

Couplage de modèles en foresterie : quels sont les pièges ?

Nicolas Picard

Cirad
UPR Bsef
BP 4035
Libreville
Gabon
<nicolas.picard@cirad.fr>

Résumé

Les modèles prédictifs sont couramment utilisés en foresterie pour optimiser la gestion des forêts. Un modèle peut être vu de manière simpliste comme une boîte noire qui calcule des variables de sortie à partir de variables d'entrée. Il est alors tentant d'assembler différentes boîtes noires pour construire des modèles de plus en plus complexes. En s'appuyant sur une revue bibliographique des modèles en foresterie, cette étude a pour objectif d'identifier les limites du couplage de modèles. Le couplage de modèles peut induire un biais de prédiction, en particulier lorsque les modèles couplés interagissent rétro-activement. Le couplage entraîne également une propagation des erreurs et peut se traduire par une perte de précision des prédictions. Le couplage implique également un équilibrage du niveau de détails pris en compte dans les modèles assemblés. En conclusion, il est préférable, lorsque le niveau de complexité du modèle le permet, d'ajuster conjointement l'ensemble des composantes d'un modèle, plutôt que de le décomposer en sous-modèles ajustés indépendamment les uns des autres.

Mots clés : dynamique des populations ; forêt naturelle ; méthode statistique ; modélisation environnementale ; prédiction.

Thèmes : forêts ; méthodes et outils.

Abstract

Coupling models in forestry: What are the limitations?

Predictive models are commonly used in forestry to manage forests. A model can be seen as a black box that predicts output variables from input variables. Hence, a simple way to build models for systems of increasing complexity consists in combining black boxes. Based on a bibliographical review of forestry models, this study aims at identifying the limitations of coupling models. Model-coupling can bring a prediction bias, especially when the coupled models have a feedback effect on each other. Coupling also has an incidence on error propagation and can bring the precision of predictions down. Coupling requires that the level of detail in each coupled model be balanced. Finally, when the level of complexity of the model is manageable, fitting the model as a whole is a better option than breaking it down into components that are independently fitted and then coupled.

Key words: environmental modelling; natural forests; population dynamics; prediction; statistical methods.

Subjects: forestry; tools and methods.

Sûrement parce que la gestion des forêts implique des pas de temps longs au regard de l'homme, les modèles sont utilisés depuis longtemps en foresterie (Stoyan et Penttinen, 2000). Les modèles permettent d'inférer le comporte-

ment à long terme de la forêt (sur plusieurs siècles) à partir d'observations faites pendant quelques années ou quelques dizaines d'années dans les dispositifs expérimentaux. Un modèle peut être vu de manière un peu simpliste comme une boîte noire

Tirés à part : N. Picard

Pour citer cet article : Picard N, 2013. Couplage de modèles en foresterie : quels sont les pièges ?
Cah Agric 22 : 104-11. doi : 10.1684/agr.2013.0613

qui calcule des variables de sortie (les prédictions) à partir de variables d'entrée (les variables explicatives). En suivant ce point de vue, une solution pour répondre à des questions de plus en plus complexes consiste à assembler différentes boîtes noires pour construire des modèles également de plus en plus complexes. Bien souvent, les modèles de dynamique forestière se sont effectivement développés en combinant différents modèles relatifs à différents niveaux de description de la forêt. Partant de l'arbre et en allant de manière descendante vers le bourgeon, le couplage de modèles a permis de remplacer une description empirique de certaines fonctions internes de l'arbre par des processus plus explicatifs, fondés sur le fonctionnement physiologique de l'arbre (Deleuze, 1995). Aux indices de compétition pour la lumière, ont ainsi succédé les modèles de transfert radiatif (Pacala *et al.*, 1993) ; aux probabilités de mourir, a succédé la description mécaniste des chutes des arbres et des ouvertures de la canopée (Bossel et Krieger, 1991) ; à la croissance en diamètre de l'arbre, a succédé l'allocation de biomasse entre les différents compartiments de l'arbre (Poorter et Nagel, 2000). Le point d'aboutissement de cette vision réductionniste serait l'adaptation à la forêt d'un *flight simulator*, intégrant réalisme poussé et interactivité (Parrott et Lange, 2004). En allant au contraire de manière ascendante de l'arbre vers l'écosystème, le couplage de modèles a permis d'intégrer les dynamiques des arbres avec d'autres dynamiques (des éléments minéraux, du climat, de composantes végétales autres que les arbres) afin de prédire l'évolution de systèmes dont le peuplement arboré n'est qu'une composante (Lauenroth *et al.*, 1993 ; Claussen, 1994 ; Keith *et al.*, 2008). Des modèles couplant modèle de dynamique d'acteurs et modèle de dynamique de végétation permettent également de prédire l'évolution des affectations du territoire (Bommel *et al.*, 2010 ; Étienne *et al.*, 2010). Assembler des boîtes noires déterministes sans se soucier des propriétés statistiques du modèle résultant n'est cependant pas sans danger. Dans les relations qui lient les variables d'entrée d'un modèle à ses prédictions, interviennent des paramètres

qui sont estimés à partir d'observations, lors de la phase d'ajustement du modèle. L'estimation des paramètres confère une nature statistique aux prédictions du modèle, dont deux propriétés importantes sont le biais (écart entre la moyenne des prédictions et la moyenne des observations) et la variance (dispersion des prédictions autour de leur moyenne). Les méthodes d'ajustement des modèles assurent le plus souvent l'absence de biais. Mais lorsque l'on couple des modèles ajustés indépendamment les uns des autres, un biais de prédiction peut s'introduire. Le couplage de modèles peut induire d'autres problèmes statistiques.

Assembler des modèles pour répondre à des questions de plus en plus complexes est un premier cas de figure de couplage de modèles. Il en existe un second, qui est symétrique du premier : pour estimer l'ensemble des paramètres d'un modèle trop complexe pour que ces paramètres soient estimés conjointement, une solution consiste à désassembler le modèle en sous-modèles ajustés séparément, puis à coupler *a posteriori* ces sous-modèles. Même si c'est la prédiction qui motive le premier cas de figure alors que c'est l'estimation qui motive le second cas, d'un point de vue statistique, les problèmes posés sont les mêmes.

Bien que les problèmes de prédiction résultant du couplage de modèles aient été relevés par de nombreux modélisateurs, peu d'études spécifiques y ont été consacrées. L'objectif de cette synthèse bibliographique est d'illustrer, à partir d'exemples tirés de la littérature forestière, les défauts de prédiction qui peuvent résulter du couplage de modèles. Lorsqu'un modèle prédit l'état d'un système A tandis qu'un autre prédit l'état d'un système B, le couplage de ces deux modèles constitue-t-il la meilleure option pour prédire l'état du système réunissant A et B ? Quels outils peuvent être utilisés pour évaluer la pertinence d'un couplage ? Même si les exemples présentés sont tous relatifs à la foresterie, on cherchera à donner à cette analyse une portée qui dépasse les sciences forestières, car la question du couplage de modèles se pose de manière très semblable en écologie ou en agronomie, et de manière transversale au type de modèle.

Méthode

Un modèle est défini ici comme une fonction f multivariée permettant de prédire un vecteur de variables numériques de sortie \mathbf{y} à partir de variables d'entrée \mathbf{x} et de paramètres $\boldsymbol{\theta}$: $\mathbf{y} = f(\mathbf{x} ; \boldsymbol{\theta})$. Les paramètres $\boldsymbol{\theta}$ sont estimés à l'aide d'un jeu de données comportant n observations. Chaque observation i consiste en un doublet $(\mathbf{x}_i, \mathbf{y}_i)$ des variables d'entrée et de sortie du modèle, sans aucune hypothèse à ce stade sur la structure des données (c'est-à-dire, les corrélations entre elles). Étant donné un second modèle g qui prédit \mathbf{v} en fonction de \mathbf{u} à l'aide de paramètres $\boldsymbol{\eta}$ estimés à partir de m observations $(\mathbf{u}_i, \mathbf{v}_i)$, la notion de couplage des deux modèles f et g renvoie à la façon dont les paramètres $\boldsymbol{\theta}$ et $\boldsymbol{\eta}$ sont estimés. Par définition, il y a couplage entre les deux modèles f et g lorsque :

- (i) les paramètres $\boldsymbol{\theta}$ de f sont estimés indépendamment de g à l'aide des observations $(\mathbf{x}_i, \mathbf{y}_i)$;
- (ii) les paramètres $\boldsymbol{\eta}$ de g sont estimés indépendamment de f à l'aide des observations $(\mathbf{u}_i, \mathbf{v}_i)$;
- (iii) il existe une fonction h combinant f et g qui prédit $\mathbf{z} = h(\mathbf{x}, \mathbf{u} ; \boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\eta})$, où les estimations de $\boldsymbol{\theta}$ et $\boldsymbol{\eta}$ sont celles obtenues aux étapes (i) et (ii).

À l'inverse, si les paramètres $\boldsymbol{\theta}$ et $\boldsymbol{\eta}$ de h sont conjointement estimés à partir de l'ensemble des observations $\{(\mathbf{x}_i, \mathbf{y}_i), (\mathbf{u}_i, \mathbf{v}_i)\}$, on considérera qu'il n'y a pas de couplage (mais simplement ajustement du modèle h).

Sans prétention à l'exhaustivité, il est pratique de distinguer quatre modes de couplage de deux modèles (*figure 1*) :

- dans le couplage additif (*figure 1A*), les variables de sortie de chacun des modèles sont ajoutées et cette somme constitue la variable de sortie du couplage ;
- dans la composition de modèles (*figure 1B*), la variable de sortie du premier modèle sert comme variable d'entrée du second modèle, et la variable de sortie du second modèle constitue alors la variable de sortie du couplage ;
- le couplage rétroactif (*figure 1C*) est semblable à la composition de modèle, à cela près que la variable de sortie du second modèle est elle-même une des variables d'entrée du premier modèle ;
- dans le couplage hiérarchique (*figure 1D*), il y a un effet aléatoire

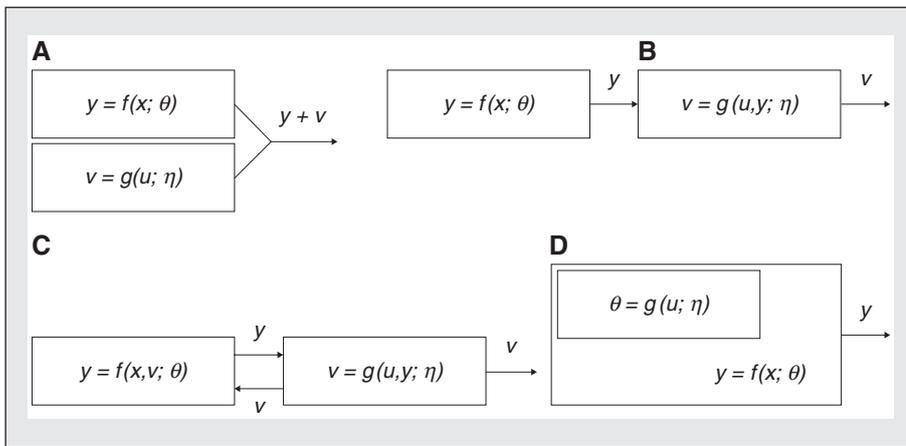


Figure 1. Différents modes de couplage de deux modèles f et g : A) couplage additif ; B) composition de modèles ; C) couplage rétroactif ; D) couplage hiérarchique.

Figure 1. Different coupling modes for two models, f and g : A) additive coupling; B) composition of models; C) feedback coupling; D) hierarchical coupling.

sur le paramètre du premier modèle et cet effet aléatoire est modélisé grâce au second modèle ; la sortie du couplage s'identifie à la variable de sortie du premier modèle.

La pertinence du couplage h de deux modèles f et g sera évaluée par rapport à l'ajustement direct du modèle h . Cette comparaison sera effectuée sur la base du biais des prédictions et de leur variabilité. Partant du principe que l'ajustement d'un modèle à des observations n'engendre aucun biais de prédiction, le biais lié au couplage pourra être calculé comme l'écart entre la moyenne des prédictions du couplage et la moyenne des prédictions du modèle h lorsqu'il est directement ajusté aux observations. La variabilité des prédictions peut avoir diverses origines, mais on se focalisera ici sur la variabilité d'échantillonnage, en supposant implicitement que les autres sources de variabilité ont été préalablement intégrées. Étant donné un jeu de données de n observations, l'ajustement d'un modèle f consiste à définir un estimateur $\hat{\theta}$ des paramètres θ de f , c'est-à-dire une fonction des observations. Les observations étant distribuées selon une loi donnée, l'estimateur $\hat{\theta}$ est une variable aléatoire. Il en résulte que toute prédiction $f(\mathbf{x}; \hat{\theta})$ du modèle est elle-même une variable aléatoire dont la loi découle de celle des observations. La variance de cette variable aléatoire est, par définition, la variabilité d'échantillonnage.

Il arrive fréquemment que l'on ait un compromis biais/variance, c'est-à-dire que l'on puisse réduire le biais au prix d'une variance plus forte, ou inversement que l'on puisse réduire la variance en introduisant un biais. C'est pourquoi, on pourra évaluer le couplage de modèles soit du point de vue du biais de prédiction, soit du point de vue de la variance, soit encore du point de vue de l'erreur quadratique moyenne qui cumule le biais au carré et la variance.

Résultats de l'analyse bibliographique

Couplage additif

Le couplage additif intervient lorsque le système modélisé résulte du cumul de plusieurs sous-systèmes (voir par exemple Rastetter *et al.*, 1992). Un exemple est celui des tarifs de biomasse, c'est-à-dire des équations permettant de prédire la biomasse d'un arbre à partir de variables dendrométriques plus faciles à mesurer telles que son diamètre ou sa hauteur. La biomasse d'un arbre est généralement décomposée en plusieurs composantes (Saint-André *et al.*, 2005) : biomasse aérienne, d'une part, qui inclut la biomasse du feuillage, des branches mortes, des branches vivantes, de l'écorce et du tronc sans écorce, et biomasse souterraine, d'autre part, qui inclut la biomasse de la souche, des

grosses racines, des racines moyennes et des racines fines. Bien que ces biomasses s'ajoutent, le meilleur ajustement du modèle à une grandeur totale ne coïncide généralement pas avec la somme des meilleurs ajustements des modèles à chacune de ses composantes (Chambers *et al.*, 2001 ; Saint-André *et al.*, 2005 ; Nogueira *et al.*, 2008). Même si la somme des résidus $\varepsilon_i = \mathbf{y}_i - f(\mathbf{x}_i; \theta)$ est nulle et que la somme des résidus $\varepsilon'_i = \mathbf{v}_i - g(\mathbf{u}_i; \eta)$ est nulle, de sorte que la somme des résidus associés au modèle $f+g$ est également nulle, le modèle h ajusté à $\mathbf{y} + \mathbf{v}$ sera généralement différent de $f+g$. Cette différence s'explique par la non-linéarité des modèles, qui n'est pas compatible avec l'additivité de la variable de sortie, ou par le fait que ce ne sont pas forcément les mêmes variables explicatives qui sont sélectionnées au niveau de chaque modèle. Le modèle puissance, par exemple :

$$B = \alpha D^\beta$$

où D désigne le diamètre de l'arbre et $(\alpha, \beta) \equiv \theta$ désigne les paramètres du modèle, qui est fréquemment utilisé pour les tarifs de biomasse (Nogueira *et al.*, 2008), constitue une famille d'équations qui n'est pas stable par l'addition (la somme de deux modèles puissance n'est pas un modèle puissance). Une alternative au modèle puissance, qui est également fréquemment utilisée (Chambers *et al.*, 2001), est le modèle polynômial sur les données log-transformées :

$$\ln(B) = \alpha + \beta \ln(D) + \gamma [\ln(D)]^2 + \delta [\ln(D)]^3$$

Ce modèle étant linéaire, et pour peu que les mêmes variables explicatives $\ln(D)$, $\ln(D)^2$ et $\ln(D)^3$ soient systématiquement utilisées pour chacune des composantes de la biomasse, le biais de prédiction lié au couplage additif des tarifs sera nul (en raisonnant sur les données log-transformées). Cependant, même dans ce cas, la variance des prédictions ne sera généralement pas la même selon que l'on ajuste les tarifs séparément pour chacune des composantes, ou globalement pour l'ensemble des composantes, car les différentes composantes de la biomasse d'un arbre ont généralement des erreurs résiduelles corrélés entre elles (Chaubert *et al.*, 2008).

Composition de modèles

Dans la composition de modèles, la prédiction du second modèle n'a aucune influence sur le premier : cela correspond donc à un forçage externe de la variable y sur le modèle g . Implicitement, la fonction g est non linéaire ; autrement, on est ramené au cas d'un couplage additif. Un exemple d'un tel forçage externe est fourni par certains modèles combinant prédiction du climat (ou, plus généralement, de l'environnement) et prédiction de la dynamique forestière pour voir l'influence des changements climatiques sur la végétation, dès lors que le climat influence la végétation sans effet réciproque (Flannigan *et al.*, 1998 ; Keith *et al.*, 2008).

La composition de modèles a une incidence à la fois sur le biais et la variance des prédictions du second modèle g . En l'absence de couplage, lorsque le modèle g est considéré seul, la variable d'entrée multivariée y est considérée comme connue de façon certaine ; la seule variabilité des prédictions découle de la variabilité d'échantillonnage liée à l'estimation des paramètres η de g . Le couplage avec un modèle f qui prédit la variable y fait que celle-ci devient une variable aléatoire : il y a alors propagation des erreurs du modèle f au modèle g et apparition d'un terme de variance additionnel pour v (Chave *et al.*, 2004). Tant que la variabilité de y reste petite, le biais et le terme de variance additionnel que y induit sur v peuvent être approchés en faisant un développement de Taylor à l'ordre 2 et 1 de g et g^2 , respectivement :

$$E(v_i) - g_i[E(y)] \approx \frac{1}{2} \text{vec}[\text{Var}(y)]^T \text{vec}[\mathbf{H}_{g_i}(E(y))] \quad (1)$$

$$\text{Var}(v) \approx \mathbf{J}_g[E(y)]^T \text{Var}(y) \mathbf{J}_g[E(y)] \quad (2)$$

où v_i (respectivement g_i) est le $i^{\text{ème}}$ élément du vecteur v (respectivement g), vec est l'opérateur qui transforme une matrice $n \times p$ en un vecteur de longueur np en stockant ses colonnes les unes en dessous des autres, Var désigne la matrice de variance-covariance, T désigne la transposée d'une matrice ou d'un vecteur, \mathbf{H}_{g_i} est la matrice hessienne de g_i (c'est-à-dire la matrice des dérivées partielles secondes de g_i par rapport aux éléments de y), et \mathbf{J}_g est la matrice jacobienne de g (c'est-à-dire la matrice des dérivées partielles de chaque élément de g par

rapport aux éléments de y). Ainsi, en première approximation, si la dérivée seconde de g est nulle (ce qui est, en particulier, le cas lorsque le modèle g est linéaire vis-à-vis de y), le biais de prédiction lié au couplage est nul au premier ordre. Par ailleurs, si la dérivée première de g est supérieure en valeur absolue à un, la variance de y sera amplifiée par le modèle g . Il est souvent utile, dans les modèles complexes, de réaliser une analyse de sensibilité locale pour identifier les variables qui influencent beaucoup la prédiction v du modèle g (Saltelli *et al.*, 2000). Cette analyse de sensibilité locale, qui repose sur la dérivée première de g , est très liée à la propagation des erreurs.

Dans certains cas, la variabilité induite par le premier modèle a un intérêt en soi. Par exemple, en analyse de viabilité de population, le risque d'extinction d'une population dépend non seulement de la valeur moyenne du taux de mortalité de la population, mais également de la variabilité de ce taux de mortalité. Donc, si on étudie l'impact d'un changement climatique sur le risque d'extinction d'une population d'arbres, il importe de prendre en compte non seulement la relation moyenne entre le climat et le taux de mortalité, mais aussi les fluctuations climatiques et les fluctuations du taux de mortalité qu'elles induisent (Jiang et Shao, 2004 ; Ruokolainen *et al.*, 2007). La modélisation stochastique peut, dans ce cas apporter, une solution intéressante au couplage, en considérant explicitement la variable y dans le modèle g comme une variable aléatoire dont la distribution découle du modèle f (Zhou et Buongiorno, 2004 ; Fortin et Langevin, 2012). Alternativement, des simulations de Monte Carlo peuvent jouer le même rôle. Les différences de prédiction entre le modèle stochastique et le modèle déterministe peuvent être importantes et, comme pour la composition de modèle, la non-linéarité du modèle g joue un rôle prépondérant (Zhou et Buongiorno, 2004).

Dans d'autres cas, cependant, la variabilité induite par le premier modèle est plus une nuisance qu'un apport. C'est le cas, par exemple, si on souhaite étudier la réaction de la végétation à un gradient environnemental en tant que tel, la précision d'estimation de ce gradient étant d'un intérêt secondaire

(Bugmann et Solomon, 1995 ; Talkkari *et al.*, 1999). Dans ce cas, il est légitime de se demander si le couplage des deux modèles a un intérêt. En termes d'erreur quadratique moyenne, il peut être préférable de laisser les deux modèles déconnectés et d'approcher $g(u, y ; \eta)$ par $g(u, E(y) ; \eta) \approx g(u, \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_i ; \eta)$, un biais sans variance valant mieux qu'une absence de biais avec une variance forte.

Couplage rétroactif

Dans le couplage rétroactif, le modèle g rétroagit sur le modèle f de la même manière que f agit sur g . De manière ascendante, on le trouve quand il s'agit de modéliser à la fois l'impact de l'environnement sur la végétation et la rétroaction de la végétation sur l'environnement (Lauenroth *et al.*, 1993 ; Claussen, 1994 ; Keith *et al.*, 2008). De manière descendante, le couplage rétroactif intervient lorsqu'il s'agit de décrire les interrelations entre les différentes composantes de la dynamique forestière, telles que le recrutement, la croissance et la mortalité (Clark et Clark, 1984 ; He et Duncan, 2000).

Le couplage rétroactif conduit également à une propagation des erreurs, mais d'une façon différente de la composition de modèles. Illustrons-le par un exemple théorique simple. Il existe une relation décroissante dans les peuplements forestiers entre la densité du peuplement (c'est-à-dire, le nombre de tiges à l'hectare) et le diamètre quadratique moyen (c'est-à-dire, le diamètre de l'arbre dont la surface terrière – la surface de la section horizontale du tronc de l'arbre à 1,30 m au-dessus du sol – est égale à la surface terrière moyenne du peuplement). Cette relation traduit la loi d'auto-éclaircie. Étant donné m peuplements forestiers pour lesquels on a mesuré à la fois le diamètre quadratique moyen v_i et la densité y_i , on peut donc être amené à ajuster un modèle $y_i = f(v_i)$ pour modéliser une loi d'auto-éclaircie. Inversement, si on adopte le point de vue que le diamètre quadratique moyen traduit la production du peuplement, laquelle dépend de la croissance, qui est elle-même corrélée négativement à la densité du peuplement, alors on peut chercher à modéliser la densité-dépendance de la production par un modèle $v_i = g(y_i)$ qui prédit le diamètre quadratique

moyen en fonction de la densité du peuplement. Parce que le modèle g ajusté aux observations (y_i, v_i) est généralement différent de l'inverse du modèle f ajusté aux observations (v_i, y_i) (figure 2), le couplage rétroactif des modèles f et g (figure 1C) va amener à prédire le diamètre quadratique moyen en fonction de lui-même de manière itérative. Quel que soit v , la prédiction du couplage prendra une valeur unique v_0 qui vérifie à la fois $y = f(v_0)$ et $v_0 = g(y)$, c'est-à-dire l'abscisse du point d'intersection des courbes $(v, f(v))$ et $(g(y), y)$. Cependant, la fonction h qui prédit le diamètre quadratique moyen en fonction de lui-même n'est autre que l'identité : en l'absence de couplage, la prédiction de v est v lui-même. Lorsque le modèle f est linéaire, v_0 coïncide avec la moyenne des v_i (figure 2A), ce qui signifie que le biais de prédiction lié au couplage est nul. Lorsque le modèle f est non linéaire, la prédiction du couplage rétroactif ne coïncide plus avec la moyenne des v_i (figure 2B). Un décalage important peut même se produire entre les deux (Gallant, 1987, chapitre 8). D'une manière générale, le couplage rétroactif de modèles amène les prédictions à glisser vers un point d'équilibre, s'il existe, tel que :

$$y = f(x, g(u, y; \hat{\eta}); \hat{\theta})$$

$$v = g(u, f(u, v; \hat{\theta}); \hat{\eta})$$

Ce point d'équilibre peut être éloigné de l'état stationnaire du système tel qu'il a été observé dans les données qui ont conduit aux estimations $\hat{\theta}$ et $\hat{\eta}$ des paramètres des modèles. Ce décalage entre la valeur que l'on attendrait pour v d'après l'ajustement de g (indépendamment de f) et la valeur que l'on obtient effectivement pour v une fois que les deux modèles sont couplés est bien connu des modélisateurs de la dynamique forestière. Il a été observé dans les modèles matriciels densité-dépendants (Lin et Buongiorno, 1997 ; Favrichon, 1998 ; Zhao *et al.*, 2005) comme dans les modèles individu-centrés densité-dépendants (Gourlet-Fleury, 1997). Le biais de prédiction lié au couplage rétroactif requiert une phase de vérification du modèle où les prédictions du couplage sont confrontées aux observations. Si l'écart entre prédictions et observations est trop grand, un ajustement *a posteriori* des valeurs des paramètres θ et η peut s'avérer nécessaire (Solomon *et al.*, 1986 ; Favrichon, 1998), quand bien même il paraît arbitraire. Une solution plus satisfaisante consisterait à utiliser des estimateurs qui tiennent compte de ce biais dû à la rétroaction, en introduisant une étape intermédiaire où les valeurs observées sont remplacées par leur prédiction respective (Gallant, 1987).

Couplage hiérarchique

Le couplage hiérarchique peut être confondu avec la composition de modèles ou le couplage rétroactif, car ces approches peuvent être utilisées pour traiter des questions semblables. Détaillons l'exemple des modèles matriciels densité-dépendants, où la croissance, le recrutement et la mortalité sont liés aux caractéristiques du peuplement. Dans plusieurs de ces modèles (Buongiorno *et al.*, 1995 ; Favrichon, 1998), le taux de transition θ d'une classe de diamètre donnée dans la classe supérieure est modélisé comme une fonction linéaire de la surface terrière B du peuplement : $\theta = \alpha + \beta B$. Pour estimer les paramètres $(\alpha, \beta) \equiv \eta$, un jeu de données $\{(N_i, F_i, B_i), i = 1, \dots, m\}$ est utilisé, où l'unité statistique (indexée par i) est une parcelle forestière, m est le nombre de parcelles, et N_i (respectivement F_i) est le nombre d'arbres dans la classe de diamètre (respectivement, le nombre d'arbres qui passent dans la classe supérieure) dans la i^{e} parcelle. Il y a un couplage hiérarchique lorsque les paramètres (α, β) sont estimés en deux temps (Solomon *et al.*, 1986 ; Buongiorno *et al.*, 1995 ; Zhao *et al.*, 2005) :

- le nombre d'arbres F_i qui passe dans la classe de diamètre supérieure suit

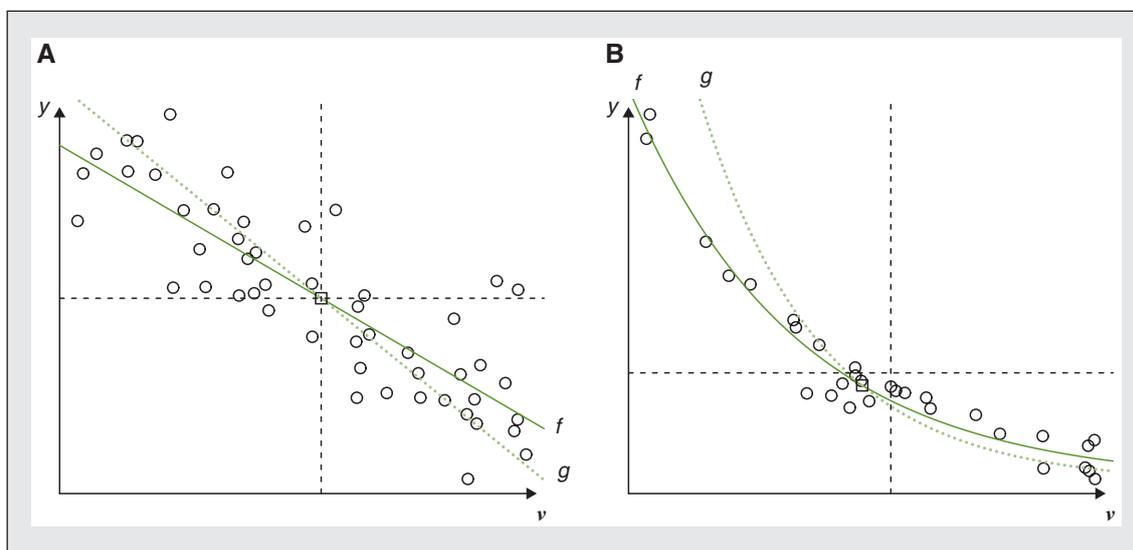


Figure 2. Régression de y par rapport à v (trait plein) et régression de v par rapport à y (trait pointillé), montrant que l'un n'est pas l'inverse de l'autre.

Figure 2. Regression of y with respect to v (solid line) and regression of v with respect to y (dotted line), showing that the latter is not the reverse of the former. Les points sont les observations, le carré indique l'intersection des deux régressions, et les tirets indiquent les valeurs moyennes de v (trait vertical) et de y (trait horizontal). En (A), régressions linéaires $y = f(v) = a + bv$ et $v = g(y) = \alpha + \beta y$; en (B), régressions non linéaires $y = f(v) = a \exp(bv)$ et $v = g(y) = \alpha \ln(\beta y)$.

une loi binomiale dont la probabilité de succès s'estime par $\hat{\theta}_i = F_i/N_i$;
 – les paramètres α et β sont estimés par la régression linéaire :

$$\hat{\theta}_i = \alpha + \beta B_i + \varepsilon_i \quad (3)$$

où les ε_i sont indépendamment et identiquement distribués selon une loi normale centrée d'écart type σ (cette hypothèse est en soi contestable car elle peut amener $\hat{\theta}_i$ à sortir de l'intervalle [0,1] mais c'est bien l'hypothèse faite par les auteurs cités).

En l'absence de couplage hiérarchique, conditionnellement au taux de transition θ_i , F_i suit une loi binomiale de paramètre N_i et θ_i ; en marginalisant cette loi binomiale par rapport à θ_i , la vraisemblance L du jeu de données $\{(N_i, F_i, B_i), i = 1, \dots, m\}$ est :

$$L(\alpha, \beta) = \prod_{i=1}^m \int_0^1 C_{N_i}^{F_i} \theta_i^{F_i} (1-\theta_i)^{N_i-F_i} \xi(\theta_i; \alpha + \beta B_i, \sigma) d\theta_i \quad (4)$$

où $\xi(\mu, \sigma)$ désigne la densité de probabilité de la loi normale de moyenne μ et d'écart type σ tronquée sur [0,1]. La loi de (N_i, F_i, B_i) correspond à un mélange de lois binomiales avec une loi normale comme loi mélangeante. Les estimateurs du maximum de vraisemblance de α et β sont les valeurs de α et β qui maximisent L . On peut s'assurer qu'ils diffèrent des estimateurs de α et β définis par (3). Même si la plupart des modèles matriciels densité-dépendants reposent sur un couplage hiérarchique pour l'estimation de leurs paramètres, il n'en reste pas moins que l'estimateur du maximum de vraisemblance des paramètres est aussi utilisé (Gross *et al.*, 2006 ; Zetlaoui *et al.*, 2008).

L'exemple des modèles matriciels densité-dépendants se généralise et l'estimateur de θ qui découle du couplage hiérarchique des modèles f et g est généralement différent de l'estimateur du maximum de vraisemblance de θ pour le modèle intégré h . L'estimateur du maximum de vraisemblance étant asymptotiquement efficace, cela signifie que l'approche hiérarchique conduit généralement à une perte de précision par rapport à l'approche intégrée (du moins dès que le nombre d'observations est suffisamment élevé).

Discussion

Le couplage de modèles considérés comme des boîtes noires indépendan-

tes peut sembler une solution opportune pour modéliser un système complexe qui se décompose en sous-systèmes plus simples. Mais les propriétés statistiques des prédictions sont affectées par ce couplage (Rastetter *et al.*, 1992). Dans le cas du couplage rétroactif, c'est principalement le biais de prédiction qui pose problème ; pour la composition de modèles ou le couplage hiérarchique, c'est plutôt la précision des prédictions qui est affectée, même si un biais peut également être présent. La non-linéarité des modèles joue un rôle majeur dans la génération du biais de prédiction, les modèles linéaires étant beaucoup moins susceptibles aux biais lors des couplages. Dans la mesure du possible, et pour garantir des propriétés statistiques acceptables du modèle, il est donc préférable de considérer le modèle comme un tout intégré.

Le niveau de complexité d'un modèle conditionne bien souvent la possibilité de le considérer comme un tout. Écrire la vraisemblance de l'ensemble d'un modèle complexe (dans un contexte fréquentiste), puis la maximiser par rapport à l'ensemble des paramètres peut tourner à l'épreuve de force. Dans le cas d'une imbrication hiérarchique de modèles, l'approche bayésienne est une alternative qui peut s'avérer efficace (Conti *et al.*, 2005 ; Dietze *et al.*, 2008). Désassembler le modèle en sous-modèles ajustés séparément les uns des autres reste une solution par défaut. Une étape importante dans ce cas est la vérification du modèle, pour vérifier que les prédictions du modèle recomposé par le couplage de ses sous-modèles restent cohérentes avec les observations.

Le couplage de modèles sert parfois à mettre en relation des modèles faisant des prédictions de nature différente, par exemple, un modèle climatique et un modèle de dynamique de végétation, afin d'élargir la portée de l'un. De la même façon, il peut être tentant de remplacer une fonction synthétique dans un modèle (le recrutement des arbres à 10 cm de diamètre ; la croissance en diamètre) par des sous-modèles plus détaillés qui conduisent à la même prédiction (modèle de régénération, depuis la graine jusqu'au juvénile de 10 cm de diamètre ; modèle d'allocation de la biomasse dans les différentes composantes de l'arbre). Les modèles ainsi

obtenus fournissent des détails très pointus et peuvent donner l'illusion qu'ils imitent la réalité. Mais si le détail est poussé trop loin, au prix de l'introduction d'un grand nombre de paramètres, le modèle devient difficile à manipuler et son comportement à comprendre : remplacer une réalité complexe par une représentation virtuelle tout aussi complexe n'a guère d'intérêt (Mohren et Burkhart, 1994 ; Korzukhin *et al.*, 1996).

La question de la pertinence du couplage de modèles se déplace alors vers une question qui lui est intimement liée : quel est le degré de détail requis pour modéliser la dynamique forestière de façon pertinente (Daniels et Burkhart, 1988 ; Deutschman *et al.*, 1999) ? La théorie de l'agrégation (O'Neill et Rust, 1979 ; Ritchie et Hann, 1997) et la théorie de l'information (Burnham et Anderson, 2002) fournissent un cadre pour traiter cette question. Dès lors que le modèle agrégé apporte autant d'information que le modèle détaillé, et que le niveau de description agrégé est celui qui fait sens pour l'utilisateur, il n'y a nul besoin de suivre une approche réductionniste et de coupler des sous-modèles. C'est une question de compromis entre la quantité d'information apportée par le modèle et le nombre de paramètres qu'il comporte, ou principe de parcimonie.

Une question corollaire est celle du couplage de modèles qui ne reposent pas sur le même niveau de détail. Cela aurait-il un sens, par exemple, de coupler un modèle climatique extrêmement détaillé avec un modèle de dynamique de végétation très grossier ? Tant que les modèles sont considérés comme des boîtes noires déterministes, la question ne peut pas être traitée ; mais dès lors que les propriétés statistiques de l'ensemble du système sont considérées, la question se pose. On peut conjecturer que des critères d'information tels que l'AIC (*Akaike information criterion*) ou le BIC (*Bayesian information criterion*) conduiraient, au niveau de l'ensemble du système, à un rééquilibrage du niveau de détails entre ses diverses composantes. Au biais et à la variabilité des prédictions, s'ajouterait donc un troisième critère pour évaluer la qualité d'un couplage de modèles : l'adéquation du niveau de détails entre les différents modèles couplés.

Pour finir, un parallèle peut être établi entre le couplage de modèles et d'autres questions apparentées. Une première question apparentée est celle de la combinaison de modèles concurrents : lorsque l'on dispose de plusieurs modèles qui présentent la même variable de sortie, on peut soit chercher à sélectionner le meilleur modèle parmi ces concurrents (avec le risque de ne pas sélectionner le meilleur), soit au contraire combiner ces modèles concurrents en une unique prédiction moyenne. Cette seconde solution, que l'on peut obtenir à l'aide de la moyenne bayésienne de modèles (Li *et al.*, 2008 ; Picard *et al.*, 2012), s'apparente à un couplage hiérarchique de modèles, à cela près que le mélange infini (4) devient un mélange fini.

Un second exemple de question apparentée est celle du biais de prédiction lorsque l'on change de taille de placettes pour calculer les variables d'entrée du modèle. La plupart des variables d'entrée des modèles forestiers sont calculées sur des placettes d'échantillonnage de taille donnée et leurs propriétés statistiques dépendent de cette taille de placette. Lorsque la taille des placettes utilisées pour ajuster le modèle diffère de la taille des placettes utilisées pour la prédiction, il apparaît un biais de prédiction qui peut atteindre 20 % (Salas González *et al.*, 1993). Cette question s'apparente à une composition de modèles et le biais de prédiction résultant du changement de taille de placette peut être approché par une formule semblable à (1).

En conclusion, assembler des modèles initialement conçus de manière indépendantes pour répondre à des questions plus complexes paraît rarement une approche convaincante pour la prédiction. De manière symétrique, désassembler en sous-modèles un modèle trop complexe pour que l'ensemble de ses paramètres puisse être estimé conjointement peut être une solution par défaut pour l'estimation. Dans tous les cas, le couplage de modèles doit être fait en toute conscience des problèmes statistiques que cela pose. Peut-être que cette conscience renforcée permettra d'apporter de nouvelles solutions à des problèmes pour lesquels peu de solutions existent aujourd'hui. ■

Références

- Bommel P, Bonaudo T, Barbosa T, Bastos da Veiga J, Vieira Pak M, Tourrand JF, 2010. La relation complexe entre l'élevage et la forêt en Amazonie brésilienne : une approche par la modélisation multi-agents. *Cahiers Agricultures* 19 : 104-11. doi: 10.1684/agr.2010.0384
- Bossel H, Krieger H, 1991. Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling* 59 : 37-71.
- Bugmann HKM, Solomon AM, 1995. The use of a European forest model in North America: a study of ecosystem response to climate gradients. *Journal of Biogeography* 22 : 477-84.
- Buongiorno J, Peyron JL, Houllier F, Bruciamacchie M, 1995. Growth and management of mixed-species, uneven-aged forests in the French Jura: implications for economic returns and tree diversity. *Forest Science* 41 : 397-429.
- Burnham KP, Anderson DR, 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*, 2^e ed. New York : Springer.
- Chambers JQ, dos Santos J, Ribeiro RJ, Higuchi N, 2001. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 152 : 73-84.
- Chaubert F, Mörter F, Saint-André L, 2008. Multivariate dynamic model for ordinal outcomes. *Journal of Multivariate Analysis* 99 : 1717-32.
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R, 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359 : 409-20.
- Clark DA, Clark DB, 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124 : 769-88.
- Claussen M, 1994. On coupling global biome models with climate models. *Climate Research* 4 : 203-21.
- Conti S, Anderson CW, Kennedy MC, O'Hagan A, 2005. A Bayesian analysis of complex dynamic computer models. In : Hanson KM, Hemez FM, eds. *Sensitivity analysis of model output*. Los Alamos : Los Alamos National Laboratory.
- Daniels RF, Burkhardt HE, 1988. An integrated system of forest stand models. *Forest Ecology and Management* 23 : 159-77.
- Deleuze C, 1995. Intégration de concepts éco-physiologiques dans les modèles de croissance et de qualité des bois. *Revue Forestière Française XLVII* : 149-55.
- Deutschman DH, Levin SA, Pacala SW, 1999. Error propagation in a forest succession model: the role of fine-scale heterogeneity in light. *Ecology* 80 : 1927-43.
- Dietze MC, Wolosin MS, Clark JS, 2008. Capturing diversity and interspecific variability in allometries: a hierarchical approach. *Forest Ecology and Management* 256 : 1939-48.
- Étienne M, Dobremez L, Guerin G, Rapey H, Simon C, 2010. Une modélisation d'accompagnement pour la gestion combinée des systèmes d'élevage et des milieux boisés sur le Causse du Larzac. *Cahiers Agricultures* 19 : 84-9. doi: 10.1684/agr.2009.0374
- Favrichon V, 1998. Modeling the dynamics and species composition of tropical mixed-species uneven-aged natural forest: effects of alternative cutting regimes. *Forest Science* 44 : 113-24.
- Flannigan MD, Bergeron Y, Engelmark O, Wotton BM, 1998. Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. *Journal of Vegetation Science* 9 : 469-76.
- Fortin M, Langevin L, 2012. Stochastic or deterministic single-tree models: is there any difference in growth predictions? *Annals of Forest Science* 69 : 271-82.
- Gallant AR, 1987. *Nonlinear statistical models*. New York : John Wiley & Sons.
- Gourlet-Fleury S, 1997. *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou-Guyane française)*. Thèse de doctorat, université Claude Bernard-Lyon I (Lyon).
- Gross K, Morris WF, Wolosin MS, Doak DF, 2006. Modeling vital rates improves estimation of population projection matrices. *Population Ecology* 48 : 79-80.
- He F, Duncan RP, 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology* 88 : 676-88.
- Jiang L, Shao N, 2004. Red environmental noise and the appearance of delayed density dependence in age-structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271 : 1059-64.
- Keith DA, Akçakaya HR, Thuiller W, Midgley GF, Pearson RG, Phillips SJ, *et al.*, 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4 : 560-3.
- Korzukhin MD, Ter-Mikaelian MT, Wagner RG, 1996. Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? *Canadian Journal of Forest Research* 26 : 879-87.
- Lauenroth WK, Urban DL, Coffin DP, Parton WJ, Shugart HH, Kirchner TB, *et al.*, 1993. Modelling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and ecosystems. *Ecological Modelling* 67 : 49-80.
- Li Y, Andersen HE, McGaughey R, 2008. A comparison of statistical methods for estimating forest biomass from light detection and ranging data. *Western Journal of Applied Forestry* 23 : 223-31.
- Lin CR, Buongiorno J, 1997. Fixed versus variable-parameter matrix models of forest growth: the case of maple-birch forests. *Ecological Modelling* 99 : 263-74.
- Mohren GMJ, Burkhardt HE, 1994. Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *Forest Ecology and Management* 69 : 1-5.
- Nogueira EM, Fearnside PM, Nelson BW, Barbosa RI, Keizer EWH, 2008. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: new allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management* 256 : 1853-67.
- O'Neill RV, Rust B, 1979. Aggregation error in ecological models. *Ecological Modelling* 7 : 91-105.
- Pacala SW, Canham CD, Silander JA, 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* 23 : 1980-8.

- Parrott L, Lange H, 2004. Use of interactive forest growth simulation to characterise spatial stand structure. *Forest Ecology and Management* 194 : 29-47.
- Picard N, Henry M, Mortier F, Trotta C, Saint-André L, 2012. Using Bayesian model averaging to predict tree aboveground biomass. *Forest Science* 58 : 15-23.
- Poorter H, Nagel O, 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27 : 1191-200.
- Rastetter EB, King AW, Cosby BJ, Hornberger GM, O'Neill RV, Hobbie JE, 1992. Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems. *Ecological Applications* 2 : 55-70.
- Ritchie MW, Hann DW, 1997. Implications of disaggregation in forest growth and yield modeling. *Forest Science* 43 : 223-30.
- Ruokolainen L, Fowler MS, Ranta E, 2007. Extinctions in competitive communities forced by coloured environmental variation. *Oikos* 116 : 439-48.
- Saint-André L, Thongo M'Bou A, Mabilia A, Mouvondy W, Jourdan C, Roupsard O, *et al.*, 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* 205 : 199-214.
- Salas González R, Houllier F, Lemoine B, Pierrat JC, 1993. Représentativité locale des placettes d'inventaire en vue de l'estimation de variables dendrométriques de peuplement. *Annales des Sciences Forestières* 50 : 469-85.
- Saltelli A, Chan K, Scott EM, 2000. *Sensitivity analysis*. Wiley series in probability and statistics. Chichester : John Wiley.
- Solomon DS, Hosmer RA, Hayslett HT, 1986. A two-stage matrix model for predicting growth of forest stands in the Northeast. *Canadian Journal of Forest Research* 16 : 521-8.
- Stoyan D, Penttinen A, 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science* 15 : 61-78.
- Talkkari A, Kellomäki S, Peltola H, 1999. Bridging a gap between a gap model and a physiological model for calculating the effect of temperature on forest growth under boreal conditions. *Forest Ecology and Management* 119 : 137-50.
- Zetlaoui M, Picard N, Bar-Hen A, 2008. Asymptotic distribution of density-dependent stage-grouped population dynamics models. *Acta Biotheoretica* 56 : 137-55.
- Zhao D, Borders B, Wilson M, 2005. A density-dependent matrix model for bottomland hardwood stands in the Lower Mississippi Alluvial Valley. *Ecological Modelling* 184 : 381-95.
- Zhou M, Buongiorno J, 2004. Nonlinearity and noise interaction in a model of forest growth. *Ecological Modelling* 180 : 291-304.