du peuplement, les grandes classes de diamètre n'étant plus suffisamment alimentées. Le taux de chablis augmente et accélère cette perte en surface terrière que le recrutement et la diminution de la mortalité sur pied ne compensent pas. Si l'on corrige cet effet par jeu sur les paramètres des modèles de mortalité, des déséquilibres apparaissent dans la structure diamétrique du peuplement ou bien la stabilité à long terme des variables globales, effectifs et surface terrière, n'est pas assurée.

Un moyen de corriger certains dysfonctionnements observés, notamment dans la structure diamétrique du peuplement simulé, pourrait consister à utiliser des modèles différents par classes de diamètre. Nous avons écarté cette solution dans un premier temps : (i) parce qu'elle entraîne une multiplication des paramètres difficile à gérer au moment des tests ; (ii) parce qu'une source d'amélioration importante du fonctionnement du simulateur nous paraît devoir venir :

- de la prise en compte, moins artificielle, de groupes d'espèces. Nous revenons plus loin sur ce dernier point ;
- de l'amélioration de la forme de certains des modèles et de l'estimation de leurs paramètres. On peut noter par exemple que le modèle de chablis primaire, par construction, ne joue pas correctement son rôle. En effet, nous avons fait en sorte qu'il soit sensible à la fois et de manière inverse à toute diminution de la surface terrière, et aux individus de gros diamètres qui contribuent fortement à son augmentation. De ce fait, en cas d'accumulation excessive de gros individus et donc de valeur importante de la surface terrière, l'effet diamètre ne joue quasiment plus (ceci est bien illustré par la Fig.5.5) et la régulation que devrait effectuer le modèle de chablis ne se fait pas de manière efficace. Une solution à explorer consisterait à introduire un modèle séparé de mortalité par sénescence, uniquement sensible au diamètre et destiné à limiter les accumulations. De même, la prise en compte simultanée des différents types de risques encourus par un arbre devrait-elle limiter le niveau global atteint par la mortalité au cours des simulations.

8.4.2 - De l'aléatoire dans le simulateur

Pacala *et al.* (1996) considèrent qu'il faut limiter l'introduction de fluctuations aléatoires dans un modèle : en effet, l'intérêt est de pouvoir vérifier dans quelle mesure des composantes déterministes parviennent à rendre compte d'une dynamique forestière et non de reproduire artificiellement des phénomènes que l'on a mal expliqués (cette remarque a également été faite par Lobry (*comm. pers.*)). De ce fait, le modèle de croissance utilisé par SORTIE est purement déterministe.

Les modèles de croissance que nous avons testés comprennent, eux, une composante déterministe et une composante aléatoire : nous avons vu au § 8.2.2.3 (voir Fig8.14) l'importance de cette dernière. De fait, le « démarrage » d'individus en situation apparemment défavorable et sans modification perceptible de leur environnement immédiat est un phénomène couramment rencontré en forêt naturelle et quantifiable à Paracou. La composante aléatoire du modèle de croissance permet entre autres de rendre compte de ce phénomène. La considérable amélioration apportée au comportement simulé du peuplement, même si elle est de nature artificielle, nous a permis d'aller plus loin dans nos tests et d'approcher dans de meilleures conditions l'effet d'autres facteurs tels la situation initiale de la parcelle ou les traitements sylvicoles. Cela, bien entendu, ne nous affranchit pas de la nécessité d'améliorer notre compréhension des phénomènes sous-jacents.

Le générateur de nombres pseudo-aléatoires est sollicité non seulement pour la croissance, mais aussi dans toutes les autres composantes de la dynamique simulée : (i) en matière de recrutement on fait appel à lui pour décider du nombre de nouveaux individus à faire apparaître dans chaque plateau et affecter des coordonnées à ces individus ; (ii) en matière de mortalité il intervient pour décider du statut de l'arbre (mort / vivant) et, en cas de chablis primaire ou complexe, du sens de la chute. Cette utilisation très lourde de l'aléatoire « informatique » a conduit Lobry (*comm. pers.*) à s'interroger sur les effets possibles de la qualité du générateur de SmallTalk sur les résultats des simulations que nous avons effectuées. De fait, si l'on représente sur un plan des points tirés au hasard à l'aide de ce générateur, une disposition régulière apparaît de manière très nette à partir de 2000 points (4000 coordonnées). Nous avons donc implémenté un générateur reconnu par Chassé et Debouzie (1973) comme étant très performant au regard des tests de Kiveliiovitch et Vialar. Les nombres sont obtenus à partir d'une relation congruentielle

multiplicative : $x_n = 5^5 x_{n-1} \pmod{2^{18}}$. Ce générateur fait apparaître des dispositions régulières de points à partir de 10000 coordonnées tirées au hasard (5000 points dans le plan). Son utilisation dans le simulateur paraît donc souhaitable, à condition d'optimiser son implémentation : programmé en langage SmallTalk, il ralentit en effet considérablement les simulations et nous n'avons pu le tester dans de bonnes conditions. Ceci reste à faire.

8.4.3 - Prise en compte des effets stationnels et floristiques

Quelle que soit la situation de départ (type de parcelle, type de traitement), les caractéristiques des peuplements simulés traduites par la structuration en classes de diamètre deviennent à terme (au maximum 200 cycles) non discernables les unes des autres : voir Fig8.16, Fig8.18 (b), Fig8.21.

Si ce résultat peut être considéré comme satisfaisant lorsque l'on travaille sur une même parcelle subissant différentes intensités de traitements, il l'est moins lorsque la situation de départ est fournie par différentes parcelles non perturbées, dotées de caractéristiques populationnelles et stationnelles différentes : les unes vont en effet, a priori, de pair avec les autres. Conscient de ce point, Favrichon (1995) a introduit dans son modèle une régulation du recrutement et des probabilités de passage d'une classe de diamètre à l'autre par, respectivement, les deux ratios $\frac{N_t}{N_0}$ et $\frac{G_t}{G_0}$ rapport entre la valeur de l'effectif total (resp. de la surface terrière totale) à l'instant t

et la valeur de la même variable à l'état initial, jugé représentatif de l'état stable. Sous cette dernière hypothèse, N_0 et surtout G_0 sont censées traduire les caractéristiques stationnelles conditionnant l'évolution du peuplement. De ce fait, les états stables à moyen terme reproduits par le modèle matriciel sont différents selon la parcelle témoin utilisée comme point de départ et cette souplesse confère a priori au modèle une certaine capacité d'extrapolation à des situations extérieures au dispositif ; cette possibilité d'extrapolation est cependant limitée du fait : (i) que cet aménagement du modèle ne comporte aucun caractère explicatif et (ii) qu'il faut disposer au départ d'une structure de référence supposée stable.

Nous avons vu au chapitre 4 qu'il subsistait un effet parcelle sur les résidus de nos modèles de croissance (voir § 4.5.3.4), dû en partie à un effet topographique et/ou pédologique (voir § 4.5.3.6). La prise en compte de cet effet parcelle de manière globale pose des problèmes pratiques : utiliser par exemple la valeur de la surface terrière sur chaque carré de 1,56 ha (voir l'organisation d'une parcelle, Fig1.1 au chapitre 1) n'a guère de sens pour tous les individus situés en bordure de carré. De fait, elle n'apporte aucune amélioration en matière de diminution de la variance résiduelle des modèles de croissance. C'est en identifiant et en formalisant ce qui, au niveau local, « fabrique » l'effet parcelle (voir notre tentative d'intégration de l'effet topographie aux modèles de croissance spécifiques, § 4.5.3.6) que nous progresserons dans la compréhension des mécanismes de la croissance et que nous gagnerons en possibilités d'extrapolation à d'autres conditions.

Les mêmes remarques valent pour les sous-modèles de mortalité et de recrutement. Pour l'heure, SELVA fonctionne sur un substrat « gris » et il est normal que les simulations fournissent toutes un peuplement « type » à long terme quelle que soit la situation de départ.

8.4.4 - Évolution de la structure diamétrique

Nous avons été systématiquement confrontés, au cours de nos essais, à un « creusement » en L de la structure du peuplement simulé, ce dysfonctionnement résistant aux répétitions comme le montre la Fig.a22 en annexe 6. Le déficit en individus dans les classes 15 à 35 cm s'accompagne d'un excédent aux deux extrémités de la distribution (classes 10-15 cm et ≥ 70 cm) et nous avons vu que tous les sous-modèles, de par leur couplage, contribuaient à ce résultat : recrutement trop important, mauvais fonctionnement du modèle de croissance vidant les classes intermédiaires de leurs effectifs et modèles de mortalité incapables de résorber les excédents de grosses tiges. Nous avons également remarqué qu'il était impossible de rétablir une situation plus conforme aux observations par manipulation des paramètres, toute modification entraînant une cascade de réactions difficilement maîtrisables.

Une amélioration possible des résultats devrait pouvoir venir d'une prise en compte de l'information spécifique. En effet, dans un peuplement non « gris », une grande partie des espèces (groupes g1.1, g1.2, g4.1, g5.1, g5.2, soit 36% des effectifs étudiés pour notre classification au § 4.5.3.3) ne dépasse pas 70 cm de diamètre, le gros des effectifs se situant précisément dans les classes 10 à 30 cm de diamètre. Ces espèces sont en outre caractérisées par des accroissements faibles ou proches de la moyenne (voir les valeurs résiduelles indiquées dans le Tableau 4.7, § 4.5.3.3). Systématiquement affectées d'un modèle de croissance moyen avec possibilité d'atteindre de gros diamètres (si le modèle [14] reproduit la vitesse de croissance de l'arbre « moyen », le paramètre K, lui, ne représente pas une asymptote « moyenne »), ces tiges quittent indûment les petites classes et alimentent tout aussi indûment les grandes classes. L'introduction des modèles spécifiques tels que nous les avons formulés au § 4.5.3.3 pourrait, en soi, à la fois résoudre le problème du creusement de la distribution diamétrique et le problème de l'accumulation des individus dans la dernière classe de diamètre sans qu'une manipulation artificielle des taux de mortalité soit nécessaire : ceci reste à vérifier.

8.4.5 - Réaction aux perturbations

De nombreux résultats présentés en début de chapitre montrent que nos peuplements simulés réagissent trop lentement aux perturbations, naturelles ou artificielles : le couplage entre recrutement et mortalité, par l'intermédiaire de la surface terrière, n'est en fait pas assez « serré » comme on peut le deviner sur la Fig8.4 (b). Toute augmentation de mortalité devrait être rapidement suivie d'une augmentation du recrutement, ce qui n'est pas le cas. Le problème vient d'une faible sensibilité de cette composante aux variations de surface terrière, liée à la mauvaise qualité du modèle (voir en particulier la Fig6.3) : rappelons que le jeu de données utilisé pour son ajustement n'est pas optimal et conduit nécessairement à une sous-estimation du recrutement réel à la suite de perturbations. Le ré-équilibre des effectifs se fait donc de manière très lente (voir par exemple la Fig8.17), autorisant en particulier l'apparition et le maintien de placeaux vides : cela nous a conduit à imposer, lorsque le cas se présentait, un recrutement obligatoire mais le comportement du peuplement n'en a été que partiellement amélioré.

Ce manque d'efficacité dans le recrutement lorsque le peuplement « s'ouvre » est en bonne partie à l'origine des fluctuations de grande amplitude enregistrées sur la parcelle 11 et sur les parcelles traitées, mais également des décalages par rapport au modèle matriciel observés sur la Fig8.22. De tels décalages paraissent en effet peu réalistes :

- les quelques données de terrain dont on dispose, notamment sur la parcelle coupée à blanc (ARBOCEL), confortent davantage les prédictions du modèle matriciel que celles obtenues par SELVA : voir Fig8.22 (e) et (f). Favrichon (1995) a par ailleurs pu valider son modèle sur des données provenant d'autres sites que celui de Paracou, notamment le site du BAFOG, le site de Tapajos au Brésil et le site de la Mapane au Surinam (dispositif du CELOS). Les résultats sont variables d'un site à l'autre, bons pour ce qui concerne le BAFOG, nettement moins pour le site surinamien mais dans ce dernier cas, les écarts proviennent d'une réaction trop lente du peuplement simulé par le modèle matriciel !
- si l'on se réfère à la plupart des expériences réalisées à l'aide de modèles décrivant des successions végétales, indépendant ou dépendant de la distance, partant d'une situation « 0 » (parcelle vide), quel que soit le type de peuplement modélisé (monospécifique ou plurispécifique), le pic enregistré dans les effectifs totaux se produit vers 30-50 ans et l'installation d'un état stable vers 100-120 ans. Le pic de surface terrière ou de biomasse totale est décalé de 30 à 80 ans et les fluctuations sont plus ou moins stabilisées à 200 ans (voir exemples dans Shugart, 1984, Bossel et Krieger, 1991, Williams, 1996). Le modèle KIAMBRAM (Shugart et *al.*, 1980, en forêt subtropicale humide d'Australie) produit des évolutions encore plus rapides : le pic de surface terrière se produit aux alentours de 30 ans, pour un état stable atteint dès 60 ans. Des simulations de coupe éliminant la moitié de la surface terrière initiale (comparer avec la Fig8.22 (c) et (d)) montrent qu'effectifs et surface terrière rattrapent leur niveau d'origine en 30 ans (10 de nos cycles). Plus proche des peuplements rencontrés en Guyane, le cas de la forêt de Tapajos au Brésil où Alder (1994, 1995) obtient, à l'aide de son modèle de cohorte CAFOGROM, un pic de biomasse 60 à 70 ans après coupe rase et une stabilisation aux alentours de 100 ans. Dans l'ensemble, ces résultats sont là encore plutôt conformes à ceux produits par le modèle matriciel.

Il convient cependant de noter que certaines expériences reproduisent des évolutions plus lentes de la surface terrière des peuplements. Ainsi, JABOWA (Botkin et *al.*, 1972) pour des forêts mixtes tempérées des USA, fait apparaître le pic vers 200 ans et une stabilisation au-delà de 400 ans. Avec le modèle SORTIE (Pacala et *al.*, 1996) en forêt mélangée de transition nord-américaine, la reconstitution est encore plus lente : le pic apparaît vers 200 ans et la stabilisation au-delà de 1000 ans.

On peut imaginer que l'introduction dans SELVA d'un comportement spécifique incluant tout particulièrement celui des espèces pionnières (g5.3) est de nature à améliorer la « réactivité » (diminution de la période des fluctuations observées sur le recrutement en situation non perturbée, diminution du temps de reconstitution des effectifs totaux après perturbation) du peuplement simulé. Il ne nous paraît cependant pas certain que cela suffise à rapprocher le comportement de notre simulateur de celui du modèle matriciel, pour plusieurs raisons :

- nous avons partiellement reproduit le comportement pionnier en « forçant » SELVA à repeupler les placeaux vides, sans que cela se traduise par une nette amélioration de sa réactivité ;
- Favrichon (1995) a travaillé à la fois sur un modèle « gris » et sur un modèle prenant en compte cinq groupes d'espèces. Les conséquences principales de l'introduction du comportement spécifique, partiellement illustrées par la Fig8.22 (a) et (b) ont été les suivantes : (i) peu d'influence sur les valeurs des variables globales à l'état stable si ce n'est, en ce qui concerne la surface terrière, une stabilisation à un niveau inférieur à celui prédit par le modèle moyen ; (ii) peu d'influence sur la rapidité de reconstitution de la

surface terrière totale, y compris en cas de forte perturbation ; (iii) gain en rapidité de reconstitution des effectifs mais uniquement en cas de perturbation forte ;

- une étude très intéressante a été menée par Pacala et Deutschman (1995) sur l'effet de la spatialisation d'un modèle de dynamique forestière, incluant par ailleurs l'information spécifique. Les auteurs ont comparé le comportement à long terme de trois simulateurs : le modèle SORTIE (individuel spatialisé), le modèle SORTIE « dégradé » en éliminant l'information spatiale et un modèle de peuplement à base d'équations aux dérivées partielles, dérivé du modèle dégradé. Les deux résultats les plus marquants de cette étude sont les suivants : partant de l'état « 0 », (i) la valeur de la surface terrière prédite à l'état stable est à peu près deux fois supérieure lorsque l'on utilise SORTIE. Les résultats sont conformes à la réalité, le modèle non spatialisé et le modèle de peuplement sous-estimant considérablement cette variable ; (ii) le pic de surface terrière se produit aux alentours de 250 ans et la stabilisation au-delà de 1000 ans avec SORTIE, au lieu, respectivement, de 100 ans et 500 ans pour les deux autres modèles (comparer avec les résultats de la Fig8.22 (f)).

Si la valeur de la surface terrière totale à l'état stable prédite par SELVA diffère relativement peu de celle du modèle matriciel, on peut s'interroger, à la lumière de cette dernière étude, sur l'origine réelle des décalages observés dans le temps : non prise en compte des espèces ou nature même des modèles ? Parallèlement à l'introduction de groupes d'espèces dans SELVA, une étude approfondie du mode de transmission de l'information de l'échelle individuelle à l'échelle du peuplement pourrait apporter un début de réponse à cette question.

8.4.6 - Quelques considérations sur les « comportements émergents »

On entend par comportement ou propriété « émergente » : « properties that are not derivable a priori from the behavior of the parts », « properties that are more than the sum of the subparts and not reducible to lower parts », « feed-back between micro- and macro-level behavior » (Kawata, 1995b). Drogoul (1993), qui a exploré cette notion dans le cadre de l'application à l'intelligence artificielle distribuée (systèmes multi-agents), note : « Il apparaît, si l'on effectue un rapide tour d'horizon de ce qui est défini comme comportement émergent, qu'il s'agit d'un comportement observable (par une personne extérieure), non programmé dans le comportement de l'agent, et surtout généré par les interactions de deux, voire trois, comportements basiques qui sont, eux, programmés. Par comportements basiques, il faut comprendre un réflexe [...], c'est-à-dire l'exécution d'une action [...] en réponse immédiate et intangible à une perception (à un stimulus). ».

Certains comportements reproduits par notre simulateur nous paraissent a priori relever de cette dernière définition. Il s'agit de la stabilité à long terme des peuplements simulés, de la structuration en classes de diamètre et de la structuration spatiale des peuplements : nous n'avons jamais formulé aucune hypothèse a priori concernant ces différents comportements, qui résultent bien de l'interaction de plusieurs « comportements basiques » à savoir croissance, mortalité et recrutement (bien que ceci puisse être discuté, chacun de ces comportements peut-être considéré comme un « réflexe » au sens entendu par Drogoul, le résultat : l'arbre pousse, l'arbre meurt, l'arbre apparaît, résultant bien d'une réaction aux caractéristiques de l'environnement telles que perçues, ou plutôt subies, par l'individu). Il convient cependant d'être prudent. Il est en effet vraisemblable, par exemple, que la superficie relativement importante prise en compte pour calculer les indices de compétition (2830 m² autour de chaque individu) constitue en soi une hypothèse sur la densité du peuplement à l'état stable et suffise

(moyennant quelques ajustements entre les sous-modèles) à provoquer l'apparition de cet état stable. En revanche, cette hypothèse n'est pas suffisante pour faire émerger une structure diamétrique conforme à la réalité observée (voir § 8.2.2.3). Il serait intéressant de réimplémenter nos modèles de base en utilisant des indices calculés sur des placettes de plus faible taille (en ce qui concerne la description de la croissance, des placettes de 20 m de rayon peuvent être utilisées sans grande perte d'efficacité : voir Gourlet-Fleury, 1997) et de vérifier leur effet.

L'apparition de telles propriétés « émergentes », comparées à des propriétés observées (ou que l'on croit observer) offre un moyen efficace d'évaluer qualitativement un modèle. Il nous paraît à ce titre particulièrement important d'éviter, autant que possible, d'imposer au système simulé des « contraintes par le haut » : maintien des variables globales du peuplement dans une gamme de valeurs « acceptable », maintien d'une distribution par classes de diamètre conforme à la réalité observée en imposant des taux de mortalité artificiellement élevés chez les gros individus, etc. Beaucoup plus efficace en terme de compréhension des phénomènes et de gain en capacité extrapolatoire, paraît être de chercher à reproduire ces comportements émergents en améliorant le fonctionnement des comportements basiques à partir de la formulation d'hypothèses : nous en avons donné un exemple au § 8.4.4. Un autre exemple peut être développé à partir de la distribution spatiale d'un peuplement simulé, telle que nous l'avons représentée à différentes étapes sur les cartes des Fig.a26 à a29 en annexe 6. Ces cartes, qu'il faut comparer à celle de la Fig.a25 représentant une situation réelle, montrent notamment :

- qu'il se produit au cours du temps une accumulation anormale de grosses tiges, ce que l'on savait déjà à l'examen de l'évolution de la structure diamétrique ;
- qu'il se produit une agrégation anormale de ces grosses tiges dans l'espace. La Fig.a25 montre qu'en situation normale, on observe la coexistence à faible distance d'au plus deux (rarement trois) individus de plus de 60 cm de diamètre alors que des agrégats de trois, quatre voire cinq individus de grande taille apparaissent dès le 20^{ème} cycle dans le peuplement artificiel (voir Fig.a26 et suivantes).

Une solution simple pour remédier à ce dysfonctionnement consisterait à imposer une distance minimale entre voisins de grande taille. Moins facile à mettre en oeuvre mais certainement plus riche en enseignements : chercher à améliorer « la base », c'est-à-dire l'efficacité du modèle de croissance en construisant des indices de compétition mieux adaptés à la prise en compte des interactions très localisées. Si l'on continue à travailler en deux dimensions, on peut ainsi penser à coupler des indices globaux travaillant sur des placettes de grande taille avec des indices de statut social calculés sur des placettes de petite taille. La prise en compte progressive de données de hauteur, mais aussi de l'information spécifique, devrait permettre de franchir un pas décisif en rendant possible une description plus fine de l'occupation de l'espace et des relations de dominance s'établissant entre voisins proches : dans l'hypothèse où l'existence de relations de compétition inter-individuelles suffit à maintenir une hétérogénéité locale dans la population, la non agrégation des gros individus (et par la même occasion, le maintien d'une structure diamétrique correcte en cas de suppression de la composante aléatoire du modèle de croissance) doit découler de ce type d'amélioration.

8.5 - Conclusion

Le point que nous venons de faire sur le comportement de SELVA est bien sûr rapide et incomplet. Il y manque essentiellement : (i) des répétitions systématiques permettant de mieux juger de la stabilité de ce comportement à situation initiale fixe ; (ii) une étude rigoureuse de

sensibilité à différents paramètres ; (iii) une étude des conséquences de l'imprécision des paramètres estimés, en particulier dans le modèle de croissance ; (iv) une étude détaillée du comportement de ce modèle de croissance en cours de simulation, notamment à la suite des interventions sylvicoles ; (v) une validation du comportement de croissance individuelle en utilisant les données disponibles sur le dispositif du BAFOG ; (vi) une analyse détaillée des distributions spatiales générées, non seulement en ce qui concerne petits, moyens et gros individus vivants mais aussi en ce qui concerne les différents types de morts ; (vii) une analyse de la configuration des chablis multiples.

Certains résultats paraissent cependant d'ores et déjà encourageants, malgré la grossièreté et l'inefficacité relative des différents sous-modèles que nous avons mis au point. On observe ainsi :

- que le couplage entre les sous-modèles au sein du simulateur fonctionne qualitativement bien, même s'il n'est pas assez réactif ;
- que le simulateur se révèle capable de générer un état stable du peuplement, quelle que soit la perturbation subie au départ. Cet état est proche de celui observé sur les parcelles témoins, elles-mêmes considérées à l'équilibre ;
- que moyennant l'introduction logique d'une autocorrélation entre valeurs successives prédites des accroissements, on parvient à maintenir et/ou générer des distributions diamétriques et des répartitions spatiales assez proches de celles observées dans la réalité ;
- que les courbes de croissance individuelles reproduites présentent une allure plausible ;
- que le comportement de SELVA présente de nombreuses similitudes avec celui du modèle matriciel de Favrichon (1995), en dépit d'une lenteur excessive dans les réactions aux perturbations.

En ce qui concerne les dysfonctionnements observés, trois points nous paraissent particulièrement importants : (i) le creusement de la structure diamétrique, accompagné de l'accumulation des individus dans la première et la dernière classe de diamètre ; (ii) l'insuffisante réactivité du peuplement aux perturbations ; (iii) l'agrégation spatiale excessive des gros individus. L'introduction de groupes d'espèces dans le simulateur devrait pouvoir améliorer son comportement au regard des deux premiers points. Elle devrait également influencer le dernier point, en conjonction éventuelle avec une amélioration de la prise en compte des interactions très locales entre individus.

*SYNTHÈSE ET CONCLUSION
GÉNÉRALES*

Chapitre 9 - Acquis, non acquis et perspectives

Conclusion

CHAPITRE 9 - ACQUIS, NON ACQUIS ET PERSPECTIVES

Nous avons choisi d'utiliser les données accumulées depuis 1984 à l'échelle de l'arbre, sur une centaine d'hectares de forêt guyanaise, pour construire un modèle d'arbre dépendant des distances et implémenter, sur cette base, un simulateur de dynamique forestière. Ce choix résulte de la prise en compte de différents éléments, théoriques et pratiques :

- tout individu est unique, présente un comportement qui lui est propre et se trouve avant tout influencé par les individus présents dans son voisinage spatio-temporel proche. Cette considération prend toute son importance en milieu localement hétérogène, a fortiori en forêt dense tropicale humide ;
- un grand nombre d'espèces de forêt guyanaise présente une répartition spatiale de type agrégatif. C'est notamment vrai pour des espèces exploitées pour leur bois, comme l'Angélique (*Dicorynia guianensis*), le Gonfolo rose (*Qualea rosea*) ou le Wacapou (*Vouacapoua americana*) : étudier l'impact de l'exploitation forestière sur la dynamique à moyen et long terme de ces espèces ne peut se faire qu'en travaillant sur des individus spatialisés ;
- il est important, pour l'ONF qui gère la quasi-totalité du massif forestier guyanais, de pouvoir tester l'influence sur la dynamique forestière de scénarios sylvicoles variés allant des éclaircies systématiques aux éclaircies dirigées vers le peuplement d'avenir (pied à pied) : seul un modèle individuel de type spatialisé peut, à terme, permettre de réaliser ce genre d'étude ;
- l'arbre constitue le point d'intérêt commun à de nombreuses disciplines relevant de l'écologie et travailler sur un modèle d'arbre rend possible l'établissement d'un dialogue, voire de coopérations pouvant à terme aider à son enrichissement.

La construction du modèle d'arbre, puis du simulateur, a nécessité la mise au point de modèles statistiques individuels de croissance, de mortalité et de recrutement, puis leur intégration informatique réalisée en collaboration avec le LAFORIA (Université Paris VI) en langage orienté objet SmallTalk80 (Caruso, 1994) : ce dernier travail a donné naissance à SELVA, programme informatique de simulation de la dynamique forestière.

9.1 - Rappel des principaux résultats

9.1.1 - Modélisation de la croissance

Un travail préliminaire (Gourlet-Fleury, 1992b et 1997) nous a conduits à sélectionner des indices de « compétition » capables de rendre partiellement compte de l'influence exercée par l'environnement sur un arbre. Deux indices se sont révélés relativement mieux adaptés que les autres pour décrire l'accroissement d'un individu « moyen » sans distinction de taille ni d'espèce :

- le nombre d'arbres de diamètre supérieur ou égal à celui du sujet et situés dans un rayon de 30 m (*NBD*) ;
- la variation de ce nombre au cours des trois années précédentes (ΔNBD).

Nous avons utilisé ces deux indices pour ajuster aux données d'accroissement de huit des douze parcelles du dispositif un modèle de type :

$$\Delta D + cte = f(D) * g(NBD, \Delta NBD) * \varepsilon = CM * FM * \varepsilon$$

avec ΔD = accroissement moyen annuel en diamètre sur trois ans et *cte* = constante permettant de traiter les accroissements négatifs : on peut l'interpréter comme « l'équivalent ressource » nécessaire au maintien de la structure de l'arbre moyen (voir § 4.5.2.3) ;

$f(D) = CM$ = « *comportement moyen* », fonction sigmoïde (modèle de Korf) représentant l'accroissement d'un arbre situé dans un environnement neutre, c'est-à-dire qui ne stimule ni ne freine son développement en diamètre. Cet accroissement ne dépend que du diamètre de l'individu ;

$g(NBD, \Delta NBD) = FM$ = « *facteur modificateur* », fonction exponentielle décroissante des deux indices de compétition. Lorsque $FM=1$, l'environnement est « neutre » pour l'arbre, lorsque $FM < 1$, il est défavorable à sa croissance et lorsque $FM > 1$ il lui est favorable : c'est par exemple le cas lorsqu'une ouverture consécutive à un chablis ou à un traitement sylvicole s'est produite à proximité de l'individu ;

ε = variable aléatoire log-normalement distribuée, affectée d'une autocorrélation temporelle dans le simulateur.

Ce type de modèle a été préféré à une forme plus classique dite « *potentiel * réducteur* » en raison d'une difficulté certaine à définir, en forêt dense tropicale humide, une situation de croissance libre correspondant à une valeur maximale du « *réducteur* ».

La composante déterministe de ce modèle présente un comportement logique dans les cas extrêmes et qualitativement conforme à un certain nombre d'observations empiriques. Ajustée sous sa forme logarithmique, elle rend compte de 23% de la variance observée sur les données et l'étude des résidus montre :

- qu'il ne subsiste plus d'effet des traitements sylvicoles (cette information est traduite par l'indice ΔNBD) ;
- qu'il existe un fort effet espèce ;
- qu'il existe un effet parcelle indépendant de l'effet espèce, partiellement lié à des effets topographiques et/ou pédologiques.

Nous avons donc essayé d'améliorer le modèle de croissance :

- en utilisant l'information « espèce » par ailleurs indispensable à l'élaboration d'un modèle de dynamique forestière dans une forêt aussi riche que la forêt guyanaise : nous avons ainsi construit 15 groupes rassemblant des individus jugés homogènes du point de vue de leur comportement en croissance diamétrique. Une description adaptée de ce comportement faisant notamment appel à des indices de compétition mieux ciblés, nous a ainsi permis de rendre globalement compte de 42% de la variabilité observée sur les accroissements ;

- en utilisant l'information « topographie », disponible sur l'ensemble du dispositif. Ceci n'a malheureusement pas été suffisant pour traduire correctement l'effet parcelle ni améliorer de manière significative l'efficacité du modèle de croissance.

Par ailleurs, une évaluation quantitative du modèle sur des données indépendantes a mis en évidence :

- une sous-estimation globale des accroissements dans les quatre parcelles qui n'ont pas servi à la calibration, illustrant les limites du « *data splitting* » (voir § 2.4.1.2) lorsque le modèle n'est pas identifié correctement ; ceci nous a amenés à ré-estimer les paramètres du modèle de croissance en utilisant la technique du « *jackknife* » ;
- une sous-estimation des accroissements sur la période 1991-1994, consécutive à la période utilisée pour la calibration. Elle traduit à la fois un effet prolongé des traitements sylvicoles dans le temps (au-delà de trois ans) et un effet probable du climat non pris en compte dans le modèle ;
- une autocorrélation des résidus dans le temps, liée aux variations micro-stationnelles ou génétiques non prises en compte dans notre formulation.

Parmi les points qui nous ont posé problème et mériteraient un traitement approfondi, il faut noter :

- la gestion des accroissements négatifs. Nous avons contourné le problème en travaillant sur une variable dépendante $\Delta D + cte$ toujours positive. Cette translation a pour effet de jouer arbitrairement sur la valeur estimée des paramètres du modèle de croissance, notamment sur K (taille maximale atteinte par un individu) dont l'influence sur la dynamique forestière est importante. Une voie possible pour résoudre ce problème consisterait à traiter différemment les deux événements : 1 (l'arbre pousse) / 0 (l'arbre ne pousse pas ou voit son diamètre diminuer), seules les valeurs d'accroissement positif faisant l'objet d'une description par un modèle déterministe. Ce modèle devra cependant être, dans sa forme, assez différent de celui que nous avons proposé (différentes tentatives d'ajustement à ce type de données, en utilisant des modèles proches, n'ont pas abouti). Une autre possibilité consisterait à travailler sur une variable dépendante de type $\frac{POT - \Delta D}{POT}$ (Bergonzini, *comm. pers.*) ;
- le manque de données fiables d'accroissement portant sur les gros arbres du dispositif. Ceci nous a conduit à éliminer la plupart d'entre eux du jeu de données utilisé pour la calibration, ce qui a renforcé les difficultés d'estimation correcte du paramètre K ;
- l'identification d'un seuil critique d'ouverture du peuplement au-delà duquel, suite à une modification trop importante du micro-climat local, la croissance d'un arbre n'est plus favorisée mais freinée. L'existence de ce seuil est prédite par notre modèle de croissance moyen mais pour un degré d'ouverture dépassant largement celui mis en oeuvre dans le traitement 3 : dans les parcelles concernées, pourtant, ce frein s'est déjà manifesté ;
- l'origine des différences très importantes de comportement observé sur les parcelles 4 et 10. Aucune des hypothèses envisagées : différence de composition floristique, de configuration topographique, de recolonisation par les espèces pionnières suite au traitement ne nous a permis d'expliquer pourquoi notre modèle de croissance sur-estimait autant les accroissements dans le premier cas et les sous-estimait autant dans le deuxième.

9.1.2 - Modélisation de la mortalité et du recrutement

La mise au point de ces modèles était indispensable à la construction et au test du fonctionnement du simulateur : nous les avons donc construits, mais sans accorder aux phénomènes concernés le temps nécessaire à une description et une compréhension correctes. Soulignons cependant :

- que la mortalité à Paracou a été étudiée et quantifiée en détail dans le cadre d'une thèse (Durrieu de Madron, 1993) : nous nous sommes largement appuyés sur ce travail ;
- que la modélisation du recrutement telle que nous l'avons réalisée, c'est-à-dire sans intégrer l'information « espèce », constitue un résultat provisoire indispensable dans un premier temps mais inutilisable à moyen terme dans le modèle que nous cherchons à construire. En effet, l'un des intérêts présentés par un modèle d'arbre spatialisé réside dans la possibilité d'étudier les conditions de genèse et de maintien de certains types de répartition spatiale, notamment en situation perturbée par les interventions humaines. Ceci passera, selon le problème étudié, par l'implémentation de modèles de régénération plutôt que de modèles de recrutement et dans tous les cas nécessitera la constitution préalable d'une classification sur des critères touchant à la régénération des espèces : il s'agit là d'un travail non négligeable, qui dépassait le cadre de cette thèse.

Quatre types de mortalité ont été décrits, dont trois ont fait l'objet d'une modélisation par régression logistique :

- la probabilité de mourir sur pied dépend de l'accroissement moyen annuel de l'individu au cours des trois années précédentes : elle est d'autant plus importante que l'accroissement a été faible ;
- la probabilité de mourir par chablis primaire dépend de la surface terrière cumulée sur une placette circulaire de 30 m de rayon centrée sur le sujet, et du diamètre de ce sujet : elle est d'autant plus forte que la surface terrière est faible et que le sujet est de grande taille. Ceci traduit d'une part l'effet déstabilisant des interventions sylvicoles et d'autre part la nécessité de faire disparaître les gros individus ;
- la probabilité de mourir par chablis complexe a été introduite de manière arbitraire pour renforcer le risque de chute, pendant deux-trois ans, au voisinage d'un gros chablis : elle est d'autant plus forte que la surface terrière est faible ;
- la probabilité de mourir par chablis secondaire n'est évaluée qu'en cas de chablis primaire ou complexe de gros diamètre et fait l'objet de règles dérivées des observations de Durrieu de Madron (1993).

Le recrutement a également été représenté par un modèle logistique décrivant la probabilité de voir apparaître, sur un plateau carré de 10mx10m, de 0 à 5 individus en fonction de la « place » disponible sur le plateau. Cette disponibilité est évaluée par le calcul de la surface terrière cumulée sur un plateau élargi de 30mx30m centré sur le plateau sujet.

Aucun de ces modèles n'a fait l'objet d'une évaluation quantitative sur des données indépendantes. Nous avons simplement fait en sorte que leur comportement soit plausible et dépende de variables aisément calculables par le simulateur. Ils présentent évidemment des limites dont les plus évidentes (sans revenir sur le problème de la non prise en compte de groupes d'espèces) sont les suivantes :

- les modèles de mortalité ont été construits indépendamment les uns des autres, ce qui aboutit à un risque global de mourir trop élevé : ce risque est renforcé par la manière dont nous avons implémenté cette composante de la dynamique dans le simulateur ;
- l'introduction d'une dépendance au diamètre afin de tenir compte de la mortalité par sénescence n'a pas été réalisée de façon optimale : prise en compte dans le modèle de mortalité par chablis primaire elle a pour conséquence une probable perte d'efficacité de ce dernier, sensible à deux effets contradictoires : gros diamètres et faible surface terrière ;
- les conséquences des traitements sylvicoles en ce qui concerne : (i) les blessures occasionnées aux arbres subsistant sur la parcelle lors de l'abattage ; (ii) les dégâts liés à la mise en place et à l'utilisation du réseau de débardage, n'ont pas été décrites. Or, les blessures se traduisent par un risque accru de mortalité dans les années suivant les opérations ainsi que par une moins-value des arbres potentiellement commercialisables constituant la future récolte : même si ce dernier point n'est pas crucial tant que des groupes d'espèces ne sont pas introduits dans le simulateur, il devra à terme être considéré ;
- le recrutement a été décrit en prenant en compte une période post-traitement durant laquelle il n'atteint pas son maximum potentiel. Il est de ce fait nettement sous-estimé par le modèle qui apparaît, de surcroît, relativement peu sensible à l'ouverture du peuplement. Il autorise ainsi l'apparition, en cours de simulation, de placeaux vides qu'il faut « combler » de manière artificielle. Ce problème pourrait être partiellement résolu par l'introduction d'un effet différé des ouvertures dans le temps, sous une forme à déterminer.

9.1.3 - Construction du simulateur SELVA et test de son comportement

Le simulateur programmé par Caruso (1994), inspiré de la technique des Systèmes Multi-Agents développée dans le cadre du LAFORIA, est doté d'une interface permettant :

- de visualiser en permanence, au moyen de graphiques et de cartes, l'évolution du peuplement en cours de simulation ;
- d'examiner en détail, à tout moment, chacun des individus constituant ce peuplement ;
- de réaliser de manière souple tout type d'intervention sylvicole sur la parcelle.

Le modèle de recrutement ne pouvant gérer l'apparition d'individus appartenant à une espèce ou un groupe d'espèces bien précis, SELVA ne met en jeu, en l'état actuel des choses, que des arbres « gris » dotés de sous-modèles reflétant un comportement « moyen » dans le peuplement (l'implémentation complète du cycle de vie d'une espèce, *Dicorynia guianensis*, a été réalisée mais non testée dans le cadre de ce travail). Utilisé à partir de situations initiales fournies par différentes parcelles témoins, deux parcelles traitées (T_1 et T_3) et une parcelle vide, il a montré qu'il était possible, à partir des hypothèses minimales incluses dans nos sous-modèles :

- d'obtenir une interaction cohérente entre ces différents sous-modèles, moyennant quelques adaptations préliminaires ;
- de générer, à plus ou moins long terme selon l'intensité initiale de la perturbation subie par le peuplement, un état stable proche de celui observé sur les parcelles témoins elles-mêmes considérées à l'équilibre ;

- de générer des distributions diamétriques et des répartitions spatiales des individus assez proches de celles que l'on observe dans la réalité ;
- de générer des courbes de croissance individuelle d'allure plausible ;
- de reproduire un comportement du peuplement qualitativement proche de celui généré par le modèle matriciel de Favrichon (1995) quelle que soit l'intensité de la perturbation initiale, et quantitativement d'autant plus proche que la perturbation initiale est faible.

Evidemment, sont également apparus au cours des simulations de nombreux points faibles dont certains peu surprenants : « Si on omet d'intégrer dans le modèle un phénomène connu important, la première chose que le modèle permettra de mettre en évidence, c'est ce phénomène, si bien que les autres phénomènes que l'on souhaiterait précisément découvrir le seront difficilement ; masqués par le premier, ils risquent de passer inaperçus, situés en-dessous de la sensibilité du modèle » (Legay, 1973). Au titre de « phénomène connu important » et des probables conséquences de son omission on peut évoquer :

- la non prise en compte des espèces, sans doute en bonne partie à l'origine : (i) de l'évolution peu satisfaisante de la distribution diamétrique du type exponentiel décroissant vers un type en « L » avec accumulation de gros individus dans la dernière classe de diamètre ; (ii) du manque de réactivité du peuplement aux perturbations, se traduisant par des fluctuations des effectifs et de la surface terrière de période très longue et une augmentation trop lente de la valeur de ces variables après une forte intervention ;
- une mauvaise évaluation de l'influence environnementale, sans doute à l'origine, du fait du mode de calcul des indices de compétition sur des placettes de superficie très importante : (i) de l'homogénéisation « par le bas » observée lorsque l'on supprime la composante aléatoire du modèle de croissance (de moins en moins d'individus parviennent à quitter la première classe de diamètre) ; (ii) de l'agrégation excessive des gros individus dans l'espace ;
- la non prise en compte du facteur « site », à l'origine d'une homogénéisation à moyen terme de tous les peuplements virtuels, quelle que soit la parcelle ayant fourni la situation initiale.

Nous sommes bel et bien condamnés à progresser sur ces différents points si nous voulons pouvoir tirer tout le parti possible de SELVA et découvrir un jour les éventuels « phénomènes masqués » évoqués par Legay ...

9.2 - Perspectives

Trois voies d'approfondissement nous paraissent aujourd'hui prioritaires. Elles permettront d'améliorer, à plus ou moins long terme, à la fois nos connaissances sur la dynamique des peuplements de la bande côtière de Guyane et les performances du simulateur. Elles concernent : (i) l'étude approfondie du comportement de SELVA de manière à compléter le dépistage des dysfonctionnements et à évaluer la fiabilité des résultats fournis ; (ii) l'amélioration « technique » des sous-modèles utilisés et (iii) l'inclusion progressive de nouvelles informations dans les sous-modèles.

9.2.1 - A court terme

9.2.1.1 - Compléter l'étude du comportement du simulateur

Il s'agit essentiellement :

- de réaliser des simulations répétitives à partir de la même situation initiale afin de mieux juger de la « robustesse » des résultats fournis et pouvoir tester correctement certaines hypothèses. Ces répétitions seront particulièrement utiles pour les situations initiales perturbées : elles permettront une utilisation plus fiable des résultats, notamment pour la comparaison avec le modèle matriciel ;
- d'étudier les accroissements simulés par SELVA, notamment lorsqu'une intervention sylvicole a eu lieu : il s'agit par exemple d'observer comment les traitements forts influencent ces accroissements pour confirmer (ou non) la nécessité de l'introduction d'un effet retard au niveau du modèle de croissance ;
- d'étudier systématiquement l'influence des paramètres des différents sous-modèles sur les résultats des simulations, ainsi que les conséquences des incertitudes sur leur estimation ;
- de tester l'influence d'un générateur de nombres pseudo-aléatoires plus performant que celui utilisé par SmallTalk ;
- d'analyser en détail les distributions spatiales générées par SELVA : arbres vivants appartenant à différentes classes de diamètre et différentes catégories d'arbres morts. Par comparaison aux distributions réelles observées à Paracou, ce travail devrait permettre de repérer d'autres types de dysfonctionnements (on a vu l'exemple de l'agrégation excessive des gros diamètres) et fournir des pistes pour l'amélioration des sous-modèles. Ainsi, une analyse fine de la constitution des chablis multiples et de la localisation des chablis complexes permettrait de mieux comprendre l'effet des modèles responsables avant de modifier leur formulation.

9.2.1.2 - Améliorer techniquement les sous-modèles

Nous pensons ici avant tout à une modélisation plus correcte de la mortalité et du recrutement. De la mortalité en prenant en compte de manière simultanée différents statuts possibles de l'arbre à savoir : vivant / MSP / CHA1 (chablis complexes et CHA1 étant regroupés) et en prévoyant de décrire plus correctement une mortalité par sénescence dépendante du diamètre. Du recrutement en introduisant un effet retard d'un cycle (trois ans) sur les perturbations. Une identification et une formalisation plus rigoureuses des variables explicatives des différents types de mortalité et du recrutement pourrait également être réalisée à partir d'une analyse discriminante.

En ce qui concerne la croissance, un renforcement de l'efficacité du modèle pourrait venir :

- de la prise en compte de termes d'interaction entre le diamètre à 1m30 et les indices de compétition (voir Gourlet-Fleury, 1997) ;
- de la prise en compte d'un indice capable d'exprimer la compétition sur une zone plus restreinte qu'une placette circulaire de 30 m de rayon ceci afin d'éviter à la fois le phénomène d'agrégation des gros individus dans le peuplement simulé, et de réduire le phénomène d'homogénéisation par le bas observé lorsque l'on supprime la composante aléatoire du modèle ;
- d'un meilleur traitement des accroissements respectivement positifs et nuls ou négatifs.

Il est vraisemblable cependant que ces seules modifications n'amélioreront pas de manière décisive le fonctionnement de SELVA. En ce qui concerne mortalité et recrutement, la quantification des phénomènes est difficile à réaliser de manière fiable sur des superficies et des intervalles de temps réduits (Sheil, 1996, Sheil et May, 1996) et seule une meilleure compréhension des mécanismes déclenchants et/ou facilitateurs permettra de progresser : le simulateur peut servir, dans ce cadre, à tester des hypothèses. En ce qui concerne la croissance en forêt hétérogène, les indices de compétition ont davantage fait la preuve de leurs limites que de leurs potentialités (voir Gourlet-Fleury, 1997) ; dans notre cas, la méconnaissance de la ressource « sol » disponible, l'absence de données de hauteur permettant de mieux rendre compte de la compétition pour la lumière, le manque de données fiables concernant l'évolution des gros individus, la non prise en compte du tempérament des espèces, l'existence probable de relations inter-individuelles autres que la compétition contribuent à limiter considérablement leur efficacité.

9.2.2 - A moyen terme

L'introduction de groupes d'espèces dans le simulateur, la prise en compte de la troisième dimension et l'installation de la forêt virtuelle sur un substrat doté de caractéristiques topographiques et pédologiques minimales font partie des objectifs « évidents » à moyen terme. Ils sont indissociables. Tout enrichissement d'un sous-modèle quel qu'il soit à partir d'une information supplémentaire (hauteur, ensemble de caractéristiques pédologiques et topographiques) donnera lieu à une (re)définition de groupes fonctionnels d'espèces. Et l'amélioration de l'efficacité des sous-modèles ne peut se faire sans prise en compte de cette information « espèce ».

Ceci doit passer par une phase assez lourde de collecte de données :

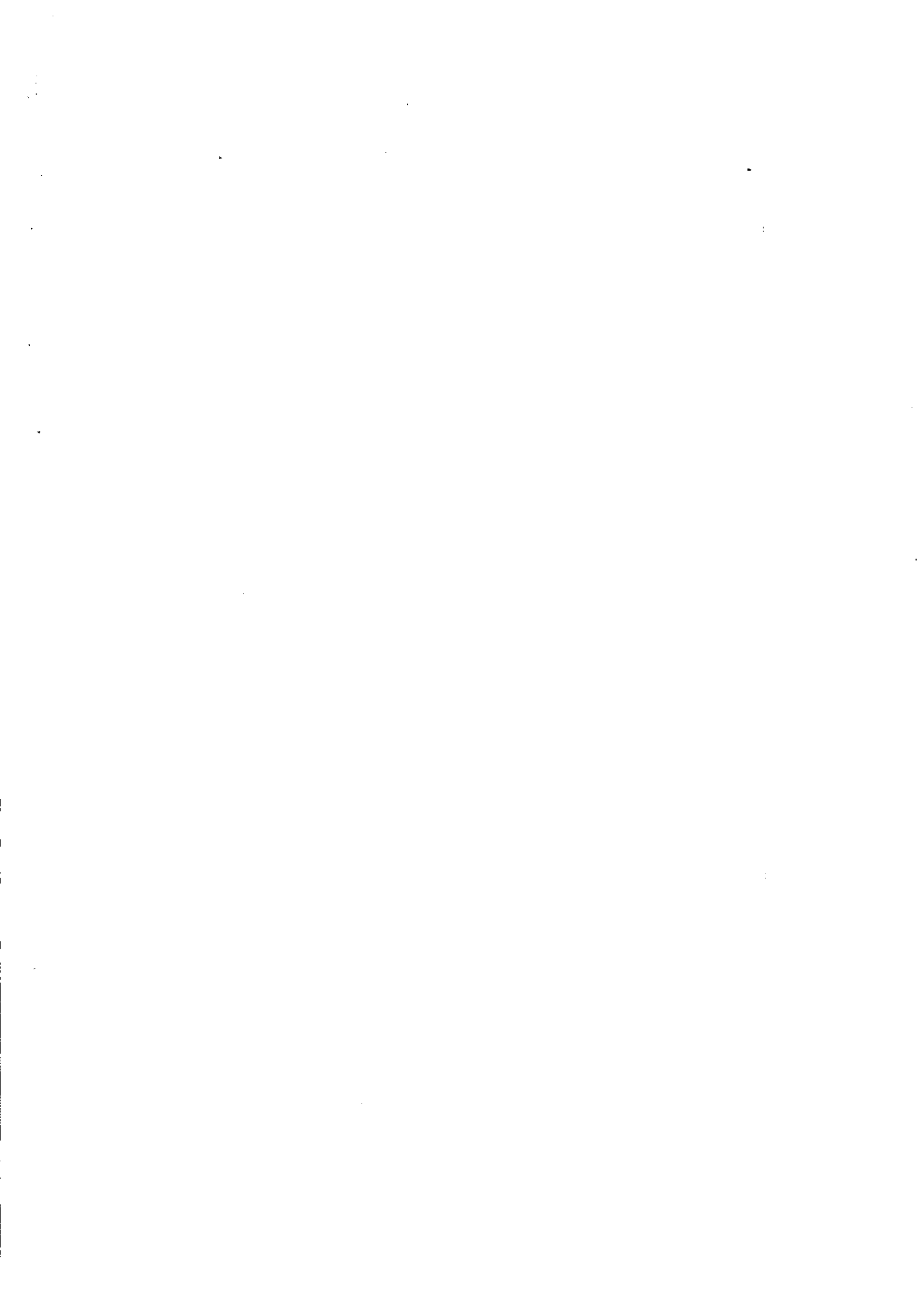
- acquisition de données de hauteur, voire de dimension des houppiers. Ce travail, entamé par Collinet (1997) et poursuivi par Picard dans le cadre de sa thèse sera systématisé, à partir de 1998, au moyen de campagnes régulières d'inventaire sur les parcelles du dispositif ; il fournira les bases d'élaboration d'indices de compétition (voir en particulier Pacala *et al.*, 1996 ou Courbaud, 1997) ou de potentialité individuelle plus pertinents et, à terme, de modèles de croissance en hauteur ;
- extension de la cartographie pédologique des parcelles témoins aux parcelles ayant subi les traitements sylvicoles et intensification du plan de sondage : ceci constitue, avec la collecte de données de hauteur, l'une des priorités affichées sur le dispositif de Paracou. Il s'agit de rechercher les informations susceptibles : (i) d'améliorer significativement l'efficacité des modèles de croissance (voir notre tentative infructueuse de prise en compte de l'effet topographie, § 4.5.3.6) ; (ii) de jouer sur l'occurrence de la mortalité sur pied et par chablis primaire (voir Durrieu de Madron, 1993) ; (iii) d'influencer la survie des plantules et donc la répartition spatiale de certaines espèces (voir Collinet, 1997) ;
- réalisation d'inventaires ciblés sur la constitution de groupes de régénération, utilisant comme base de départ un protocole inspiré de Ribbens *et al.* (1994) : voir présentation et développement en annexe 2, § 3. L'objectif est triple : parvenir à quantifier la production moyenne de plantules par un arbre moyen ; caractériser la distribution des plantules à partir de chaque pied-mère potentiel ; regrouper les espèces en fonction de ces caractéristiques, réellement mesurées ou déduites des connaissances accumulées par ailleurs par les chercheurs du CNRS, du MNHN (Muséum National d'Histoire

Naturelle), de l'ORSTOM et de l'INRA. Il s'agit d'être capable, à terme, de décrire la probabilité d'apparition d'un nouvel individu appartenant à une espèce ou un groupe d'espèces précis, à un moment donné et un endroit donné du peuplement simulé. Du réalisme de cette description dépendra la possibilité d'étudier les mécanismes de genèse et de maintien des répartitions spatiales des espèces les plus importantes, en particulier lorsqu'elles font l'objet d'une exploitation.

9.2.3 - A moyen ou long terme, peut-être ...

Nous avons signalé, en différentes occasions, que l'un des intérêts des modèles d'arbre spatialisés consistait en l'établissement possible de relations avec d'autres disciplines utilisant l'arbre comme élément de référence, qu'il s'agisse d'un abri, d'une source de nourriture, d'une source de gènes, d'une source de litière, ou d'un élément en interaction avec le substrat pédologique et l'atmosphère.

Un modèle comme SELVA pourrait à terme fournir un contexte réaliste à différentes études, portant par exemple sur la dynamique de populations animales en interaction avec le peuplement (dissémination, prédation, abri) (Holt et *al.*, 1995) : un travail de ce type a été initié par Mercier (1994) et poursuivi dans le cadre d'une thèse (Mercier, en cours). Ces études fournissent prétexte à l'acquisition de données précieuses, tout en faisant progresser notre compréhension des mécanismes gouvernant différents processus comme ceux de la régénération.



CONCLUSION GÉNÉRALE

Mettant à profit les données accumulées annuellement depuis 1984 sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou en Guyane française, nous avons construit un simulateur de la dynamique forestière basé sur un modèle d'arbre dépendant des distances. Programmé en langage orienté-objet (SmallTalk-80) selon la technique des systèmes multi-agents, ce simulateur met en oeuvre des arbres de plus de 10 cm de diamètre, localisés sur l'une des parcelles du dispositif et dotés d'un certain nombre de règles de vie. Croissance, mort (sur pied ou par chablis primaire, secondaire ou complexe), apparition sur la parcelle sont sous la dépendance de modèles statistiques calibrés puis évalués qualitativement et en partie quantitativement à partir des données de la base de Paracou.

Le simulateur, baptisé SELVA, est doté d'une interface conviviale qui permet à l'utilisateur de suivre l'évolution au cours du temps du peuplement étudié, sur plusieurs hectares, au travers de cartes localisant tous les arbres et de graphiques représentant des variables couramment utilisées par les forestiers. Elle permet également d'intervenir à tout instant sur le peuplement et de simuler de manière très souple exploitations forestières et éclaircies sylvicoles.

Ce modèle de dynamique forestière a été construit toutes espèces confondues dans un premier temps. En l'état, il reproduit un comportement du peuplement qualitativement satisfaisant c'est-à-dire que l'on obtient, quel que soit le degré de perturbation imposé au départ, un état stable à plus ou moins long terme oscillant autour des valeurs moyennes observées sur la parcelle témoin ayant servi de base à la plupart des expériences. Le comportement observé est également proche de celui reproduit par le modèle matriciel de Favrichon (1995), calibré à partir des données du même dispositif. Les comparaisons effectuées font cependant ressortir un manque de réactivité de notre modèle, dû en partie à une calibration non optimale de la composante recrutement (non prise en compte de l'effet différé des fortes perturbations et non prise en compte de l'information « espèce »).

Même si de nombreux progrès restent à faire, nous avons jeté les bases de ce qui pourrait devenir un véritable « laboratoire virtuel d'expérimentation sylvicole ». L'étude et la manipulation d'arbres localisés sur une parcelle présente de nombreux avantages potentiels comme :

- de rendre compte et de gérer les situations localement très hétérogènes rencontrées en forêt dense tropicale humide, par le biais des relations de voisinage dans un premier temps et à terme par le renseignement d'une situation topographique et/ou pédologique lorsque les données seront disponibles ;
- de permettre l'étude de la dynamique de certaines populations présentant des répartitions spatiales en agrégats ou en plaques et susceptibles d'être perturbées par l'exploitation forestière ;

- de permettre à terme le test de scénarios sylvicoles adaptés à la complexité des peuplements de Guyane, ciblant des arbres d'avenir ;

et plus généralement, de fournir :

- un cadre de dialogue et de collaboration entre toutes les disciplines qui s'intéressent à l'arbre à un titre ou à un autre, que celui-ci soit considéré comme une source de bois, de graines, de gènes, de nourriture, de litière, d'oxygène, ou un indicateur du substrat sur lequel il se développe ;
- un outil pédagogique à l'usage des étudiants comme des gestionnaires.

Soulignons que le développement de ce modèle a été l'occasion de synthétiser et de formaliser un certain nombre de connaissances mais aussi de mettre en lumière des insuffisances et des lacunes à la fois techniques (exemple de la mesure des gros arbres à Paracou) et scientifiques (inventaires de régénération). Ces deux aspects nous paraissent fondamentaux. Il existe en effet en Guyane, sur différents sites expérimentaux (BAFOG, ARBOCEL, Piste de Saint-Elie, Nouragues, forêts expérimentales de Risquetout et d'Organabo), un gisement exceptionnel de connaissances de toutes sortes concernant différents aspects du fonctionnement de l'écosystème forestier. Les données accumulées ne le sont malheureusement pas sous une forme synthétique qui permettrait d'appréhender de façon quantifiée le cycle complet de vie des espèces, ni même de réaliser des regroupements efficaces au regard, par exemple, des processus de régénération (Sabatier et Rankin de Merona, *comm. pers.*) : or, ceci reste une condition indispensable à l'amélioration des modèles de dynamique forestière quels qu'ils soient.

En fournissant un cadre conceptuel à la recherche, un modèle très détaillé comme celui que nous avons commencé à construire nous paraît être de nature à faire progresser les choses. Que l'on parvienne ou non à prédire l'évolution de la composition floristique à moyen terme d'un peuplement soumis à exploitation tous les 40 ans, ou bien les conséquences d'une exploitation intensive de l'Angélique sur la dynamique spatio-temporelle de cette espèce, les sous-produits générés par ce questionnement présenteront tous une utilité que ce soit pour le scientifique, le gestionnaire ou l'étudiant : base de données enrichie, bilan des connaissances, formulation de questions intermédiaires (quelle peut être l'influence d'un traitement sylvicole intensif sur la phénologie reproductive de l'Angélique ?) et planification de nouvelles collectes de données en évitant d'alimenter ce que Czarnowski (1961, cité par Turnbull, 1963) appelait déjà des « cemeteries of numbers ».

Couplé à d'autres modèles travaillant à des échelles différentes comme le modèle de Favrichon (1995) ou le modèle de Picard (thèse en cours), SELVA devrait en outre à terme nous permettre de progresser dans le « ciblage » des informations à prendre en compte pour passer de modèles « expérimentaux » à des modèles de gestion à grande échelle (spatiale et temporelle) applicables à plusieurs milliers d'hectares. De telle sorte qu'un jour peut-être, des modèles pourront réellement devenir des outils efficaces d'aide à la gestion des peuplements forestiers guyanais.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abidi H. (1991).** Contribution à la méthodologie de la modélisation des courbes de croissance. Exemple de la croissance staturale chez l'être humain. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I / URA CNRS 243. 232 p.
- Acevedo M.F., Urban D.L. et Ablan M. (1995).** Transition and gap models of forest dynamics. *Ecological Applications* 5(4): 1040-1055.
- Acevedo M.F., Urban D.L. et Shugart H.H. (1996).** Models of forest dynamics based on roles of tree species. *Ecological Modelling* 87: 267-284.
- Aikman D.P. (1992).** Modeling of growth and competition in plant monocultures. In: DeAngelis D.L. et Gross L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. 472-491.
- Alder D. (1994).** The preliminary development of the CAFOGROM forest growth model. ODA/CPATU Silviculture Research Project, Belém, Brazil. Internal consultancy report, 28 p.
- Alder D. (1995).** Growth Modelling for Mixed Tropical Forests. Oxford Forestry Institute - University of Oxford - Forestry Research Programme. 231 p.
- Arney J.D. (1974).** An individual tree model for stand simulation in Douglas-Fir. In: FRIES J. (Ed). *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 38-46.
- Atger C. et Edelin C. (1994).** Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* 72 : 963-975.
- Auger P. (1995).** Automates cellulaires et dynamique spatiale. Modélisation de la dynamique forestière. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 261-272.
- Barbault R. (1995).** Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité. Masson, Paris, 2ème tirage. 273 p.
- Bariteau M. (1993).** La régénération naturelle avant et après exploitation sur le dispositif d'expérimentation sylvicole de Paracou en Guyane française. Thèse de l'Université Paris VI, 264 p.
- Bariteau M. et Geoffroy J. (1989).** Sylviculture et régénération naturelle en forêt guyanaise. *Revue Forestière Française* XLI (4) : 309-323.
- Bart J. (1995).** Acceptance criteria for using individual-based models to make management decisions. *Ecological Applications* 5(2) : 411-420.

- Barthès B. (1988).** Où pousse cet arbre ? Premiers résultats de l'étude des relations sol-végétation en forêt de Paracou (Guyane). Cas du Wapa et du Gonfolo. Rapport interne ORSTOM / CTFT, 33 p.
- Barthès B. (1990).** Etude des relations sol-plante : le cas de la forêt primaire sur socle en Guyane française. Article préparé pour l'Atelier sur l'Aménagement et la Conservation de l'Ecosystème Forestier Tropical Humide MAB/UNESCO - MAB/France - IUFRO - FAO, Cayenne, 12-16 mars 1990 (résumé publié dans les actes).
- Barthès B. (1991).** Caractérisation pédologique de parcelles du dispositif "Forêt Naturelle" du C.T.F.T. à Paracou (Sinnamary, Guyane). Rapport interne ORSTOM / CTFT, 14 p.
- Bazzaz F.A. et Pickett S.T.A. (1980).** Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Beck D.E. (1974).** Predicting growth of individual trees in thinned stands of Yellow-Poplar. In: FRIES J. (Ed). *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm: 47-55.
- Belcher D.W., Holdaway M.R. et Brand G.J. (1982).** *A description of STEMS - The Stand and Tree Evaluation and Modeling System*. USDA Forest Service - North Central Forest Experiment Station - General Technical Report NC-79, 17 p.
- Bella I.E. (1971).** A new competition model for individual trees. *Forest Science* 17: 364-372.
- Bergonzini J.-C. et Schmitt L. (1985).** Constitution des blocs du dispositif « Forêt Naturelle ». Rapport interne C.T.F.T., 39 p.
- Blaise F. et de Reffye P. (1994).** Simulation de la croissance des arbres et influence du milieu : le logiciel AMAppara. Actes du 2ème colloque africain sur la recherche en informatique - Ouagadougou, 12-18 oct. 1994. INRIA-ORSTOM, Collection COLLOQUES et SEMINAIRES de l'ORSTOM. 15 p.
- Bossel H. et Krieger H. (1991).** Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling* 59: 37-71.
- Bossel H. et Krieger H. (1994).** Simulation of multi-species tropical forest dynamics using a vertically and horizontally structured model. *Forest Ecology and Management* 69 (1-3): 123-144.
- Botkin D.B., Janak J.F. et Wallis J.R. (1972).** Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* 60: 849-872.
- Bouchon J. (1995).** Concepts et caractéristiques des divers modèles de croissance. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 23-34.
- Bouchon J., de Reffye P. et Barthélémy D. (Eds) (1997).** Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Collection Science Update, INRA Editions, 434 p.
- Boulet R. et Brunet D. (1983).** Prospection pédologique en vue de l'implantation des blocs de l'opération CTFT « Forêt Naturelle ». Rapport ORSTOM, 7 p.
- Boulet R., Godon P., Lucas Y. et Worou S. K. (1984).** Analyse structurale de la couverture pédologique et expérimentation agronomique en Guyane française. Cahiers de l'ORSTOM, Série Pédologie, XXI(1) : 21-31.

- Bousquet F. (1994).** Des milieux, des poissons, des hommes : étude par simulations multi-agents. Le cas de la pêche dans le delta central du Niger. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I / ORSTOM. Editée dans la collection : Travaux et Documents Microédités (TDM 119 - F3) de l'ORSTOM. 175 p.
- Bruce D. et Wensel L.C. (1988).** Modelling forest growth : approaches, definitions, and problems. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 1-8.
- Bugmann H.K.M. (1996).** A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77(7) : 2055-2074.
- Bugmann H.K.M., Yan X., Sykes M.T., Martin P., Lindner M., Desanker P.V. et Cumming S.G. (1996).** A comparison of forest gap models : model structure and behaviour. *Climatic Change* 34: 289-313.
- Burkhart H.E. et Strub M.R. (1974).** A model for simulation of planted loblolly pine stands. In: FRIES J. (Ed). *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm, p. 128-135.
- Burkhart H.E. et Tham A. (1992).** Predictions from growth and yield models of the performance of mixed-species stands. In : Cannell M.G.R., Malcolm D.C. and Robertson P.A. « The ecology of mixed-species stands of trees », Special Publication N°11 of the British Ecological Society - Oxford. P.21-34.
- Cabrera-Gaillard C. et Gignoux J. (1989).** Répartitions spatiales et sylviculture en forêt guyanaise. Note interne, C.T.F.T., 19 p. + ann.
- Caruso D. (1994)** - Modélisation d'une forêt tropicale par une approche multi-agents (étude préliminaire). *Mémoire du DEA IARFA - LAFORIA - Université Paris VI*. 15 p.
- Caswell H. (1976).** The validation problem. In : PATTEN B.C. (Ed). *Systems Analysis and Simulation in Ecology, Vol.4*. Academic Press, NY, pp. 313-325.
- Caswell H. et John A.M. (1992).** From the individual to the population in demographic models. In : DeAngelis D.L. et Gross L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. 36-61.
- Chai F.Y.C. et Lemay V.M. (1993).** Development and testing of diameter increment models for mixed swamp forests of Sarawak. *Forest Ecology and Management*, 58 : 51-64.
- Charles-Dominique P. (1995).** Interactions plantes-animaux frugivores, conséquences sur la dissémination des graines et la régénération forestière. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 223-235.
- Chassé J.L. et Debouzie D. (1974).** Utilisation des tests de Kiveliovitch et Vialar dans l'étude de quelques générateurs de nombres pseudo-aléatoires. *Revue de Statistique Appliquée*, XXII (3) : 83-90.
- Clark J.S. (1992).** Relationships among individual plant growth and the dynamics of populations and ecosystems. In : DeAngelis D.L. et Gross L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. 421-454.
- Clément I. (1991a).** La croissance des arbres : architecture, modélisation et évaluation des méthodes en vue d'une étude comparée. Mémoire bibliographique - DEA d'Analyse et de

Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 40 p.

Clément I. (1991b). Les modèles d'architecture végétale : étude, formalisation, simulation et classification. Mémoire technique - DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 33 p. + ann.

Clément J. (1997). Le développement de la pensée et des actions forestières tropicales depuis 1946. *Bois et Forêts des Tropiques* 252 : 5-24.

CNRS-ORSTOM (1979). Atlas des Départements Français d'Outre-Mer. 4 : La Guyane. Centre d'Etudes de Géographie Tropicale (CNRS) / ORSTOM, 36 planches + notices.

Colin F. (1989). Ecophysiologie en forêt équatoriale. Contribution à la connaissance de *Goupia glabra*. Mémoire de stage de 1ère année de l'ENGREF. INRA/ENGREF, 37 p. + ann.

Collinet F. (1993a). *Bilan sur les méthodes de modélisation quantitative en forêt dense tropicale humide*. Mémoire bibliographique - DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 30 p. + ann.

Collinet F. (1993b). Suivi d'un plateau après exploitation sylvicole modérée en forêt guyanaise. Rapport technique du DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 34 p. + ann.

Collinet F. (1997). Essai de regroupements des principales essences structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou - Guyane). Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I / ENGREF. 203 p. + ann.

Coquillard P. et Hill D.R.C. (1997). Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson, Paris. 273 p.

Courbaud B. (1991). *Introduction à une modélisation de la croissance en forêt irrégulière de montagne*. DEA de Biologie Forestière - Université de NANCY I, 141 p.

Courbaud B. (1995). Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 173-182.

Courbaud B. (1997). Modélisation de l'éclaircissement et de la croissance de l'Épicéa (*Picea abies* L. Karst) en forêt irrégulière de montagne. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I / CEMAGREF. 238 p.

Courbaud B., Houllier F. et Rupe C. (1993). Un modèle de croissance en hauteur des arbres en pessière pure irrégulière de montagne. *Annales des Sciences Forestières* 50 : 337-351.

Cusset G. (1991). Les modèles sigmoïdes en biologie végétale. *Acta Biotheoretica* 39: 197-205

Danjon F. et Hervé J.-C. (1994). Choice of a model for height-growth curves in maritime pine. *Annales des Sciences Forestières*. 51 : 589-598.

Dawkins H.C. (1966). The productivity of tropical high-forest trees and their reaction to controllable environment. Balliol College - Nuffield Foundation research fellowship 1960-1963, Commonwealth Forestry Institute, Oxford, 111 p. + tab.

Deakin M.A.B. (1989). Modelling Biological Systems. Workshop on *Dynamics of Complex Interconnected Biological Systems*. Albany, W.A. - January, 1989. 15 p.

- DeAngelis D.L. et Gross L.J. (1992).** Préface de l'ouvrage : DEANGELIS D.L. et GROSS L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. xv-xviii.
- DeAngelis D.L. et Rose K.A. (1992).** Which individual-based approach is most appropriate for a given problem ? In: DEANGELIS D.L. et GROSS L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. 67-87.
- Deleuze C. (1992).** Modélisation de la croissance des arbres : approche dendrométrique ou approche physiologique ? Mémoire bibliographique du DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 46 p.
- Deleuze C. (1995).** Intégration de concepts éco-physiologiques dans les modèles de croissance et de qualité des bois. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 149-155.
- Deleuze C. (1996).** Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I. 305 p.
- Dentand F. (1990).** Adaptation d'un modèle de croissance au Pin noir d'Autriche. Etude préliminaire. Mémoire de 3ème année de l'ENITEF / INRA. 65 p. + ann.
- De Roos A.M. et Sabelis M.W. (1995).** Why does space matter ? In a spatial world it is hard to see the forest before the trees. *Oikos* 74(3): 347-348.
- Deschères P. (1991).** Etude quantitative de la répartition spatiale de quelques espèces forestières commercialisables en Guyane française ; cas particulier : *Dicorynia guianensis*. Mémoire de stage ERASMUS - ENGREF / Université de Gand. 44 p. + ann.
- Dessard H. (1996).** Estimation de l'intensité locale d'un processus ponctuel de Cox : application à l'analyse spatiale d'un inventaire forestier. Thèse de doctorat de l'Université II Sciences et Techniques du Languedoc - 204 p. + ann.
- Dhôte J.-F. (1990).** Modèles de la dynamique des peuplements forestiers : articulation entre les niveaux de l'arbre et du peuplement. Applications à la sylviculture des hêtraies. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard - Lyon I. 256 p.
- Dhôte J.-F. (1991).** Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtre : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production. *Annales des Sciences Forestières* 48 : 389-416.
- Doligez A. (1996).** Evolution de la diversité génétique intra-population et de sa structure : étude d'un modèle de simulation spatialisé en vue de la gestion des ressources génétiques forestières tropicales. Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon / CIRAD-Forêt. 273 p. + ann.
- Drogoul A. (1993).** De la simulation multi-agents à la résolution collective de problèmes. Une étude de l'émergence de structures d'organisation dans les systèmes multi-agents. Thèse de doctorat de l'Université Paris VI - 358 p.
- Dunning, Jr. J.B., Stewart D.J., Danielson B.J., Noon B.R., Root T.L., Lamberson R.H. et Stevens E.E. (1995).** Spatially explicit population models : current forms and future uses. *Ecological Applications* 5(1): 3-11.

- Duplat P. (1995).** Utilisation des modèles de croissance et de qualité du bois ; les attentes des forestiers. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 13-20.
- Durrieu de Madron L. (1993).** Mortalité, chablis et rôle des trouées avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou - Guyane Française. Thèse de 3ème cycle - ENGREF/CIRAD, 203 p. + ann.
- Ek A.R. et Dudek A. (1980).** Development of individual tree based stand growth simulators : progress and applications. *Workshop on Forest Succession*. - Mountain Lake - USA - June 8-14, 1980, 1-25.
- Ek A.R. et Monserud R.A. (1974a).** *FOREST - A computer model for simulating the growth and reproduction of mixed species forest stands*. School of Natural Resources - College of Agricultural and Life Sciences - University of Wisconsin-Madison - Research Report n°A2635, 90 p.
- Ek A.R. et Monserud R.A. (1974b).** Trials with program FOREST : growth and reproduction simulation for mixed species even- or uneven-aged forest stands. In: FRIES J. (Ed). *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm, p. 56-73.
- Ek A.R. et Monserud R.A. (1975).** Methodology for Modeling Forest Stand Dynamics. *Staff Paper Series n°2*, Department of Forestry - School of Natural Resources, University of Wisconsin-Madison.
- Ekschmitt K. et Breckling B. (1994).** Competition and coexistence : the contribution of modelling to the formation of ecological concepts. *Ecological Modelling* 75/76: 71-82.
- Enright N.J. et Hartshorn G.S. (1981).** The demography of tree species in undisturbed tropical rain forest. In : Bormann F.H. et Berlyn G. (Eds) : *Age and growth rate of tropical trees : new directions for research*. New Haven, Connecticut, p.107-119.
- Fairweather S.E. (1988).** Development of an individual tree growth model for Pennsylvania. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 61-67.
- F.A.O. (1992).** Forest resources assessment, 1990, Tropical countries. FAO Forestry Papers n°112 - Rome - 61 p.
- Farr W.A. et Johnson R.R. (1988).** Comparison of some individual-tree height-increment models for western hemlock and Sitka spruce in southeast Alaska. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 68-75.
- Favricon V. (1991).** Sur quelques relations entre la croissance des arbres et la structure du peuplement en forêt semi-décidue (République Centrafricaine). DEA Ecosystèmes Forestiers Tropicaux - Université PARIS VI, 40 p.
- Favricon 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'Ecologie (La Terre et la Vie)* 49 : 379-403.
- Favricon V. (1995).** Modèle matriciel déterministe en temps discret - Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française). Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I / CIRAD. 252 p. + ann.

- Ferber J. (1991).** Conception et programmation par objets. Coll. « Technologies de pointe. Informatique ». Hermès. 110 p.
- Ferber J. (1995).** Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective. InterEditions. 522 p.
- Fleury B. (1995).** Evolution récente de la gestion forestière et attentes du gestionnaire en Guyane française. Actes du séminaire interne de *Silvolab-Guyane*, tenu en Avril 1994 : « Recherches sur les écosystèmes forestiers de Guyane ». 83-93.
- Flewelling J.W. et Pienaar L.V. (1981).** Multiplicative regression with lognormal errors. *Forest Science* 27(2) : 281-289.
- Ford E.D. et Sorrensen K.A. (1992).** Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. In : DEANGELIS D.L. & GROSS L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, 363-407.
- Forest Ecology and Management (1994).** Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. Special Issue. Vol. 69 (1-3), 350 p.
- Forget P.-M. (1988).** Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise. Thèse de doctorat de l'Université Paris VI. 245 p. + ann.
- Franc A., Besnard J. et Klein E. (1995).** Simulation de la dynamique des peuplements forestiers hétérogènes : quelques pistes à l'aide de modèles simples. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 183-191.
- Franc A. et Picard N. (1997).** Quelques remarques sur la description et la modélisation des forêts homogènes et hétérogènes - Application aux « gap models ». Document de travail - Programme GIP ECOFOR Forêts hétérogènes - 88 p.
- Franklin J.F., Shugart H.H. et Harmon M.E. (1987).** Tree death as an ecological process. The causes, consequences and variability of tree mortality. *BioScience* 37(8): 550-556.
- Freese F. (1960).** Testing accuracy. *Forest Science* 6(2): 139-145.
- Garcia O. (1986).** Growth Modelling — a (Re)view. *Newsletter n°2* of the IUFRO Working Group « Management Planning and Managerial Economics in Short Rotation Timber Plantations ». 4 p.
- Garcia O. (1994).** The state-space approach in growth modelling. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1894-1903.
- Gazel M. (1983).** Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane. Rapport interne, ONF. 129 p.
- Gerrard D.J. (1967).** Competition quotient : an index of the competitive stress affecting individual forest trees. Michigan State University - Department of Forestry, 65 p.
- Golitin A. (1995).** Etude de certaines anomalies dans la base de données du dispositif sylvicole de Paracou (Guyane française). Mémoire de stage (IUT II) de l'Université Pierre Mendès-France de Grenoble. 56 p.

- Gourlet-Fleury S. (1992a).** Indices de compétition : les possibilités d'application à la gestion en forêt dense tropicale humide. Mémoire bibliographique - DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 30 p. + ann.
- Gourlet-Fleury S. (1992b).** Simulation d'éclaircies sur le dispositif sylvicole de PARACOU (Guyane française) : recherche de méthodes d'intervention en forêt, après exploitation. Mémoire technique - DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 34 p. + ann.
- Gourlet-Fleury S. (1997).** Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Annales des Sciences Forestières* : à paraître en 1997.
- Gourlet-Fleury S. et Montpied P. (1995).** Dynamique des peuplements denses forestiers en zone tropicale humide : ébauche d'un modèle d'arbre à Paracou (Guyane française). *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 283-302.
- Grimm V. (1994).** Mathematical models and understanding in ecology. *Ecological Modelling* 75/76: 641-651.
- Hahn J.T. et Leary R.A. (1979).** Potential diameter growth functions. In : A generalized forest growth projection system applied to the Lake States Region. USDA Forest Service - General Technical Report NC 49 : 22-26.
- Hallé F., Oldeman R.A.A et Tomlinson P.B. (1978).** Tropical Trees and Forests - An architectural analysis. Springer Verlag, 441 p.
- Hartshorn G.S. (1980).** Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.): 23-30.
- Hasenauer H. (1994).** A single tree simulator for uneven-aged mixed species stands. Proceedings from the Symposium of the IUFRO Working Groups: S4. 01-03: Design, Performance and Evaluation of Experiments. S4. 01-04: Growth Models for Tree and Stand Simulation; 25-29 Apr. 1994; Lousa (Portugal). 255-269.
- Hegyí F. (1974).** A simulation model for managing Jack-Pine stands. In: FRIES J. (Ed). *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 74-87.
- Hilt D.E. et Teck R.M. (1988).** Individual-tree diameter growth model for northern New-England. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 86-93.
- Holt R.D., Pacala S.W., Smith T.W. et Liu J. (1995).** Linking contemporary vegetation models with spatially explicit animal population models. *Ecological Applications* 5(1): 20-27.
- Houle G. (1995).** Seed dispersal and seedling recruitment : the missing link(s). *Ecoscience* 2(3): 238-244.
- Houllier F. (1986).** Echantillonnage et modélisation de la dynamique des peuplements forestiers - Application au cas de l'inventaire forestier national. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I. 267 p. + ann.
- Houllier F. (1992).** Analyse et modélisation de la dynamique des peuplements forestiers. Applications à la gestion des ressources forestières. Mémoire présenté devant l'Université Claude Bernard-LYON I pour l'obtention de l'habilitation à diriger des recherches. 67 p.

- Houllier F. (1995).** A propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 273-282.
- Houllier F., Bouchon J. et Birot Y. (1991).** Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. *Revue Forestière Française* 53: 87-105.
- Houllier F. et Millier C. (1995).** Dynamique des peuplements de forêt dense humide : dialogue entre écologues, expérimentateurs et modélisateurs. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 303-311.
- Houllier F., Caraglio Y et Durand M. (1997).** Modelling tree architecture and forest dynamics. A research project in the dense moist evergreen forests of the western Ghâts (South India). *Pondy Papers in Ecology* 2. 37 p.
- Hubbell S.P., Condit R. et Foster R.B. (1990).** Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Transactions of the Royal Society of London, Series B* 330: 269-281.
- Hulme P.E. (1996).** Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615.
- Huston M. (1992).** Individual-based forest succession models and the theory of plant competition. In: DEANGELIS D.L. et GROSS L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, 408-420.
- Huston M., DeAngelis D. et Post W. (1988).** New Computer Models Unify Ecological Theory. *BioScience* 38(10): 682-691.
- Jeffers J.N.R., Bossel H. et Rennolls K. (1996).** The role of models in the research of CIFOR : a review. In : *Report of the Review Panel on Modelling at CIFOR*. 12 p.
- Jolivet E. (1983).** Introduction aux modèles mathématiques en biologie. INRA, collection « Actualités Scientifiques et Agronomiques », n°11. Masson, Paris. 151 p.
- Jones P.N. et Carberry P.S. (1994).** A technique to develop and validate simulation models. *Agricultural Systems* 46 : 427-442.
- Kawata M. (1995a).** Effective population size in a continuously distributed population. *Evolution* 49(6): 1046-1054.
- Kawata M. (1995b).** Emergent and effective properties in ecology and evolution. *Res. Popul. Ecol.* 37(1): 93-96.
- Kawata M. et Toquenaga Y. (1994).** From artificial individuals to global patterns. *Trends in Ecology and Evolution (TREE)* 9(11): 417-421.
- King D.A. (1996).** Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12 : 25-44.
- Kohyama T. (1991).** Simulating stationary size distribution of trees in rain forests. *Annals of Botany* 68: 173-180.
- Kohyama T. (1992a).** Density-size dynamics of trees simulated by a one-sided competition multi-species model of rain forest stands. *Annals of Botany* 70: 451-460.

- Kohyama T. (1992b).** Size-structured multi-species model of rain forest trees. *Functional Ecology* 6: 206-212.
- Kohyama T. et Hara T. (1989).** Frequency distribution of tree growth rate in natural forest stands. *Annals of Botany* 64: 47-57.
- Kokou K. (1992).** Contribution à l'étude du déterminisme écologique de la répartition spatiale de l'Angélique (*Dicorynia guianensis*) en forêt dense guyanaise. Mémoire du DEA de Géographie des Espaces Tropicaux de l'Université de Bordeaux III / ENGREF. 83 p. + ann.
- Korzukhin M.D. et Ter-Mikaelian M.T. (1995).** An individual tree-based model of competition for light. *Ecological Modelling* 79: 221-229.
- Korzukhin M.D., Ter-Mikaelian M.T. et Wagner R.G. (1996).** Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management ? *Canadian Journal of Forest Research* 26(5): 879-887 .
- Krajicek J.E., Brinkman K.A. et Gingrich S.F. (1961).** Crown competition - A measure of density. *Forest Science* 7: 35-42.
- Kuru G.A., Whyte A.G.D. et Woollons R.C. (1992).** Utility of reverse Weibull and extreme value density functions to refine diameter distribution growth estimates. *Forest Ecology and Management* 48: 165-174.
- Larocque G. et Marshall P.L. (1988).** Improving single-tree distance-dependent growth models. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 94-101.
- Law A.M. et Kelton W.D. (1991).** Simulation modeling and analysis. McGraw-Hill Series in Industrial Engineering and Management Science. 759 p.
- Leary R.A. et Holdaway M.R. (1979).** Modifier function. In : *A generalized forest growth projection system applied to the Lake States Region*. USDA Forest Service - General Technical Report NC 49 : 22-26.
- Lebart L., Morineau A. et Fénelon J.-P. (1979).** Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes. Dunod, 510 p.
- Lebreton J.-D. et Millier C. (1982).** Modèles dynamiques déterministes définis par des équations différentielles. Dans : « Modèles dynamiques déterministes en biologie », sous la direction de Lebreton J.-D. et Millier C. Masson, Paris : 13-58.
- Legay J.-M. (1973).** La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. Informatique et Biosphère, Paris, p. 1-73.
- Lejeune P. (1996).** Développement d'un modèle de type arbre appliqué à la croissance des peuplements feuillus irréguliers du sud de la Belgique. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1838-1848.
- Lemoine B. (1995).** Un modèle de croissance pour le Pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 116-119.
- Lescure J.-P., de Foresta H. et Riéra B. (1990).** Concepts communs à l'analyse des processus de dynamique et de succession. *Bois et Forêts des Tropiques* 219 : 57-60.

- Levin S.A. (1992).** The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Lhuillier M. (1997).** MALEVA : une plate-forme à base de composants logiciels pour la conception et la simulation de Systèmes Multi-Agents. Thèse de doctorat de l'Université Paris VI, à paraître.
- Lieberman M. et Lieberman D. (1985).** Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology* 66(2): 632-635.
- Lin J.Y. (1974).** Stand growth simulation models for Douglas-Fir and Western Hemlock in the northwestern United States. In: FRIES J. (Ed). *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm: 102-118.
- Liu J. (1994).** Development of individual-based forest model from plot data. *Smithsonian Tropical Research Institute - Inside CTFS 1994* : 8.
- Liu J. et Burkhart H.E. (1994).** Spatial autocorrelation of diameter and height increment predictions from two stand simulators for Loblolly Pine. *Forest Science* 40(2) : 349-356.
- Liu J. et Ashton P.S. (1995).** Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management* 73: 157-175.
- Loehle C. et LeBlanc D. (1996).** Model-based assessments of climate change effects on forests : a critical review. *Ecological Modelling* 90: 1-31.
- Loffeier M.E. (1989).** *Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (Sud-Ouest de l'Inde)*. Institut Français de Pondichéry - Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XXVI, 211 p.
- Lomnicki A. (1992).** Population ecology from the individual perspective. In: DEANGELIS D.L. et GROSS L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. 3-17.
- Loubry D. (1994).** Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N.). Thèse de doctorat de l'Université Paris 6 - Spécialité : Biologie Végétale Tropicale. 372 p. + ann.
- Luan J., Muetzelfeldt R.I. et Grace J. (1996).** Hierarchical approach to forest ecosystem simulation. *Ecological Modelling*, 86: 37-50.
- Luckyanov N.K. (1993).** On adequacy of ecological models. *Ecological Modelling*, 68: 51-65.
- Maître H.F. (1982).** Projet de recherches sylvicoles sur les peuplements naturels en forêt dense guyanaise. Rapport interne C.T.F.T., 65 p.
- Martin G.L. et Ek A.R. (1984).** A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science* 30: 731-743.
- Mayer D.G. et Butler D.G. (1993).** Statistical validation. *Ecological Modelling*, 68: 21-32.
- Mayer D.G., Stuart M.A. et Swain A.J. (1994).** Regression of real-world data on model output : an appropriate overall test of validity. *Agricultural Systems* 45 : 93-104.

- Meldahl R.S., Bolton R.K. et Eriksson M. (1988).** Development of a mixed species projection system for southern forests. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 102-109.
- Mercier F. (1994).** Maquette de Système Multi-Agents appliqué à l'interaction entre un arbre pionnier (*Cecropia obtusa*) et une chauve-souris frugivore (*Artibeus spp.*) en forêt guyanaise. Mémoire technique - DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 34 p. + ann.
- Mesplé F., Troussellier M., Casellas C. et Legendre P. (1996).** Evaluation of simple statistical criteria to qualify a simulation. *Ecological Modelling* 88 : 9-18.
- Mitchell K.J. (1969).** Simulation of the growth of even-aged stands of white-spruce. *Bulletin of Yale University School of Forestry* 75: 1-48.
- Mitchell K.J. (1975).** Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *Forest Science - Monograph* 17: 1-38
- Moassa A.-B. (1993).** Contribution à l'analyse de la reconstitution d'un recru de forêt dense humide après coupe papetière (ARBOCEL-Guyane). Mémoire de fin d'étude, pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur d'Agronomie Tropicale, option Eaux et Forêts. ESAT / CNEARC / ENGREF / CIRAD-Forêt. 67 p. + ann.
- Mohren G.M.J. et Burkhart H.E. (1994).** Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *Forest Ecology and Management* 69 (1-3): 1-5.
- Monserud R.A. (1975).** *Methodology for simulating Wisconsin northern hardwood stand dynamics*. Ph.D. Dissertation - University of Wisconsin-Madison, 156 p.
- Monserud R.A. (1976).** Simulation of forest tree mortality. *Forest Science* 22(4): 438-444.
- Monserud R.A. et Sterba H. (1996).** A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management* 80: 57-80.
- Montpied P. (1992).** Inventaire de régénération 1992. Protocole expérimental. Version du 29/01/92, rapport interne INRA, 9 .
- Montpied P. (1995).** La régénération naturelle en forêt tropicale humide : effet de traitements sylvicoles d'intensité variable. Bilan des inventaires INRA à Paracou, Guyane française - 1986 à 1992. Actes du séminaire interne de *Silvolab*-Guyane, tenu en Avril 1994 : « Recherches sur les écosystèmes forestiers de Guyane ». 51-69.
- Moravie M.A. (1995).** Modèle de dynamique de peuplements plurispécifiques inéquiennes (Application à un peuplement forestier tropical d'Inde). Mémoire du DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques - I.A.S.B.S.E. - Université Claude Bernard, LYON I, 31 p. + ann.
- Mortier F. (1990).** *Sylvigénèse et structures spatiales en forêts tempérées..* DEA de Biologie Végétale et Forestière - Université de NANCY I, 167 p + ann.
- Mou P., Mitchell R.J. et Jones R.H. (1993).** Ecological field theory model : a mechanistic approach to simulate plant-plant interactions in southeastern forest ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 2180-2193.

- Munro D.D.** (1974). Forest growth models : a prognosis. In : FRIES (ed). *Growth models for tree and stand simulation..* Research Notes n°30, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 7-21.
- Murdoch W.W., McCauley E., Nisbet R.M. Gurney W.S.C et De Roos A.M.** (1992). Individual-based models : combining testability and generality. In: DEANGELIS D.L. et GROSS L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems.* Chapman & Hall, pp. 18-35.
- Murphy P.A. et Shelton M.G.** (1996). An individual-tree basal area growth model for loblolly pine stands. *Canadian Journal of Forest Research* 26 : 327-331.
- Norusis M.J.** (1990). SPSS Advanced Statistics User's Guide. SPSS Inc., 285 p.
- Oderwald R.G. et Hans R.P.** (1993). Corroborating models with model properties. *Forest Ecology and Management* 62: 271-283.
- Oldeman R.A.A.** (1974). *L'architecture de la forêt guyanaise.* Mémoires ORSTOM vol.73. 198 p + ann.
- Oldeman R.A.A. et Van Dijk J.** (1989). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees.. In: GOMEZ-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M. (Eds). *Rain Forest Regeneration and Management.* UNESCO - Man and the Biosphere Series, volume 6, pp. 21-63.
- ONF** (1991). Rapport d'activité 1991. Direction Régionale de la Guyane, 15 p.
- ONF** (1996). Suivi des forêts pilotes de Risquetout et d'Organabo. Document interne de la Direction Régionale de l'ONF-Guyane, 14 p. + ann.
- Ong R. et Kleine M.** (1996). DIPSIM. A Dipterocarp forest growth simulation model for Sabah. FRC Research Papers, N°2 - Forestry Department, Sabah, Malaysia - 94 p.
- Oreskes N., Shrader-Frechette K. et Belitz K.** (1994). Verification, validation and confirmation of numerical models in the Earth Sciences. *Science* 263: 641-646.
- ORSTOM** (1975). BUMIDOM - Opération Guyane. Implantation d'exploitations agricoles et forestières. Contribution scientifique de l'ORSTOM au groupement constitué par BCEOM-BDPA-BRGM-CTFT-IFAC-IFCC-IGN-IRAT-IRHO-SATEC-SEDES. Données scientifiques et analytiques. Tome I. 178 p.
- Ottorini J.M.** (1991). Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture. *Annales des Sciences Forestières* 48: 651-666.
- Ottorini J.M.** (1995). Simulation et sylviculture du Douglas. *Revue Forestière Française*, numéro spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois » : 97-105.
- Pacala S.W., Canham C.D. et Silander J.A.Jr** (1993). Forest models defined by field measurements : I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1980-1988.
- Pacala S.W., Canham C.D., Saponara J., Silander J.A.Jr, Kobe R.K. et Ribbens E.** (1996). Forest models defined by field measurements : estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66(1): 1-43.

- Pacala S.W. et Deutschman (1995).** Details that matter : the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* 74(3): 357-365.
- Parresol B.R. (1993).** Modeling multiplicative error variance : an example predicting tree diameter from stump dimensions in baldcypress. *Forest Science* 39(4) : 670-679.
- Parresol B.R. (1995).** Basal area growth for 15 tropical tree species in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 73: 211-219.
- Pascal J.-P. (1995).** Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 237-249.
- Pavé A. (1994).** Modélisation en biologie et en écologie. Aléas, Lyon, 559 p.
- Pavé A. (1995).** Modélisation des écosystèmes forestiers : enjeux, problèmes et approches. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 193-197.
- Phillips O.L. et Gentry A.H. (1994).** Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* (263): 954-958.
- Phipps M.J. (1992).** From local to global : the lesson of cellular automata. In: DeAngelis D.L. et Gross L.J. (Eds). *Individual-based models and approaches in ecology - Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, pp. 165-187.
- Post W.M. et Pastor J. (1996).** LINKAGES - An individual-based forest ecosystem model. *Climatic Change* 34: 253-261.
- Power M. (1993).** The predictive validation of ecological and environmental models. *Ecological Modelling*, 68: 33-50.
- Pretzsch H. (1992a).** Modelling growth of bavarian mixed stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* on the data base of long-term sample plots. Communication IUFRO - Centennial meeting, Berlin-Eberswalde, S 4.01, 10 p.
- Pretzsch H. (1992b).** Zur Analyse der räumlichen Bestandesstruktur und der Wuchskonstellation von Einzelbäumen. Extrait de la publication « Forst und Holz », 47ème année, 14 : 408-418.
- Pretzsch H. (1992c).** Zunehmende Unstimmigkeit zwischen erwartetem und wirklichem Wachstum unserer Waldbestände - Konsequenzen für zukünftige ertragskundliche Informationssysteme. *Forstw Cbl* 111: 366-382.
- Pretzsch H. (draft).** A space-time model for the growth of Bavarian pure and mixed stands of Spruce and Beech. 31 p.
- Pretzsch H. (1995).** On the effect of the spatial distribution of trees on the stand growth. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 166(9-10):190-201.
- Prévost M.F. et Puig H. (1981).** Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 3: 147-171.
- Prothéry N. (1995).** Recherches sylvicoles sur les peuplements naturels en forêt dense guyanaise - Présentation de quelques résultats d'ensemble 11 ans après la mise en place du dispositif. Rapport interne CIRAD-Forêt, 42 p. + annexes.

- Puig H. (1995).** Eléments pour une réflexion sur la modélisation de la forêt tropicale humide : a-t-on les connaissances requises ? *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 199-207.
- Pukkala T. (1989).** Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* 4: 187-202
- Quicke H.E., Meldahl R.S. et Kush J.S. (1994).** Basal area growth of individual trees : a model derived from a regional longleaf pine growth study. *Forest Science* 40(3): 528-542.
- Rankin de Merona J, ????. (1997).** Synthèse des protocoles d'étude de la régénération naturelle à Paracou : 1986-1995. Rapport interne INRA, antenne de Guyane. ??? p.
- Reed D.D., Liechty H.O. et Burton A.J. (1989).** A simple procedure for mapping tree locations in forest stands. *Forest Science* 35(3): 657-662.
- Reffye (de) P., Houllier F., Blaise F. et Fourcaud T. (1995).** Essai sur les relations entre l'architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. Actes du colloque de l'AIP Architecture INRA-CIRAD. Série Colloques INRA. 162 p.
- Rennolls K. (1995).** Forest height growth modelling. *Forest Ecology and Management* 71: 217-225.
- Reynolds J.F. et Acock B. (1985).** Predicting the response of plants to increasing carbon dioxide - A critique of plant growth models. *Ecological Modelling* 29: 107-129.
- Reynolds, Jr M.R. (1984).** Estimating the error in model predictions. *Forest Science* 30(2): 454-469.
- Reynolds, Jr M.R., Burkhardt H.E. et Daniels R.F. (1981).** Procedures for statistical validation of stochastic simulation models. *Forest Science* 27(2): 349-364.
- Ribbens E., Silander, Jr J.A. et Pacala S.W. (1994).** Seedling recruitment in forests : calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75(6): 1794-1806.
- Riéra B. (1995).** Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestières. *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 209-222.
- Riéra B., Puig H. et Lescure J.-P. (1990).** La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et Forêts des Tropiques* 219 : 69-78.
- Roberts M.R. et Gilliam F.S. (1995).** Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems : implications for forest management. *Ecological Applications* 5(4) : 969-977.
- Rudel T. et Roper J. (1996).** Regional patterns and historical trends in tropical deforestation, 1976-1990 : a qualitative comparative analysis. *Ambio* 25(3): 160-166.
- Sabatier D. (1983).** Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II, 258 p. + ann.
- Sabatier D. et Prévost M.-F. (1990).** Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* 219 : 31-55.

- Sarrailh J.-M. (coordinateur) (1990).** Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. Opération ECEREX. Editions de l'INRA, 273 p.
- SAS Institute Inc. (1989).** SAS/STAT User's Guide, Version 6, Fourth Edition, Volume 2, Cary, NC : SAS Institute Inc., 846 p.
- Scheffer M., Baveco J.M., DeAngelis D.L., Rose K.A. et van Nes E.H. (1995).** Super-individuals a simple solution for modelling large populations on a individual basis. *Ecological Modelling* 80: 161-170.
- Schmitt L. (1984).** Recherches sylvicoles sur les peuplements naturels en forêt dense guyanaise. Phase préliminaire : localisation du dispositif principal. Rapport interne, C.T.F.T., 38 p.
- Schmitt L. (1985).** Recherches sylvicoles sur les peuplements naturels en forêt dense guyanaise. Présentation des résultats issus de la première campagne de mesures (état du dispositif à l'origine). Rapport interne, C.T.F.T., 43 p.
- Schmitt L. (1989).** Etude des peuplements naturels en forêt dense guyanaise. Compte-rendu de mise en application des traitements sylvicoles sur le dispositif de Paracou. Rapport interne, C.T.F.T., 51 p.
- Schmitt L. et Perrot T. (1988).** Etude des peuplements naturels en forêt dense guyanaise. Dévitalisation d'arbres sur pied. Note interne, C.T.F.T., 16 p.
- Schmitt L. et Bariteau M. (1990).** Gestion de l'écosystème forestier guyanais. Etude de la croissance et de la régénération naturelle. Dispositif de Paracou. *Bois et Forêts des Tropiques* 220 : 3-23.
- Schupp E.W. (1992).** The Janzen-Connell model for tropical tree diversity : population implications and the importance of spatial scale. *The American Naturalist* 140(3): 526-530.
- Schupp E.W. et Fuentes M. (1995).** Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2(3): 267-275.
- Sheil D. (1995).** A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management* 77: 11-34.
- Sheil D. (1996).** Species richness, tropical forest dynamics and sampling: questioning cause and effect. *Oikos* 76(3): 587-590.
- Sheil D., Burslem D.F.R.P. and Alder D. (1995).** The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Sheil D. et May M. (1996).** Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology* 84: 91-100.
- Shifley S.R., Ek A.R. et Burk T.E. (1993).** A generalized methodology for estimating forest ingrowth at multiple threshold diameters. *Forest Science* 39(4): 776-798.
- Shugart H.H. (1984).** A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models. Springer-Verlag New-York. 278 p.
- Shugart H.H. et West D.C. (1979).** Size and Pattern of Simulated Forest Stands. *Forest Science* 25(1) : 120-122.

- Shugart, Jr: H.H., Hopkins M.S., Burgess I.P. et Mortlock A.T. (1980).** The development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wiangaree State Forest, New South Wales. *Journal of Environmental Management* 11: 243-265.
- Siekierski K. (1991).** An individual tree based growth model for mixed Norway spruce - Scots pine stands in north-eastern Poland. *Annals of Warsaw Agricultural University - SGGW - Forestry and Wood Technology* 42: 7-11.
- Silvert W. (1993).** Object-oriented ecosystem modelling. *Ecological Modelling* 68: 91-118.
- Silvolab-Guyane (1995).** Recherche sur les écosystèmes forestiers de Guyane. Actes du séminaire interne de *Silvolab-Guyane*, tenu en Avril 1994. 146 p.
- Smith E.P. et Rose K.A. (1995).** Model goodness-of-fit analysis using regression and related techniques. *Ecological Modelling* 77: 49-64.
- Snee R.D. (1977).** Validation of regression models : methods and examples. *Technometrics* 19(4): 415-428.
- Soares P., Tomé M., Skovsgaard J.P. et Vanclay J.K. (1995).** Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 71: 251-265.
- Stone E.L. et Kalisz P.J. (1991).** On the maximum extent of tree roots. *Forest Ecology and Management* 46: 59-102.
- Thornton P.K. et Hansen J.W. (1996).** A note on regressing real-world data on model output. *Agricultural Systems* 50: 411-414.
- Tilman D. (1994).** Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.
- Tomassone R., Dervin C. et Masson J.P. (1993).** Biométrie. Modélisation de phénomènes biologiques. Masson, Paris. 553 p.
- Tomé M. (1988).** A growth and yield model for eucalypt plantations in Portugal. *Forest Growth Modelling and Prediction - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120* : 159-166.
- Trexler J.C. et Travis J. (1993).** Nontraditional regression analyses. *Ecology* 74(6): 1629-1637.
- Turnbull K.J. (1963).** Population dynamics in mixed forest stands. A system of mathematical models of mixed stand growth and structure. Ph.D. Dissertation - University of Washington - Agriculture, Forestry and Wildlife - 186 p.
- Uchmanski J. et Grimm V. (1996).** Individual-based modelling in ecology: what makes the difference ? *Tree* 11(10) : 437-441.
- Valeix J. et Mauperin M. (1990).** Cinq siècles de l'histoire d'une parcelle de forêt domaniale de la terre ferme d'Amérique du Sud. *Bois et Forêts des Tropiques* 219 : 13-29.
- Vanclay J.K. (1989).** Modelling selection harvesting in tropical rain forests. *Journal of Tropical Forest Science* 1(3): 280-294.

- Vanclay J.K. (1991a).** Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. *Forest Ecology and Management* 42: 143-168.
- Vanclay J.K. (1991b).** Mortality functions for North Queensland rain forests. *Journal of Tropical Forest Science* 4(1): 15-36.
- Vanclay J.K. (1992).** Modelling regeneration and recruitment in a tropical moist forest. *Canadian Journal of Forest Research* 22(9): 1235-1248.
- Vanclay J.K. (1994).** Modelling Forest Growth and Yield - Applications to Mixed Tropical Forests. CAB International, Wallingford (UK). 280 p.
- Vanclay J.K. (1995).** Growth models for tropical forests : a synthesis of models and methods. *Forest Science* 41(1): 7-42.
- Venable D.L. et Brown J.S. (1993).** The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio* 107/108: 31-55.
- Wan Razali B.W.M. (1986).** Development of a generalized forest growth and yield modelling system for mixed tropical forests of peninsular Malaysia. PhD of the University of Washington, 177 p.
- Wan Razali B.W.M. et Rustagi K.P. (1988).** Development of a generalized growth model for mixed tropical forests of peninsular Malaysia. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 167-174.
- Watts M. (1988).** Proposed growth and yield model. *Forest Operations and Work Studies - Second meeting, Technical Working Group*. Conférence de Chiangmai - Thaïlande - 28-30 mars 1988. 14 p.
- Wensel L.C. et Biging G.S. (1988).** The CACTOS system for individual-tree growth simulation in the mixed conifer forests of California. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 175-183.
- Willemin F. (1994).** Mise en oeuvre d'un Système d'Information Géographique : cas du dispositif de Paracou en Guyane française. Rapport de stage ENGREF (option), 41 p.
- Williams M. (1996).** A three-dimensional model of forest development and competition. *Ecological Modelling* 89: 73-98.
- Winer B. J. (1971).** Statistical principles in experimental design (*second edition*). McGraw-Hill Inc., 907 p.
- Wissel C. (1991).** A model for the mosaic-cycle concept. In: Remmert H. (Ed.). *Ecological Studies Vol.85*. Springer-Verlag, pp. 22-45.
- Wu H., Sharpe P.J.H., Walker J. et Penridge L.K. (1985).** Ecological field theory : a spatial analysis of resource interference among plants. *Ecological Modelling* 29: 215-243.
- Wykoff W.R., Crookston N.L. et Stage A.R. (1982).** *User's guide to the Stand Prognosis Model*. USDA Forest Service - Intermountain Forest and Range Experiment Station - General Technical Report INT-133, 112 p.
- Wykoff W.R. et Monserud R.A. (1988).** Representing site quality in increment models : a comparison of methods. *Forest Growth Modelling and Prediction* - USDA Forest Service, General Technical Report NC-120 : 184-191.

Young A. et Muetzfeldt R. (1996). SYMFOR. Sustainable Yield Modelling for Tropical Forests. *User Manual*. University of Edinburgh - Institute of Ecology and Resource Management. 109 p.

Zeide B.(1993). Analysis of growth equations. *Forest Science* 39(3): 594-616.

Zhang Y., Reed D.D., Cattelino P.J., Gale M.R., Jones E.A., Liechty H.O. et Mroz G.D. (1994). A process-based growth model for young red pine. *Forest Ecology and Management* 69 (1-3): 21-40.

Abstract

A forest dynamics simulation model, individual-based and spatially explicit, is calibrated and quantitatively evaluated from data collected for more than ten years in the experimental plots of Paracou, in the rainforests of French Guiana. In the model, each tree is positioned on a virtual plot and follows rules of life given by individual growth, mortality and recruitment sub-models according to a three years time step.

The growth model is derived from a classical « *potential* »*« *reducer* » form, adapted to the specificity of guianan rainforests. It predicts the diameter growth of a subject tree from its diameter at time t and two competition indices which describe its local environment : one of them takes into account the environmental pressure experienced by the tree at the beginning of its growth period and the other the dynamics of this pressure in the near past. The introduction of fifteen species groups in the model greatly improved its efficiency.

Four mortality models predict standing mortality and primary, secondary or complex tree falling. A recruitment model allows new individuals more than 10 cm dbh to appear on 100 m² square plots, depending on allowable space in the stand.

The simulation model is programmed in SmallTalk-80, following the multi-agents system philosophy. A user-friendly interface allows : (i) to follow the evolution of a stand and of each of its tree components by means of maps and graphics ; (ii) to perform at any time different kinds of treatments in order to test silvicultural scenarios. Trials with the model show that virtual stands behave satisfactorily whatever the intensity of disturbances applied at the beginning of the simulation but also that its reactivity is too low as compared to a matrix model calibrated with the same data. We suggest different ways to improve it and underline the potential interest this type of model may have for the scientific community and, on longer term, for forest managers.

Keywords. Moist evergreen tropical forest, single tree distance-dependent model, experimental design, growth, mortality, recruitment, simulation, silvicultural treatments.

Résumé

Un simulateur de la dynamique forestière, basé sur un modèle d'arbre dépendant des distances, est élaboré, calibré et évalué à partir des données accumulées sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou en Guyane française. Il met en oeuvre des arbres, localisés au sein d'un peuplement et dotés de règles de vie décrites par des sous-modèles de croissance, de mortalité et de recrutement en fonction d'un pas de temps de trois ans.

Le modèle de croissance est dérivé d'un type « *potentiel* »*« *réducteur* » adapté aux spécificités de la forêt dense tropicale humide de Guyane. Il prédit l'accroissement d'un arbre en fonction de son diamètre à l'instant t et de son environnement immédiat décrit par deux indices de compétition : l'un rend compte de la pression subie par l'arbre en début de période de croissance et l'autre de l'évolution de cette pression dans un passé proche. La prise en compte de quinze groupes d'espèces, homogènes du point de vue de la croissance, améliore considérablement son efficacité. Quatre modèles de mortalité prédisent la mort sur pied et la mort par chablis primaire, secondaire ou complexe d'un arbre, et un modèle de recrutement permet de gérer l'apparition de nouveaux individus sur des placeaux de 100m^2 en fonction de la place disponible dans le peuplement.

Le simulateur, programmé en langage SmallTalk-80 selon la technique des systèmes multi-agents, est doté d'une interface conviviale permettant à l'utilisateur : (i) de suivre l'évolution virtuelle dans le temps d'un peuplement et de chacun des individus qui le constituent par le biais de cartes et de graphiques ; (ii) de réaliser à tout moment une gamme très variée d'interventions de manière à tester des scénarios sylvicoles. Les différents essais réalisés montrent que le peuplement que nous avons généré présente un comportement satisfaisant quelle que soit l'intensité des perturbations imposées, mais que sa réactivité est faible au regard d'un modèle matriciel calibré à partir des mêmes données. Nous proposons différentes voies d'amélioration et soulignons l'intérêt que peut présenter ce type de modèle pour la communauté scientifique et, à plus long terme, le gestionnaire forestier.

Mots-clés. Forêt dense tropicale humide, modèle d'arbre dépendant des distances, dispositif expérimental, croissance, mortalité, recrutement, simulation, traitements sylvicoles.

Références bibliographiques

- Gourlet-Fleury S. (1997). Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Annales des Sciences Forestières* : à paraître en 1997.
- Gourlet-Fleury S. et Montpied P. (1995). Dynamique des peuplements denses forestiers en zone tropicale humide : ébauche d'un modèle d'arbre à Paracou (Guyane française). *Revue d'Ecologie (La Terre & La Vie)* 50 : 283-302.