



LOUIS HOUDE  
CIRAD-Forêt

HERVÉ LEDOUX  
CIRAD-Forêt

# MODÉLISATION EN FORÊT NATURELLE : STABILITÉ DU PEUPELEMENT



PHOTO SCHNEIDER (O.N.F.)





Etudier la dynamique  
de croissance des arbres  
en forêt naturelle,  
à partir d'un modèle mathématique basé  
sur leur distribution  
par classes de diamètres, une recherche  
originale présentée par le CIRAD-Forêt.

## MODÉLISATION DE LA FORÊT NATURELLE

La modélisation de la forêt est un domaine de recherche très actif ; la demande de la part des gestionnaires se fait pressante mais les modèles disponibles pour en décrire la dynamique sont encore peu satisfaisants. Les modèles à compartiments semblent prometteurs ; BRUMER et MOSER (1973), LOWELL et MITCHELL (1987), BUONGIORNO et LU (1990) et MICHIE et BUONGIORNO (1984) ont obtenu des résultats directement applicables à l'étude de la forêt naturelle. La théorie n'est cependant pas encore suffisamment développée pour assurer que les prédictions obtenues sont fiables. Ainsi la validation des résultats à moyen ou long terme est-elle un problème difficile et onéreux puisqu'elle demande de recueillir des données de mensuration pendant des périodes longues et avec des échantillons importants.

Une autre difficulté est associée à la notion de stabilité des peuplements et à sa modélisation. Plusieurs auteurs ont consacré des travaux à l'étude de cette problématique. Ainsi USHER (1969) a déterminé, pour une matrice de transition donnée, les distributions diamétriques associées à la stabilité et BUONGIORNO et MICHIE (1980) ont développé une régulation du modèle par un recrutement qui dépend de la surface terrière, obtenant une stabilité du peuplement à plus ou moins long terme basée sur une matrice de transition fixe. Nous donnons une solution au problème inverse en déterminant la matrice de transition assurant la stabilité des effectifs par classes de diamètres lorsque ceux-ci sont connus.

## MODÈLES À COMPARTIMENTS

Les modèles à compartiments pour décrire la croissance ont été utilisés par LESLIE (1945) et adaptés au problème de la croissance des arbres en forêt par USHER (1969). Ces modèles permettent de décrire l'évolution des effectifs par classes de diamètres en ayant recours à des processus de MARKOV. Par ces approches on peut alors obtenir les effectifs par classes de diamètres à un temps  $t + T$  quelconque en connaissant les effectifs au temps  $t$  (en pratique l'unité de temps est l'année).

### NOTATIONS

Pour un peuplement donné, les arbres sont regroupés en  $k$  classes de diamètres définies par les bornes  $a_i$  :

$$0 \leq a_0 < a_1 < \dots < a_k = \infty$$

L'effectif de la classe  $[a_{i-1}, a_i[$  baptisée par la suite classe  $i$ , à l'année  $t$  est noté  $n_{it}$ ,  $i$  variant de 1 à  $k$ , et la distribution est caractérisée par le vecteur colonne  $\mathbf{N}_t$ ,

$$\mathbf{N}_t = (n_{1t}, \dots, n_{kt})$$





La dynamique du système est décrite par :

- la matrice  $P_t$  de dimensions  $(k, k)$  contenant les probabilités  $p_{ij}(t)$  qu'un arbre présent dans la classe  $i$  l'année  $t$  se retrouve dans la classe  $j$  l'année  $t + 1$  sachant *a priori* qu'il est resté en vie durant cette période. Sous cette condition, on a évidemment :

$$\sum_i p_{ij} = 1$$

- la matrice diagonale  $S_t$  contenant les probabilités de survie, c'est-à-dire les probabilités  $s_{ii}$  qu'un arbre présent dans la classe  $i$  l'année  $t$  soit toujours en vie l'année  $t + 1$  ;
- enfin la matrice colonne  $R_{t+1}$  des recrutements contenant les effectifs  $r_{it+1}$  qui rejoignent le peuplement dans la classe  $i$  entre les années  $t$  et  $t + 1$ .

Le modèle général est décrit par la formule :

$$N_{t+1} = P_t S_t N_t + R_{t+1} \quad (1)$$

### REMARQUES ET HYPOTHÈSES COMPLÉMENTAIRES

- Le choix des bornes  $a_i$  conditionne la structure des matrices  $P_t$  et  $R_t$ . Pour simplifier la présentation de notre étude, on supposera que les bornes  $a_i$  sont telles que :

$$\forall ij, p_{ij}(t) = 0 \quad \text{si } j - i \neq 0 \text{ ou } 1$$

$$\forall i, r_{it} = 0 \quad \text{si } i \neq 1$$

Dans le cadre de cet article, on se réfère à des expérimentations pour lesquelles le rythme de croissance des peuplements que l'on étudie est tel que ces conditions sont vérifiées. Le modèle (1) peut alors s'écrire sous forme d'un système à  $k$  équations :

$$\begin{aligned} n_{1t+1} &= p_{11}(t) s_{11} n_{1t} + r_{1t+1} \\ n_{2t+1} &= (1 - p_{11}(t)) s_{11} n_{1t} + p_{22}(t) s_{22} n_{2t} \\ n_{kt+1} &= (1 - p_{k-1k-1}(t)) s_{k-1} n_{k-1t} + p_{kk}(t) s_k n_{kt} \end{aligned} \quad (2)$$

- Il est clair que  $p_{kk}(t)$  est égal à un puisque l'on ne peut sortir de la dernière classe  $[a_{k-1}, \infty[$  sauf en cas de mortalité ( $s_k < 1$ ).

- Dans la mesure où l'on étudie plus spécifiquement les conditions attachées à une situation de stabilité, c'est-à-dire une situation qui n'évolue pas ou peu avec le temps, il est acceptable de supposer que les matrices  $P_t$  et  $S_t$  sont indépendantes du temps. C'est ce que nous ferons par la suite et l'on notera ces matrices  $P$  et  $S$ .

- Ce modèle est généralement utilisé pour prédire le comportement de la forêt de façon déterministe à plus ou moins long terme. La matrice de transition  $P$  peut être estimée par les estimateurs du maximum de vraisemblance donnés par ANDERSON et GOODMAN (1957) si la mesure de chaque arbre aux temps  $t$  et  $t + 1$  est connue

et par LEE *et al.* (1968) si l'on ne dispose que des effectifs  $N_t$  et  $N_{t+1}$ . Dans le cas où les mesures sur chaque arbre sont connues, l'estimateur du maximum de vraisemblance de  $p_{ij}$  est  $n_{ij}(t)/n_i(t)$ ; où  $n_{ij}(t)$  est le nombre d'arbres passant de la classe de diamètre  $i$  à la classe de diamètre  $j$  au temps  $t$  et  $n_i(t)$  est le nombre d'arbres de la classe de diamètre  $i$  survivant à la période  $t$ .

- Le modèle décrit en (1) diffère de celui employé par USHER (1969) par le fait que le recrutement est indépendant des effectifs dans différentes classes de diamètres.

### ÉTUDE DU MODÈLE

On peut avoir différentes attitudes vis-à-vis des relations (2) et ceci selon la nature des observations qui ont été faites. Par exemple :

- $N_{t+1}$ ,  $N_t$  et  $R_{t+1}$  sont donnés et l'on cherche à atteindre les  $p_{ij}$  et les  $s_i$  c'est-à-dire les probabilités qui caractérisent la dynamique du système. On est en présence d'un système non linéaire comportant  $k$  équations et  $2k - 1$  inconnues et il n'y a aucune chance d'obtenir des solutions intéressantes sauf à introduire des contraintes supplémentaires.

- $N_{t+1}$ ,  $N_t$ ,  $R_{t+1}$  et  $S$  sont donnés et l'on cherche à atteindre les  $p_{ij}$ . Ce dernier cas suppose que l'on connaît les probabilités  $(1 - s_i)$  de mortalité. Une telle situation n'est pas irréaliste pour un forestier qui s'appuie sur une bonne observation des chablis récents et de la mortalité sur pied des arbres du peuplement. On obtient un système linéaire de  $k$  équations à  $k - 1$  inconnues ( $p_{kk} = 1$ ) qui n'admet une solution unique que dans la mesure où les équations ne sont pas indépendantes, ce qui sous-entend une certaine cohérence dans les données  $N_{t+1}$ ,  $N_t$ ,  $R_{t+1}$  et  $S$  exprimée par la relation :

$$r_1 = \sum_{i=1}^k n_i (1 - s_i)$$

sous-entendant que le recrutement est égal à l'ensemble de la mortalité.

### STABILITÉ

D'une façon immédiate, la notion de stabilité concerne des forêts non perturbées et dont les structures floristiques et diamétriques n'évoluent que très faiblement au regard de l'échelle de temps qui est celle de l'observateur. En utilisant le modèle précédent, la stabilité peut se traduire de différentes façons selon le degré de contrainte que l'on juge pertinent d'introduire. Dans la présente étude, on parle de stabilité complète si la distribution diamétrique est conservée entre les années  $t$  et  $t + 1$ ,



$N_{i+1} = N_i$  et si le recrutement est constant. En référence au modèle, la stabilité s'exprime par la contrainte,

$$N = P'SN + R \quad (3)$$

Considérons le cas où les effectifs par classes de diamètres et la mortalité sont connus. Il existe une solution unique en  $P$  et  $r_1$  au système d'équations (3) :

$$r_1 = \sum_{i=1}^k n_i(1 - s_i)$$

$$p_{ii} = \frac{\sum_{i=1}^i n_i - r_1 - \sum_{i=1}^{i-1} s_i n_i}{s_i n_i} \quad (4)$$

Cette solution est obtenue par substitution directe du système d'équations (2) et n'est valable que si  $s_i n_i > 0$  pour chaque  $i$ .

REMARQUES

- La solution donnée en (4) existe toujours et elle est unique pour des effectifs strictement positifs.
- Les éléments de la matrice  $P$  peuvent être négatifs mais jamais plus grands que 1. Pour qu'un élément  $p_{ii}$  soit négatif il faut que :

$$n_i < \sum_{j=i}^k n_j(1 - s_j)$$

c'est-à-dire qu'il y ait moins de survivants dans la classe  $i$  que de morts dans les classes supérieures. Dans le cas d'une mortalité constante,  $s = s_i$ , pour  $i$  variant de 1 à  $k$ , on a ainsi une contrainte sur  $s$  :

$$\forall i, \quad s > \frac{\sum_{j=i+1}^k n_j}{\sum_{j=i}^k n_j}$$

et donc sur  $r$  :

$$\forall i, \quad r < \frac{n_i}{\sum_{j=i}^k n_j}$$

(en particulier,  $r < n_0$ , où  $n_0 = \sum_1 n_j$ ).

□ La matrice de transition s'interprète comme la croissance par classes de diamètres nécessaire pour assurer la stabilité du système. La solution (4) est d'abord et avant tout une fonction de croissance déterminée pour assurer la stabilité d'un système forestier. La croissance par classes de diamètres peut être décrite comme le nombre de tiges qui passent de la classe  $i$  à la classe

$i + 1$  entre les temps  $t$  et  $t + 1$ , soit  $s_i(1 - p_{ii})n_i$ , ou comme la croissance moyenne sur les diamètres des arbres de la classe  $i$ , soit  $\Delta D_i$ . Une approximation de cette croissance moyenne est obtenue en considérant une répartition uniforme des  $n_i$  arbres dans la classe  $i$  :

$$\Delta D_i = s_i(1 - p_{ii})(a_i - a_{i-1})$$

Cette approximation, fruste mais simple à calculer, peut être affinée en utilisant une fonction spline pour effectuer un lissage de l'histogramme des répartitions diamétriques. Les calculs sont plus complexes mais on obtient une approximation plus réaliste.

□ La solution (4) est déterministe : elle est associée à un vecteur d'effectifs  $N$  et à une mortalité  $S$ . A chaque couple  $(N, S)$  sont associés une matrice de transition  $P$  et un recrutement  $r_1$ . Dans cette optique, le but n'est pas de déterminer un quelconque état stable mais la fonction de croissance pour préserver l'état  $(N, S)$ . La matrice des probabilités de passage est d'autant plus fiable que les effectifs par classes de diamètres et la mortalité sont précis.

EFFET DE L'ERREUR SUR LA MORTALITÉ

La mortalité n'est généralement disponible que sous la forme d'une estimation plus ou moins bonne. Supposons que la mortalité que nous noterons  $\varepsilon = 1 - s$  soit constante. En pratique, une valeur de l'ordre de 1 % est habituellement observée en forêt tropicale humide. Le recrutement est directement proportionnel à  $\varepsilon$  puisque  $r_i = n_0 \varepsilon$ . Pour ce qui est des probabilités de passage, on obtient l'approximation suivante :

$$p_{ii} = \frac{n_i + (1 - s) \sum_{j=1}^{i-1} n_j - r}{s n_i} = \frac{-\varepsilon \sum_{j=i}^k n_j + n_i}{n_i(1 - \varepsilon)}$$

$$= \left( 1 - \varepsilon \frac{\sum_{j=i}^k n_j}{n_i} \right) (1 + \varepsilon + \varepsilon^2 + \dots) \approx 1 - \varepsilon \frac{\sum_{j=i+1}^k n_j}{n_i}$$

donnant une relation linéaire entre les  $p_{ii}$  et la mortalité. Cette relation presque linéaire se retrouve au niveau de la croissance puisque :

$$\Delta D_i = s(1 - p_{ii})(a_i - a_{i-1}) \approx (a_i - a_{i-1}) \frac{\sum_{j=i+1}^k n_j}{n_i} \varepsilon.$$

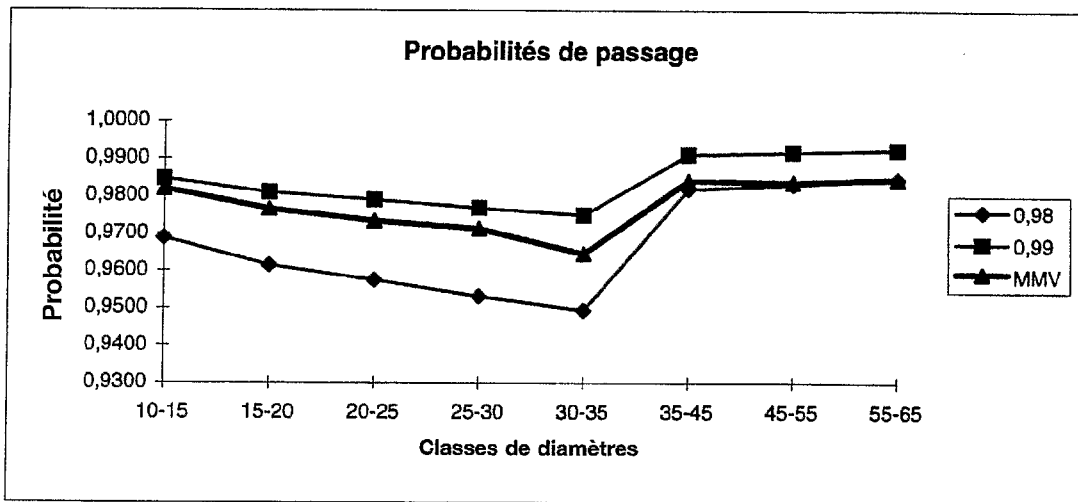
EXEMPLE

Le dispositif de Paracou en Guyane est utilisé comme exemple de la procédure. Un peuplement n'ayant subi aucune exploitation et ayant été mesuré pendant huit



EFFECTIFS ET PROBABILITÉS DE PASSAGE*									
Classes de diamètres	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-45	45-55	55-65	65 +
Effectifs	4 602	2 432	1 489	942	622	816	396	186	143
$p_{ii}$ (1)	0,9688	0,9614	0,9574	0,9531	0,9494	0,9819	0,9831	0,9844	1,0000
$p_{ii}$ (2)	0,9846	0,9809	0,9789	0,9768	0,9750	0,9910	0,9916	0,9923	1,0000
$p_{ii}$ (3)	0,9819	0,9765	0,9733	0,9713	0,9646	0,9841	0,9837	0,9845	1,0000

\* Effectifs pendant les 8 années de mesure, et sur 18,75 ha, probabilités de passage pour des mortalités de 0,98;  $P_{ii}$  (1) et 0,99;  $P_{ii}$  (2) et probabilités de passage par la méthode MMV,  $P_{ii}$  (3).



Graphique des probabilités de passage.

ans entre 1985 et 1992 est utilisé. Le tableau ci-dessus donne les effectifs  $n_i$  pour une répartition du peuplement en 9 classes de diamètres, les valeurs  $p_{ii}$  estimées par la formule (4) pour  $s = 0,99$  et  $0,98$  et les valeurs de  $p_{ii}$  estimées par la méthode du maximum de vraisemblance (MMV) en considérant les évolutions de  $N_i$  sur huit ans. Ajoutons que la mortalité observée pendant ces huit années et pour l'ensemble des classes de diamètres est de l'ordre de  $0,015$ . La figure ci-dessus donne le graphique des probabilités permettant une comparaison plus facile des probabilités de passage.

On remarque que les probabilités de passage calculées pour assurer la stabilité sont très proches des probabilités calculées par la MMV. Les différences les

plus importantes sont obtenues au niveau des deux dernières classes de diamètres, ce qui s'explique par les faibles effectifs des classes extrêmes qui conduisent à des estimations par la MMV peu précises (écart-type de l'ordre de  $0,004$ ), mais peut aussi être la marque d'une plus grande instabilité des peuplements associés (chablis des grands arbres). En outre, le choix du taux de mortalité n'affecte pas, ou peu, la forme générale des courbes illustrant l'évolution des probabilités de passage d'une classe à l'autre. C'est d'ailleurs ce que traduit les approximations données p. 24 dans le § *Effet de l'erreur sur la mortalité*. Il y a donc une identification correcte de la dynamique interclasse.



## DISCUSSION

On vient de montrer que l'on pouvait, en présence d'une forêt en état de stabilité, évaluer la dynamique de croissance soit directement à partir de la structure diamétrique, soit de façon classique en observant des accroissements sur une période donnée. Il est remarquable que la première approche puisse donner des résultats convenables. Ceci n'est pas étonnant si l'on veut bien considérer que la distribution diamétrique à un instant donné contient une information sur l'ensemble du passé, et donc sur le rythme de croissance de la forêt. *A posteriori*, cette approche est peut être plus pertinente qu'une mesure des accroissements sur un pas de temps trop faible et donc soumis à des perturbations aléatoires associées à des conjonctures particulières (année climatique exceptionnelle, pollution occasionnelle...).

Le contexte probabiliste n'a pas été mentionné puisque le but était de faire la liaison entre les effectifs et la survie d'un côté et la matrice de transition et le recrutement de l'autre. Une étude des variations aléatoires d'un système en état d'équilibre et de l'influence de ces perturbations sur la matrice de transition est possible ; elle a été entreprise mais dépasse le cadre de la présente étude. □

▷ Louis HOUDE  
Hervé LEDOUX

CIRAD-Forêt  
45 bis, avenue de la Belle-Gabrielle  
94736 NOGENT-SUR-MARNE CEDEX  
(France)

*Remerciements : les auteurs remercient Jean-Claude BERGONZINI, Directeur scientifique du CIRAD-Forêt, pour les conseils et les critiques qui les ont aidés à réaliser cette étude.*

## R E F E R E N C E S B I B L I O G R A P H I Q U E S

- ANDERSON (T. W.) and GOODMAN (L. A.), 1957.  
Statistical Inference About Markov Chains, *Annals of Mathematical Statistics*, 28 : 89-110.
- BRUMER (H. D.) and MOSER (J. W. Jr), 1973.  
A Markov Chain Approach to the Prediction of Diameter Distributions in Uneven-Aged Forest Stands. *Can. J. For. Res.*, 3 : 409-417.
- BUONGIORNO (J.) and LU (H. C.), 1990.  
Economic Stocking and Cutting Cycle in a Regulated Selection Forest. *For. Ecol. Manage.*, 32(2-3) : 203-216.
- BUONGIORNO (J.) and MICHIE (B. R.), 1980.  
A Matrix Model of Uneven-Aged Forest. *Management. Forest Science*, 26(4) : 609-625.
- LEE (T. C.), JUDGE (G. G.) and ZELLNER (A.), 1968.  
Maximun Likelihood and Bayesian Estimation of Transition Probabilities. *JASA*, 63 : 1162-1179.
- LESLIE (P. H.), 1945.  
The Use of Matrices in Certain Population Mathematics. *Biometrika*, 33 : 183-212.
- LOWELL (K. E.) and MITCHELL (R. J.), 1987.  
Stand Growth Projection : Simultaneous Estimation of Growth and Mortality Using a Single Probabilistic Function. *Can. J. For. Res.*, 17 : 1466-1470.
- MICHIE (B. R.) and BUONGIORNO (J.), 1984.  
Estimation of a Matrix Model of Forest Growth from a ReMeasured Permanent Plots. *For Ecol. Manage.*, 8 : 127-135.
- USHER (M. B.), 1969.  
A Matrix Approach to the Management of Renewable Resources with Special Reference to Selection Forests. *J. Appl. Ecol.*, 6 : 355-367.



## R É S U M É

### MODÉLISATION EN FORÊT NATURELLE : STABILITÉ DU PEUPEMENT

Dans le présent article, les auteurs montrent comment, en utilisant un modèle à compartiments et la connaissance à un instant donné de la distribution par classes de diamètres, on peut évaluer la dynamique de croissance d'un peuplement de forêt naturelle que l'on suppose en état stable. Cette approche est comparée à la méthodologie classique qui repose sur la mesure des accroissements individuels pendant une période donnée.

**Mots-clés : Forêts. Croissance. Modèle mathématique. Classe d'arbres.**

## A B S T R A C T

### MODELIZATION IN NATURAL FORESTS : STAND STABILITY

In the article, the authors show how it is possible, by using a compartmental model and familiarity at any given moment with the distribution by diameter class, to evaluate the growth dynamics of a natural forest stand that is assumed to be stable. This approach is compared with the classic methodology based on the measurement of individual growth rates over a given period.

**Key words : Forests. Growth. Mathematical models. Tree classes.**

## R E S U M E N

### MODELIZACION EN BOSQUE NATURAL : ESTABILIDAD DE LAS MASAS FORESTALES

En el presente artículo, los autores muestran cómo, utilizando un modelo de compartimientos y el conocimiento en un momento dado de la distribución por clases de diámetros existe la posibilidad de evaluar la dinámica de crecimiento de una masa forestal que se supone se encuentre en estado estable. Este planteamiento se compara con la metodología convencional que se funda en la medición de los crecimientos individuales durante un periodo determinado.

**Palabras clave : Bosques. Crecimiento. Modelos matemáticos. Clases de árboles.**

