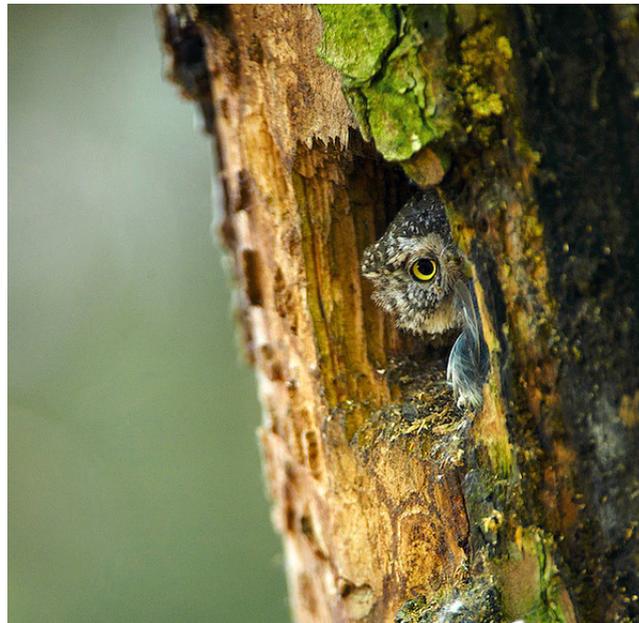

Modélisation de la dynamique des dendromicrohabitats en forêt mixte de montagne



MÉMOIRE DE DOMINANTE D'APPROFONDISSEMENT :
GESTION FORESTIÈRE

Illustration page de couverture :
Chevêchette d'Europe, *Discretion*.
Source : Sébastien de Danieli

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDE

Modélisation de la dynamique des
dendromicrohabitats en forêt mixte de
montagne

DOMINANTE D'APPROFONDISSEMENT :
GESTION FORESTIÈRE

Résumé

Récemment, les dendromicrohabitats ont été reconnus comme des structures clés de la biodiversité forestière. Cependant, nous savons peu de choses de leur dynamique de création. Pourtant, le changement climatique et les changements de pratiques sylvicoles constituent de réelles menaces susceptibles de perturber leur distribution. Les besoins de connaissance permettant d'évaluer les impacts des recommandations de gestion actuelles et de quantifier les évolutions possibles de la distribution des dendromicrohabitats sont bien réels. Cependant, jusqu'à maintenant, le manque de données temporelles sur ces structures a restreint les études à la prédiction de leur distribution.

Dans ce rapport, nous présentons une approche inspirée de l'analyse de données de survie et utilisant l'inférence bayésienne. Elle nous permet de mettre au point un modèle complet intégrant la distribution des dendromicrohabitats et leur processus de création, à partir des distributions observées actuellement. Cette approche nous permet ainsi de surmonter le manque de données temporelles et de mettre en évidence des mécanismes de création propres à chaque essence.

L'intégration de ce modèle dans un simulateur de dynamique forestière nous permet ensuite d'étudier les impacts de différents modes de gestion sur le nombre de dendromicrohabitats par hectare dans un peuplement forestier.

Abstract

Tree microhabitats have been recognised as forest biodiversity key structures. However, few things are known about their dynamic and creation process. Eventhough there is a real danger that climate change and change of silviculture practises could dangerously disturb microhabitat distribution, and as a consequence impact biodiversity. We need knowledge in order to evaluate conservation policies which are currently used and to quantify the expected dynamics. Because of the lack of temporal data, up to now, studies were limited to the prediction of distribution of microhabitat.

In this report, we present an approach inspired by survivorship analysis and performed by Bayesian inferences. It allows us to develop a complete integrative model of microhabitats creation process from distribution pattern. This approach enables us to overcome the lack of temporal data.

Thereafter the integration of this model in a forest ecosystem simulator allows us to study the impacts of different silvicultural methods on the number of microhabitats in a stand.

Travail encadré par :
Benoît COURBAUD

Avec la participation active de :
Laurent LARRIEU

Remerciement

Je tiens à remercier chaleureusement Benoît Courbaud qui a accepté de me prendre en stage à Irstea Grenoble. Il a su me laisser une grande autonomie sur le sujet tout en assurant un encadrement rigoureux dans les passages les plus ardues de ce travail.

Je tiens également à remercier Laurent Larrieu pour les données qu'il a fournies, pour les échanges que nous avons eus et pour son intérêt pour cette étude; Sébastien Laguet pour les données qu'il a accepté de partager; Marc Fuhr et Christophe Chauvin pour leurs conseils.

Un grand merci à Valentine Lafond, qui malgré la traversée d'une période chargée, m'a toujours accueilli chaleureusement pour discuter de ce travail et tout particulièrement des aspects simulations. Merci à Guillaume Lagarrigue pour son aide et les possibilités de sorties sur le terrain qu'il m'a offertes; à Thomas Cordonnier pour les nombreuses discussions sur la recherche et la forêt en général.

Plus généralement merci à l'ensemble des personnes de l'unité pour leur sympathie. Et particulièrement à Sophie pour les petites discussions diverses et variées qui permettent de relativiser les différents bugs si souvent rencontrés.

Enfin un coup de chapeau à l'équipe du mercredi soir (et autres soirs) : Julia, Corentin, Antony, Thomas, Jeremy, Anne Lena ... pour avoir égayé les soirées grenobloises.

Et à tous ceux que j'oublie ici.

Table des matières

Table des matières	2
Liste des tableaux	4
Table des figures	5
I Contexte de l'étude	7
I.1 Les dendromicrohabitats au cœur des enjeux forestiers	7
I.1.1 Les dendromicrohabitats dans l'écosystème forestier	7
I.1.2 Des structures à la croisée des enjeux actuels	10
I.2 Modèles et simulateurs : des outils d'analyse des itinéraires de gestion	13
I.2.1 La simulation des dynamiques forestières	13
I.2.2 Modéliser les dendromicrohabitats	15
I.3 La problématique et les objectifs de l'étude	16
II L'approche suivie	18
II.1 Les données	18
II.1.1 La base de donnée utilisée	18
II.1.2 Transformation des données	19
II.2 Approche	19
II.2.1 Le modèle de survie	20
II.2.2 Présentation du modèle dynamique	20
II.2.3 La probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat	21
II.3 Estimation des paramètres	23
II.3.1 Calcul de la vraisemblance	23
II.3.2 Analyse par inférence bayésienne	23
II.3.3 Utilisation d'intervalles	24
II.4 Ajustement et évaluation des modèles	28
II.4.1 Ajustement des modèles	28
II.4.2 Évaluation de la capacité prédictive des modèles	29
III Étude des covariables	31
III.1 L'effet essence	31
III.1.1 Le modèle étudié	32
III.1.2 Validation des modèles	32
III.1.3 Apport de la variable essence et valeur prédictive des modèles	33
III.1.4 Des dynamiques contrastées	36
III.2 L'étude des effets spatiaux	36
III.2.1 Les sites d'étude	36
III.2.2 La modification du modèle	39
III.2.3 Analyse des modèles	39

IV Vers une approche par simulation	42
IV.1 Du modèle statique au modèle dynamique	42
IV.1.1 La probabilité de production entre deux dates	42
IV.1.2 La simulation du nombre de dendromicrohabitats par arbre	43
IV.1.3 Un lien complexe entre la probabilité de production et l'historique des diamètres	43
IV.2 L'évaluation d'un itinéraire sylvicole	46
IV.2.1 Test de la cohérence du modèle	46
IV.2.2 L'impact d'un itinéraire sylvicole	48
V Synthèse et perspectives	53
V.1 Synthèse	53
V.1.1 Un modèle efficace	53
V.1.2 Des simulations sources de réflexion	54
V.1.3 Un modèle entre recherche et gestion	54
V.2 Perspectives	55
V.2.1 Un enrichissement du modèle	55
V.2.2 Vers une prise en compte de modalités de gestion complexes	55
V.2.3 Une démarche de simulation	56
Conclusion	57
Bibliographie	62
Annexes	67
A La base de données Pyrénéenne	67
B Analyse de données de survie	69
C Intervalles	71
D Estimation des paramètres	73
E Valeurs des distributions a posteriori	77
F Analyse en composante principale des sites	78
G Données dendrométriques du marteloscope de La Motte Servolex	79

Liste des tableaux

II.1	Extrait du tableau de données brutes	18
II.2	Extrait du tableau de données synthétique	19
II.3	Distributions et modèles étudiés	22
II.4	Intervalles de crédibilité bayésien	25
II.5	Critères de comparaison des modèles	29
III.1	Indices de capacité de prédiction des modèles	33
III.2	Décomposition des indices de capacité de prédiction des modèles	35
III.3	Caractéristiques topographiques des massifs forestiers	38
IV.1	Paramètres d'entrée de l'algorithme de sylviculture	48
IV.2	Moyennes et écarts types des variables dendrométriques dans les différents scénarios testés	51
A.1	Données dendrométriques sur les différents sites.	68
D.1	Paramètres d'entrée de WinBUGS	73
D.2	Tableau récapitulatif de l'échantillonnage MCMC	73
E.1	Quantiles des distributions a posteriori pour le modèle de Weibull	77

Table des figures

I.1	Les interactions entre les dendromicrohabitats et la faune	9
I.2	Les dendromicrohabitats « noeuds » de la biodiversité forestière	9
I.3	Le modèle Samsara	14
II.1	Surface de crédibilité bayésienne	25
II.2	Intervalle de prédiction des modèles	27
II.3	Comparaison entre les valeurs prédites et les observations	28
III.1	Densité de distribution des λ_i	33
III.2	Surface de crédibilité bayésienne	34
III.3	Intervalle de prédiction à 95 % et observations	35
III.4	Fonctions caractéristiques du modèle de Weibull	37
III.5	Répartition de la surface terrière dans les différents sites	38
III.6	Distribution des paramètres λ_i et $\lambda_{i,j}$ par sites	40
IV.1	Comparaison entre les fréquences des arbres porteurs de n DMHs	44
IV.2	Probabilité de création et accroissements	45
IV.3	Comparaison entre les fréquences des arbres porteurs de n DMHs	46
IV.4	Évolution du nombre de DMHs dans un peuplement non géré au cours du temps	47
IV.5	Détermination des stocks potentiels à récolter	49
IV.6	Confrontation des stocks aux possibilités	49
IV.7	Évolution du nombre de DMHs dans un peuplement au cours du temps	50
IV.8	Évolution du nombre de DMHs dans un peuplement au cours du temps	50
A.1	Carte de localisation des sites	67
A.2	Densité par classe de diamètre dans les forêts pyrénéennes	68
D.1	Convergence de l'algorithme MCMC	74
F.1	Analyse en Composantes Principales	78
G.1	Données dendrométriques du peuplement de La Motte Servolex	79

Avant-Propos

L'étude présentée dans ce rapport a été réalisée dans le cadre de mon stage de fin d'études d'Ingénieur AgroParisTech. Ce stage s'est déroulé à Irstea Grenoble au sein de l'unité de recherche Écosystème Montagnard et Risques, dans l'équipe Dynamique et Gestion des Écosystèmes de montagne.

Le thème de cette étude s'inscrit pleinement dans la démarche de recherche de l'équipe dans laquelle je me suis intégré. Les techniques de modélisation et simulation y sont utilisées et développées depuis de nombreuses années. Différents travaux ont permis de développer le modèle de dynamique forestière Samsara 2. Plus récemment, des travaux d'analyse de modalités de gestion et leurs impacts sur la biodiversité ont été menés via ce modèle, notamment au travers de la thèse de Valentine Lafond. Ils ont nécessité le développement de modèles permettant de suivre l'évolution d'indicateurs de biodiversité comme la quantité de bois mort, ou la diversité de la strate herbacée.

Le projet GeForHet, réalisé entre 2010 et 2013, a permis d'étudier, via le modèle, l'effet des paramètres de gestion sur la structure des peuplements, la récolte de bois et flore du sous-bois. Cette approche a permis de mettre en place des expérimentations sylvicoles de long terme sur le terrain.

Le projet ARANGE permet également de confronter l'approche menée à Irstea Grenoble à celles mises au point dans les autres pays européens.

Actuellement, Guillaume Lagarrigue travaille sur un élargissement des perspectives offertes par le modèle en l'adaptant à des conditions environnementales plus variées. In fine, cela devrait permettre de comparer des modalités sylvicoles en terme de production, de conservation de la biodiversité et de maintien de la structure irrégulière dans différentes conditions climatiques et environnementales.

Dans ce contexte, le développement d'un modèle de dynamique des dendromicrohabitats permettra de compléter les différents indicateurs de biodiversité déjà utilisables avec Samsara 2.

Chapitre I

Contexte de l'étude

En forêts les arbres portent des structures qui sont utiles pour l'alimentation ou l'abri d'espèces animales, c'est pourquoi elles sont appelées dendromicrohabitats (notés DMH(s) dans la suite ce rapport). L'intérêt pour ces structures est récent. En forêts, ils jouent une place centrale pour la biodiversité. Pourtant, les nombreux changements à la fois climatiques et techniques qui s'annoncent dans le monde forestier font craindre des perturbations importantes de leur distribution. Face au manque de données temporelles il est difficile de comprendre leur mécanisme de production et de mettre au point des stratégies de conservation efficaces. Ces dernières années, des approches centrées sur la modélisation, et la simulation des dynamiques des écosystèmes forestiers alpins se sont développées, notamment à Irstea Grenoble. Elles ont apporté des connaissances qui ont permis d'orienter les choix techniques de gestion des espaces forestiers.

C'est pourquoi l'intégration d'un modèle d'apparition des DMHs dans les simulateurs développés permettra de fournir des éléments de réflexion utiles à la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière.

Nous exposons dans cette première partie une définition de ces structures, un exposé de leur place au sein de l'écosystème forestier, ainsi que les enjeux qui s'y rapportent dans l'évolution de la sylviculture actuelle. Nous nous attacherons ensuite à expliquer les tenants et aboutissants de l'étude des itinéraires sylvicoles par le biais de simulateurs. Puis nous nous focaliserons sur les modèles analysant la distribution des DMHs. Enfin, nous exposerons les objectifs de ce travail.

I.1 Les dendromicrohabitats au cœur des enjeux forestiers

I.1.1 Les dendromicrohabitats dans l'écosystème forestier

Définition

Un DMH est une structure d'un arbre utilisée par d'autres espèces animales ou végétales au cours de leur développement (VOIDOT et al., 2011). L'arbre support peut-être vivant ou mort. Les exemples les plus communs sont les cavités, il en existe différents types : les cavités creusées par les pics, les cavités de pied, les cavités à fond dur, les cavités à terreau... On comprend facilement que ces structures jouent le rôle d'abris pour un certain nombre d'espèces animales comme les chauves-souris ou les oiseaux. Elles peuvent également servir pour les besoins de la reproduction comme lieu de nidification ou d'élevage des petits. Les carpophores des champignons saproxyliques constituent un autre type de DMH commun. Ces structures peuvent servir de sources de nourriture pour les insectes, les oiseaux ou les mammifères.

Une connaissance fragmentaire de leur place dans l'écosystème

Le concept de DMH est récent, il est apparu au milieu des années 2000. Les connaissances sur ces structures et leurs rôles sont donc balbutiantes. Cependant, ce concept s'est dessiné à la suite

de nombreuses études écologiques qui se sont focalisées sur les oiseaux forestiers, les chauves-souris ou les arthropodes. Ces études nous renseignent indirectement sur la place des DMHs dans l'écosystème forestier, relativement à chaque espèce étudiée. Ces connaissances distinctes les unes des autres doivent être regroupées et combinées pour comprendre le rôle joué par les DMHs dans l'écosystème. Ces travaux nous permettent de comprendre les interactions entre l'arbre et les espèces hôtes, et entre espèces créatrices et utilisatrices des DMHs.

Parmi les études existantes, nous pouvons citer : SPEIGHT (2010) qui a décrit les relations existantes entre les *Syrphidae* (une famille de diptères) et les coulées de sève ; PÉNICAUD (2000) qui s'est intéressé aux habitats forestiers des chiroptères ; THUNES et al. (2000) qui ont analysé les liens entre le volume de bois mort, la présence de carpophores de champignons saproxyliques et la diversité spécifique des arthropodes.

Peu d'études se sont intéressées aux interactions entre différents acteurs dans le processus de création et d'évolution des DMHs. Cependant, PARSONS et al. (2003) montrent l'importance des champignons saproxyliques dans la formation et l'évolution de cavités utilisées comme abris par les chiroptères.

REGNERY et al. (2013) et BOUGET et al. (2014) se sont intéressés aux liens directs entre les DMHs en général et la biodiversité. Le premier met en évidence les effets positifs de la diversité et de la densité des DMHs sur le nombre d'individus de certaines espèces d'oiseaux et de chauves-souris ainsi qu'une relation entre la richesse spécifique des communautés d'oiseaux et la diversité des DMHs. Le second lie la richesse spécifique des insectes à la densité de cavités et d'arbres porteurs de champignons lignicoles.

Un nœud de biodiversité forestière

Nous proposons ici de donner un aperçu des interactions entre DMHs et espèces hôtes au travers de différents exemples.

Nous pouvons considérer le cas simple de la figure F.1a, un pic noir va creuser un trou afin d'y élever ses petits. L'année suivante, une colonie de chauves-souris peut s'y installer, puis suite à la dégradation du bois, ce DMH peut se révéler favorable à différents arthropodes. Nous pouvons imaginer que sur un arbre voisin, après une tempête, une branche se casse, les fentes ainsi créées constituent désormais un abri utilisé par une nouvelle espèce d'oiseaux, de chauve-souris et d'arthropodes. Ces deux types de DMHs ont un effet direct sur les communautés animales. Mais des effets indirects sont aussi attendus. Imaginons maintenant qu'il y ait une coulée de sève sur un arbre proche comme indiqué dans la figure F.1b, ce DMH est une source de nourriture pour des espèces de coléoptères. Ces coléoptères peuvent être les proies d'oiseaux et de mammifères. Nous pouvons penser qu'une augmentation du nombre de proies pourrait avoir une influence sur la population de pics, ceci pourrait conduire à une augmentation du nombre de loges de pics, et ainsi favoriser l'installation d'autres espèces, comme indiqué dans la figure F.1b.

Bien d'autres exemples peuvent être trouvés. La figure I.2 illustre le rôle central des DMHs pour la biodiversité forestière. Ces structures sont en réalité des carrefours trophiques impliquant des interactions complexes entre différentes composantes de la biodiversité.

Des études se sont intéressées aux rôles de certains DMHs vis-à-vis de groupes d'espèces dans les forêts gérées. Tout particulièrement en se concentrant sur l'effet de leur abondance sur le nombre d'individus de différentes espèces. Ainsi JANSSON et al. (2009) a montré que les communautés d'arthropodes présentent dans des structures artificielles mimant les cavités à terreau étaient similaires à celles présentes dans les cavités naturelles. ROBLES et al. (2011) a testé l'impact de l'ajout d'abris artificiels et de l'obstruction des cavités naturelles sur les populations de deux espèces de mésanges. L'augmentation des populations dans le premier cas indique bien que le nombre de cavités naturelles est limitant pour ces populations. VOIGT et al. (2014) montre également que le nombre d'abris disponibles pour les chiroptères est un facteur limitant, d'autant plus dans le cas d'espèces migrantes. La densité des cavités disponibles en un

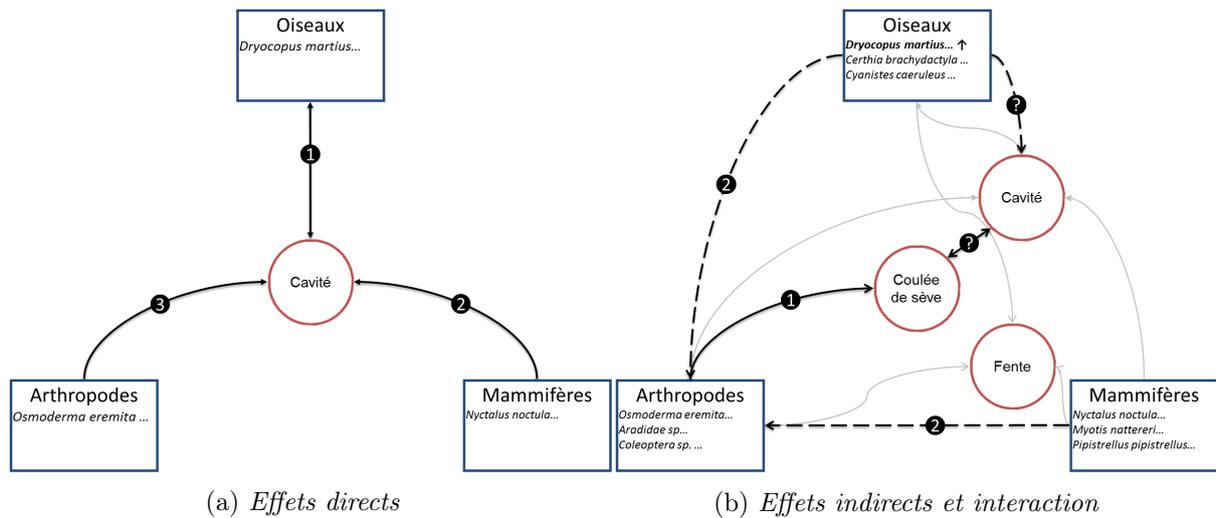


FIGURE I.1 – Les interactions entre les dendromicrohabitats et la faune

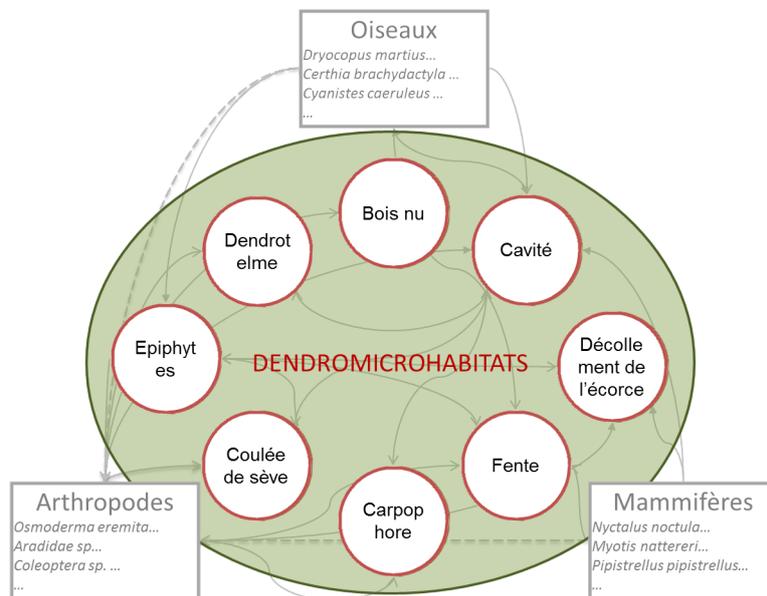


FIGURE I.2 – Les dendromicrohabitats « noeuds » de la biodiversité forestière

lieu donné a des conséquences sur l'ensemble des populations de chiroptères dans un rayon allant jusqu'à 1 200 km.

Les DMHs sont donc des structures limitantes pour la diversité et la taille des populations animales en forêt gérée.

Les mécanismes de distribution mals connus

La distribution des DMHs est encore mal connue. Pour l'instant, les études se sont focalisées sur l'occurrence des DMHs en forêt gérée et non gérée (LARRIEU, CABANETTES et DELARUE (2012), Z. FAN et al. (2003), MICHEL et al. (2009) et VUIDOT et al. (2011)) en étudiant différentes variables explicatives comme l'essence, le diamètre des arbres et la gestion. Il apparaît que la présence de DMH est un phénomène complexe qui dépend du diamètre de l'arbre et de son espèce. Il apparaît également que leur probabilité de présence dépend du type de DMH étudié.

Actuellement, les études s'intéressant à la distribution des DMHs se tournent vers la recherche d'effets spatiaux et de motifs de distribution. Ainsi, des dispositifs de récoltes de données géo-

spatialisés sont actuellement en installation. L'objectif est de tester l'hypothèse selon laquelle certains types de DMHs s'organisent dans l'espace en suivant des règles de proximité entre eux (d'après L. Larrieu communication personnelle).

Nous venons d'exposer les arguments qui établissent clairement le lien entre la biodiversité et les DMHs. Leur caractère d'indicateur de bonne conservation de la biodiversité repose sur des bases solides (WINTER et al., 2008).

I.1.2 Des structures à la croisée des enjeux actuels

La prise de conscience de l'importance de la place des DMHs en forêt est récente, les mécanismes qui régissent leur distribution sont mal connus. Cependant, de nombreuses craintes sont perçues concernant l'évolution de leur distribution dans les écosystèmes forestiers.

Au-delà de la biodiversité

Parallèlement à l'évolution de la sylviculture, les relations entre la forêt et la société évoluent. Depuis la fin des années 2000, le concept de biodiversité comme indicateur universel de la nature est remis en question. Ce concept n'intègre qu'une faible partie des caractéristiques d'un écosystème « naturel ». Certains préconisent l'utilisation d'indicateurs plus globaux, prenant en compte la biodiversité, mais aussi les éléments structurants de l'écosystème - comme la maturité des peuplements, la diversité des habitats, ou la stratification verticale - (ROSSI et al., 2013; EMBERGER et al., 2013), certains intègrent des critères d'impact de l'homme sur l'écosystème (ROSSI et al., 2013). Cette approche s'est développée suite à l'émergence de sylvicultures dites *proche de la nature* (SCHÜTZ, 1999). Ce concept nécessite de pouvoir quantifier la proximité entre un écosystème forestier et son état naturel, c'est ce que l'on appelle la **Naturalité**. Nous ne disposons que de connaissances faibles sur le fonctionnement naturel des écosystèmes forestiers. C'est pourquoi cette réflexion est accompagnée par une série de mesures de conservation comme la mise en place des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) et la mise en place de protocoles de mesures complexes dans les Réserves Naturelles.

Dans ce contexte, les DMHs apparaissent comme un indicateur de la naturalité des écosystèmes forestiers.

Au-delà de la simple conservation de la biodiversité et du discours de spécialiste, certains partisans de la naturalité la revendiquent comme un phénomène social, une volonté de vivre dans un monde plus naturel (LARRÈRE et al., 2009). Cette approche a conduit à réaliser des études sur la perception de la naturalité par la société (PAILLET et al., 2009). Le rôle d'indicateur de naturalité des DMHs s'intègre ainsi petit à petit à la fonction sociale de la forêt.

Intégration des dendromicrohabitats dans la gestion

À l'échelle forestière, la prise en compte des DMHs dans la gestion est récente. Il faut cependant resituer cette approche dans un contexte historique. Les balbutiements de la reconnaissance des « arbres habitats » commencent en 1993 avec l'apparition dans les règles de gestion de l'Office National des Forêts d'une volonté de maintien « d'arbres disséminés favorables à la biodiversité ». Il faudra cependant attendre les années 2000 pour que les premières mesures concrètes apparaissent en forêt publique.

Tout d'abord, se sont mis en place des mesures visant à sélectionner des arbres à conserver pour la biodiversité, ces arbres isolés ou en bouquet au milieu de peuplements sont repérés et ne seront pas récoltés. C'est ce que l'on appelle communément « les arbres bios », l'ONF¹ préconise actuellement de conserver deux « arbres bios » vivants et un « arbre bio » mort par hectare (MOUREY et al., 2010). Par la suite, d'autres dispositifs de conservation de la biodiversité

1. Office National des Forêts

ont été créés. Ainsi M. GOSSELIN et al. (2010) définissent les îlots de vieillissement comme « de petits peuplements où l'exploitation des arbres est différée au-delà de l'âge d'exploitabilité optimal » et les îlots de sénescence comme « de petits peuplements laissés en libre évolution, sans exploitation et pour une durée illimitée ». La taille des dispositifs est à déterminer en fonction des objectifs fixés et des peuplements. Cependant, nous ne disposons que de peu d'informations scientifiques relatif à leur dimensionnement. LARRIEU, CABANETTES, BRIN et al. (2014) étudient la dimension nécessaire des zones sans gestion pour disposer de peuplement ayant une diversité en DMHs intéressante, ils recommandent ainsi d'installer ce type de dispositif sur des étendus d'au moins 20 ha.

En forêt privée, ces notions se développent petit à petit au travers d'actions initiées par les CRPFs². Dernièrement l'éligibilité de « Dispositifs favorisant le développement de bois sénescents » (comme les îlots de vieillissement ou de sénescence) aux contrats Natura 2000 rémunérateurs (MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE, DE L'ÉNERGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE, 2008), montre l'importance que revêtent ces structures pour les pouvoirs publics. Cependant, ceci nécessite de pouvoir quantifier l'impact de la gestion réalisée sur la biodiversité.

Afin d'appliquer le concept de naturalité aux forêts gérées, des indices agrégeant différentes structures ayant des impacts sur la *naturalité* des écosystèmes forestiers ont été développés. L'indice de Biodiversité Potentielle (IBP) (EMBERGER et al., 2013) ou l'indice de Naturalité (ROSSI et al., 2013) en sont deux exemples sur le territoire national. Ces deux indices intègrent un inventaire des DMHs, leur utilisation a donc contribué à vulgariser auprès des gestionnaires ces structures, noeuds de biodiversité, et révélatrices de naturalité.

Cette approche permet d'évaluer la naturalité des écosystèmes. Mais ces indices ont aussi vocation à être des outils de gestion. L'IBP est ainsi défini comme « un outil simple et rapide pour évaluer la capacité d'accueil d'un peuplement forestier pour les êtres vivants et pour diagnostiquer les points d'amélioration possible lors des interventions sylvicoles » (FORÊT PRIVÉE FRANÇAISE, 2014). Ce diagnostic nécessite de disposer de connaissances sur les interactions entre la gestion forestière et les DMHs. Or, ce sont ces connaissances qui font actuellement défaut.

Le besoin en connaissances sur les évolutions possibles de la biodiversité est bien réel. Des dispositifs, qui permettront de suivre et d'observer les évolutions à long terme sont actuellement mis en place. Cependant, nous ne disposerons de ces informations que dans les décennies futures. Il est pourtant nécessaire de pouvoir évaluer aujourd'hui les différentes stratégies de conservation de la biodiversité utilisées. D'autant plus que des changements environnementaux et techniques risquent de modifier les écosystèmes forestiers.

Le changement climatique et la vulnérabilité des écosystèmes

Le changement climatique qui s'annonce sera caractérisé par une évolution moyenne du climat, c'est-à-dire une augmentation du taux de dioxyde de carbone dans l'atmosphère, une hausse des températures et une modification du régime pluviométrique, et par une probable augmentation des événements extrêmes (tempêtes, et sécheresse) (NABUURS et al., 2007; BENISTON et al., 2007). Cette évolution fait craindre de fortes perturbations des écosystèmes.

En forêt, ces changements ont déjà des effets sur les aires de répartition bioclimatiques des espèces (LINDNER et al., 2010; LENOIR et al., 2008). Une augmentation du stress hydrique et des sécheresses, un rallongement de la période de végétation et une probable augmentation des risques sanitaires affaibliront les arbres (LINDNER et al., 2010; LEGAY, MORTIER et al., 2007). Pour autant doit-on s'attendre à une mortalité de masse ou à des dépérissements diffus? Quel sera l'impact de ces changements sur la production ligneuse?

Au vu des connaissances actuelles, il paraît raisonnable de penser que la distribution des DMHs sera impactée par le changement climatique. Si ce n'est pas directement, au moins au

2. Centres Régionaux de la Propriété Forestière

travers d'effets sur les peuplements forestiers : la substitution des essences, l'affaiblissement des individus, l'augmentation de la mortalité et donc le changement des distributions en diamètre sont autant de perturbations probables à étudier.

La sylviculture en question

Actuellement, différentes voies d'évolution de la sylviculture se font entrevoir. En forêt de montagne, une sylviculture tournée vers des peuplements irréguliers et le mélange d'essences fait actuellement consensus (ONF, 2006 ; PEYRON et al., 2011). Les forêts en zone de montagne assurent un rôle de protection contre les chutes de blocs. Dans ces régions, le maintien d'une protection optimale de la part de la forêt est assuré par des peuplements assurant un couvert continu ce qui est garanti par la gestion irrégulière. Le mélange d'essence, objectif affiché plus récemment, est vu comme une garantie de résilience face aux changements climatiques LEGAY, T. CORDONNIER et al. (2008) et SEIDL et al. (2011). En dehors de ces deux points de consensus, le débat actuel sur les orientations sylvicoles est animé par les défenseurs de deux types de sylvicultures opposées.

L'un des partis préconise de faibles diamètres d'exploitabilité et une diminution de la durée des rotations. Plusieurs arguments sont donnés pour justifier ces évolutions. En premier lieu, face au constat d'une filière de transformation de bois résineux qui s'oriente vers des moyens de transformation ne permettant pas d'usiner des bois provenant d'arbres sur pied ayant plus de 55 cm de diamètre à 1,30 m (FRANÇOIS et al., 2013 ; CHOPARD et al., 2013), les acteurs qui plaident pour une plus grande intégration à la filière voient dans cette sylviculture une adaptation nécessaire. Le second argument se rapporte au changement climatique. De manière générale, face à la menace qu'il représente, une dynamisation de la sylviculture est recommandée (LEGAY, MORTIER et al., 2007) pour minimiser les risques décrits plus haut. Pour certains, la dynamisation de la sylviculture passe par la diminution du diamètre d'exploitabilité et une accélération du rythme des rotations (ROMAN-AMAT, 2007). Ce type de sylviculture a l'avantage de pouvoir être menée en utilisant la technique de récolte par trouées. Dans la suite de ce rapport, nous l'appellerons *sylviculture minimaliste*, car elle correspond à une sylviculture très réduite, qui se caractérise par très peu d'intervention dans le peuplement si ce n'est la de récolte.

Face à ces recommandations, qui mènent à une décapitalisation passant dans un premier temps par une augmentation du volume récolté et, dans un second temps, par une augmentation de la fréquence des récoltes, d'autres acteurs préconisent une approche centrée sur la fonction de chaque arbre au sein du peuplement. Un arbre est récolté s'il n'assure plus de fonctions utiles au sein du peuplement. Les fonctions suivantes sont prises en compte : production, éducation, fonction patrimoniale ou de biodiversité, compétition. La fonction de production économique reste prioritaire (SUSSE et al., 2010). Ce type de sylviculture produit des gros bois et des très gros bois. Selon ces partisans, « Ce mode de traitement forme les peuplements les plus stables, les plus résilients, les plus productifs et les plus économes en travaux, en dépenses d'énergie et en intrants » (PROSILVA FRANCE, 2008) et ils sont de ce fait les plus à même de résister aux perturbations engendrées par le changement climatique. Cette sylviculture d'arbres est incompatible avec l'utilisation des trouées. Dans la suite de ce rapport, nous l'appellerons *sylviculture de gros bois*.

Pour l'heure les pratiques observées sont très diverses et comprennent toutes les variations entre les deux positions que nous venons de présenter. Cependant, il est certain que l'une et l'autre de ces sylvicultures conduisent à des peuplements aux caractéristiques différentes. Des études récentes s'intéressent aux évolutions induites par ces types de sylviculture. SUSSE et al. (2010) expose l'évolution de caractéristiques dendrométriques et économiques pendant plus de 15 ans dans des peuplements gérés avec *la sylviculture de gros bois*. Cet état des lieux des dispositifs de suivi permet d'analyser les conséquences de la sécheresse de 2003 et des tempêtes de 1990 et 1999. Les auteurs mettent en avant l'amélioration de la plasticité économique des

peuplements issus de ce type de gestion qui selon eux va de pair avec une amélioration de la résilience écologique. Ils montrent que la concentration de l'accroissement sur les arbres à forte valeur permet une production économique intense tout en ne perturbant que faiblement l'écosystème. Ceci va de pair avec une augmentation de la densité des arbres de gros diamètre.

D'autres études analysent les impacts de *la sylviculture minimaliste* ainsi que les compromis qui peuvent être réalisés entre production et conservation de la biodiversité (e.g. LAFOND, 2014 ; LAFOND et al., 2014). Ces analyses à long terme, réalisées par simulations, indiquent que la diminution du diamètre d'exploitabilité et l'augmentation de la proportion de bois mûrs récoltés ont des effets négatifs sur la diversité structurale du peuplement, la densité de très gros bois et la quantité et la diversité du bois mort.

Cependant, ces analyses ne sont pas facilement comparables. La première n'analyse que des effets à court terme de la gestion suivie, la seconde, en utilisant des méthodes de simulation, peut projeter son analyse à plus long terme. De plus, l'utilisation d'indicateurs différents dans les deux cas rend la comparaison difficile.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, la présence de DMHs est liée aux diamètres des arbres. Or, les options sylvicoles exposées ici aboutissent à des peuplements très différents en terme de distribution des arbres de gros diamètre. La *sylviculture de gros bois* mène à une augmentation de la densité de gros bois. Tandis que la *sylviculture minimaliste* mène à des peuplements plus jeunes avec une très faible, voire une absence de gros bois. C'est pourquoi nous pensons que le choix de l'une ou de l'autre orientation aura un impact sur la distribution des DMHs. Au vu de la place des DMHs dans la biodiversité forestière, il paraît important de connaître l'impact de différents traitements sylvicoles sur la distribution de ces structures.

Nous avons vu que différents risques pèsent sur les DMHs. Le changement climatique et l'évolution des méthodes sylvicoles auront des impacts sur les caractéristiques dendrométriques et sur la composition des peuplements forestiers. La distribution et la diversité des DMHs qui sont liées à ces caractéristiques seront donc modifiées. Les dispositifs de terrain dont nous disposons actuellement nous permettront de suivre ces évolutions dans les décennies à venir. Cependant, cette approche ne nous permet pas de disposer, aujourd'hui, d'outils d'anticipation. Il semble nécessaire de chercher, aujourd'hui, à mettre au point de tels outils.

I.2 Modèles et simulateurs : des outils d'analyse des itinéraires de gestion

I.2.1 La simulation des dynamiques forestières

Les méthodes classiques de définition des consignes de gestion en forêt irrégulière sont basées sur les expériences passées et l'expertise des gestionnaires. Cette approche a posteriori permet de fixer des objectifs à court terme à l'échelle forestière et de pratiquer une gestion adaptative grâce à un suivi des peuplements. Cependant, il s'avère souvent difficile de disposer des informations nécessaires (Thomas CORDONNIER et F. GOSSELIN, 2009). De plus, il est difficile d'anticiper l'impact d'un changement majeur dans les orientations sylvicoles.

Les atouts de l'approche par simulation

Au vu des changements qui s'annoncent à la fois concernant les orientations sylvicoles et les perturbations climatiques, il est nécessaire de disposer d'outils de suivi des écosystèmes forestiers, mais aussi de prédiction et d'anticipation.

Cette approche passe par des expérimentations de terrain. Cependant, l'expérimentation de terrain à différents handicaps en sciences forestières. Tout d'abord, la faible croissance des arbres et la longueur de leur cycle de vie, impliquent un suivi sur le très long terme. Ensuite, le dimensionnement des dispositifs implique une prise en compte complexe de variables que l'on ne

souhaite pas tester, comme le climat, le milieu ou l'historique des peuplements. Ces difficultés se traduisent par un coût élevé de l'expérimentation de terrain.

L'approche par modélisation et simulation permet de s'affranchir en partie de ces contraintes. Elle nous permet d'apporter des premiers éléments de réponse et ainsi d'orienter les expérimentations de terrain nécessaire (LAFOND, 2014). Par exemple, dans le cadre du projet GeForHet (COURBAUD, T. CORDONNIER et al., 2013), ce type d'approche a permis d'identifier les modalités sylvicoles dynamiques les plus intéressantes et d'aboutir à des dispositifs de terrain dans les Alpes et le Jura afin de les comparer à la sylviculture classique.

La simulation apparaît donc comme une méthode qui permettrait d'étudier les DMHs.

Cependant, avant de disposer de simulateurs opérationnels il est nécessaire de mettre au point des modèles permettant d'étudier les phénomènes souhaités. Ainsi dans le projet cité plus haut, les études par simulation ont été réalisées à partir du modèle Samsara 2 développé à Irstea Grenoble. Ce modèle permet de simuler l'évolution des écosystèmes forestiers montagnards.

La forêt mixte de montagne un objet complexe

La forêt mixte de montagne est un objet d'étude complexe. Cette forêt est composée d'essences variées (*Abies alba*, *Picea Abies*, *Fagus sylvatica*) qui n'ont pas toutes les mêmes dynamiques. C'est aussi une forêt irrégulière, cela signifie qu'elle est composée d'arbres d'âges et de diamètres différents. Les dynamiques de ce type d'écosystèmes sont également très contrastées en fonction de l'exposition et de la pente des terrains.

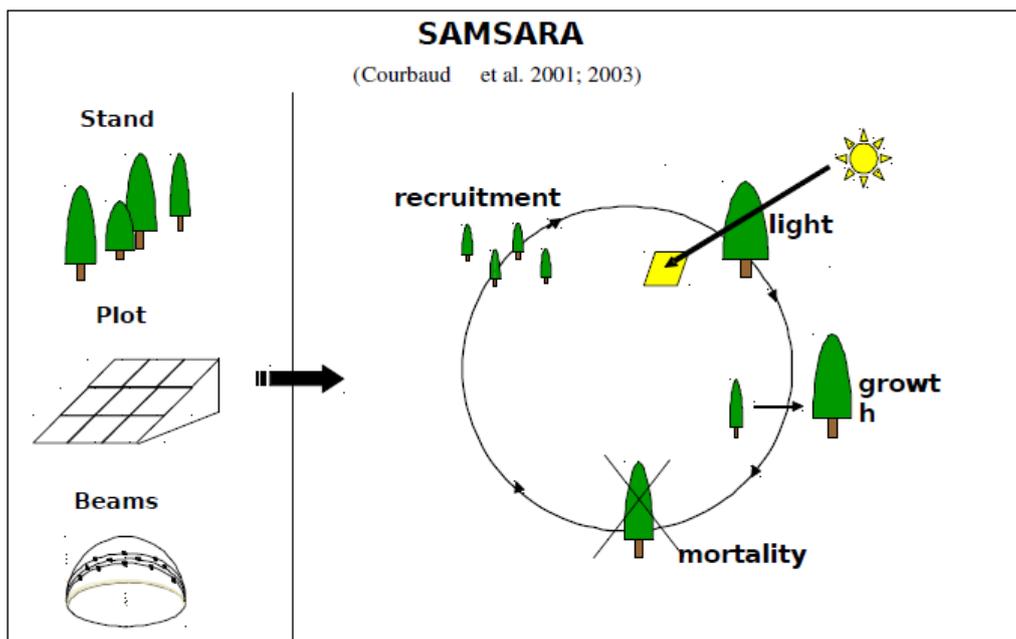


FIGURE I.3 – *Le modèle Samsara* (COURBAUD, LAFOND et al., 2010)

Afin de prendre en compte ces particularités, le modèle Samsara 2 a été développé à Irstea Grenoble. C'est un modèle individu centré et spatialement explicite, il est présenté au travers de la figure I.3. La lumière est considérée comme le moteur de la dynamique forestière en forêt irrégulière. C'est pourquoi ce simulateur repose sur un modèle de transmission des rayons lumineux dans chaque cellule de la placette étudiée en prenant en compte la canopée (COURBAUD, COLIGNY et al., 2003). Il combine un modèle de croissance en sapinière-pessière (Thomas CORDONNIER, COURBAUD et al., 2008), un modèle de mortalité (VIEILLEDENT et al., 2010), et un modèle de régénération.

Son utilisation nécessite de disposer des caractères topographiques de la parcelle étudiée (exposition, pente, altitude) et de l'inventaire des arbres présents sur cette parcelle, la géolocalisation

des arbres est recommandée, mais, en cas d'absence un algorithme de spatialisation a été mis au point. Ceci permet une utilisation facile avec les données d'inventaire en plein.

Un algorithme de sylviculture irrégulière a également été mis au point (LAFOND et al., 2014), il permet de simuler *la sylviculture minimaliste* et ces différentes variantes au travers de d'intensité de prélèvement, de conservation de bois vivant et mort pour la biodiversité ainsi que l'agrégation spatiale des coupes.

Le simulateur un outil de recherche appliquée

L'utilisation du simulateur décrit plus haut a permis d'apporter de nouveaux éléments pour la rédaction de guide de sylviculture (GAUQUELIN et al., 2006), d'approfondir les outils pédagogiques comme les marteloscopes (par exemple celui de La Motte-Servolex). Il permet de mieux comprendre les impacts des interventions sylvicoles. L'approfondissement de ces réflexions a permis d'apporter des arguments scientifiques dans un champ qui jusqu'alors restait surtout concentré sur de l'expertise.

Actuellement, les concepteurs et les utilisateurs de modèles cherchent à intégrer des services écosystémiques autres que la production de bois. Ainsi les modèles prennent peu à peu en compte les fonctions de stockage de carbone, ou de conservation de la biodiversité. LAFOND (2014) expose les différents modèles de biodiversité implémentés dans Samsara 2, comme le modèle de prédiction de la diversité de la strate herbacée (ZILLIOX et al., 2014). Elle expose également les étapes du développement d'un modèle prenant en compte le bois mort. Elle montre ensuite les possibilités offertes par ce type de modèle pour étudier les compromis entre différents services écosystémiques.

Comme nous l'avons indiqué en I.1.1, les DMHs constituent des structures centrales de la biodiversité en forêt. Actuellement leur prise en compte dans les simulations se fait uniquement au travers de la proportion de gros bois et très gros bois dans le peuplement. L'algorithme de sylviculture permet ainsi de conserver les n plus gros arbres du peuplement pour la biodiversité. En sortie nous observons l'évolution de la proportion de gros bois. Cependant, si la probabilité de présence des DMHs est corrélée aux diamètres des arbres, il est très approximatif de considérer le nombre de gros bois et très gros bois comme un indicateur du nombre et de la diversité des DMHs. C'est pourquoi la mise au point d'un modèle permettant de simuler l'apparition des DMHs et pouvant être implémenté dans le simulateur Samsara 2 est nécessaire. Il nous permettra de disposer d'information sur le nombre de DMHs et de définir des règles de conservation d'arbres pour la biodiversité plus proches des critères réels.

I.2.2 Modéliser les dendromicrohabitats

Le modèle que nous cherchons à intégrer dans Samsara doit être un modèle permettant de prédire de manière dynamique la probabilité d'apparition d'un DMH, au cours d'une période donnée, en fonctions de l'arbre. Il doit également permettre de prédire le nombre de DMHs présent sur chaque arbre, à un instant donné.

Des modèles existants peu adaptés

Quelques études ont utilisé la modélisation de la probabilité de présence des DMHs à différentes échelles. BALL et al. (1999) et Z. F. FAN et al. (2005) se sont intéressés à la modélisation de la probabilité de présence des arbres à cavités à l'échelle des peuplements et des paysages. Plus récemment VUIDOT et al. (2011) et LARRIEU, CABANETTES, BRIN et al. (2014), ont mis au point chacun un modèle de probabilité de présence des DMHs sur chaque arbre, et un modèle du nombre de DMHs porté par un arbre pour les premiers et du nombre de types de DMHs portés par un arbre pour les seconds. Dans les deux cas le premier modèle est un modèle logistique, le second est basé sur un modèle linéaire généralisé mixte. Les deux variables de sortie, c'est-à-dire la probabilité de présence d'au moins un DMH ou le nombre de DMHs porté par chaque arbre,

sont indépendantes puisqu'aucun lien n'est pris en compte entre ces deux modèles. Cependant, elles dépendent toutes deux d'un même processus de création de DMHs.

Ces modèles permettent d'identifier le diamètre des arbres porteurs et leur essence comme étant des variables ayant des influences sur la présence des DMHs. Ils permettent également de comparer leur rôles pour des types de DMHs différents. Les modèles développés par LARRIEU, CABANETTES, BRIN et al. (2014) ont permis de quantifier le rôle de ces variables. Cependant, la capacité prédictive de ces modèles reste limitée, car ils ne permettent pas de prendre en compte la grande variabilité du phénomène. De plus, ils ne permettent de réaliser que des prédictions statiques sur la probabilité de présence, le nombre de DMHs sur chaque arbre ou le nombre de types de DMHs porté par chaque arbre. La combinaison de ces trois modèles pourrait permettre de réaliser des simulations temporelles de la diversité et du nombre de DMHs par arbre. Cependant, cette approche, en multipliant le nombre de modèles utilisé, augmente la complexité de son utilisation pour chaque individu et augmente également la variabilité des prédictions.

C'est pourquoi il est nécessaire de mettre au point un modèle basé sur le processus dynamique d'apparition des DMHs. Ce modèle nous permettra de déterminer la probabilité de création d'un dendromicrohabitat sur un arbre pendant une durée donnée.

Vers un modèle alliant processus et distribution

Le développement d'un modèle alliant processus de création et distribution des DMHs paraît en réalité difficile à mettre au point.

Concernant les données, la faible fréquence des DMHs implique d'utiliser de grandes bases de données, cependant le biais important dû aux opérateurs ne permettent pas de fusionner différentes bases, du moins sans en avoir une bonne connaissance. De plus nous nous heurtons à l'absence de données de suivi temporel. Les différents inventaires de DMHs sont en effet très récents (moins de 10 ans). Il est de ce fait impossible de réaliser une analyse temporelle du processus de création.

En réalité, ce problème du manque de données temporelles peut être résolu par l'utilisation de méthode d'analyse permettant de déduire un processus dynamique (dans notre cas la création de DMHs) à partir d'une distribution synchronique. **L'analyse de données de survie** est utilisée à ces fins dans de nombreux domaines comme l'industrie ou les études cliniques. Dans notre cas, son utilisation nécessite quelques adaptations. Cependant, son formalisme permettra d'utiliser un modèle de probabilité de présence différenciable et ainsi de calculer la probabilité d'apparition d'un DMH sur chaque arbre. Enfin, une utilisation itérative de ce processus de création permettra de simuler le nombre de DMHs pour chaque arbre.

I.3 La problématique et les objectifs de l'étude

Dans cette étude, **nous souhaitons ajuster aux données de présence de DMHs un modèle intégrant le processus de création de ces DMHs pour les arbres vivants.** L'intégration de ce modèle dans le simulateur Samsara 2 nous permettra d'**élaborer des pistes de réflexion sur les interactions entre la sylviculture et les DMHs.** La réponse à cette problématique se fera en deux temps.

Dans un premier temps, nous allons mettre au point le modèle. Pour cela, nous allons tester l'hypothèse selon laquelle **les données synchroniques de présence de DMHs s'ajustent à un modèle différenciable.** Ceci nous permettra d'identifier le processus dynamique sous-jacent de production de DMHs.

Cette approche par modélisation nous permettra de tester les hypothèses selon lesquelles :

- **le processus de création des DMHs est lié au diamètre de l'arbre porteur**
- **le processus de création des DMHs est lié à l'essence de l'arbre porteur**

- **le processus de création des DMHs est lié à des variables dépendantes du site d'étude.**

Une fois le modèle établi, nous testerons l'hypothèse selon laquelle l'intégration du processus de création des DMHs permet de simuler le nombre d'arbres porteur d'un nombre donné de DMHs au sein d'un peuplement.

Dans un second temps, l'implémentation de ce modèle dans le simulateur d'évolution des écosystèmes forestiers Samsara 2 permettra d'étudier l'évolution des DMHs et leurs interactions avec des variables de peuplement et de gestion. Nous testerons les hypothèses suivantes :

- **la gestion a un effet négatif sur le nombre de DMHs dans le peuplement par rapport à une absence de gestion.**
- **l'orientation vers la *sylviculture minimaliste* induit une perte de DMHs qui peut être compensée par la conservation d'arbres pour la biodiversité.**

Chapitre II

L'approche suivie

Dans cette partie nous présentons les données que nous avons utilisées dans l'ensemble de cette étude. Nous exposons ensuite la méthode suivie, qui nous a permis de répondre à notre problématique. Cette approche passe par l'utilisation de méthodes d'analyse de données de survie, par l'utilisation de statistiques bayésiennes puis d'une méthode de comparaison des différents modèles. Cette partie fait référence à de nombreuses équations et à différents concepts mathématiques. Afin de faciliter la lecture de ce document, seules les équations nécessaires ont été indiquées. Les étapes des calculs et les définitions sont données dans les annexes B et C.

Sauf mention contraire, l'ensemble des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2005).

II.1 Les données

La récolte de données sur les DMHs est complexe. Tout d'abord, elle nécessite une formation des opérateurs. Ensuite, ces structures peuvent être difficiles à distinguer. Ceci peut expliquer le biais souvent remarqué entre différents observateurs. Ces structures sont présentes sur peu d'arbres et l'élaboration d'une base de données conséquente requiert beaucoup de temps. C'est pourquoi nous n'avons pas entrepris de mesures de terrain pendant ce stage.

II.1.1 La base de donnée utilisée

Nous utilisons une base de données fournie par Laurent Larrieu¹. Le tableau II.1 montre un extrait de cette base.

Espèce	C130	Cav_pied	BoisD_pied	Cav_tronc	BoisD_tronc	Dendrotelme	Fente	Epiphyte	BM_houp	Champi
Sorbier des oiseleurs	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hêtre	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapin pectiné	135	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapin pectiné	150	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Sapin pectiné	173	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapin pectiné	307	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Sapin pectiné	251	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapin pectiné	230	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Sapin pectiné	221	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Sapin pectiné	122	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapin pectiné	105	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABLE II.1 – *Extrait du tableau de données brutes, C130 correspond à la circonférence à 1,30 m. Les abréviations correspondantes aux DMHs sont indiquées dans le texte*

Ces données ont été récoltées dans 6 forêts Pyrénéennes sans traces d'exploitation depuis plus de 60 ans, la carte de localisation des massifs forestiers est fournie en annexe A. Sept types

1. INRA, UMR 1201 Dynafor, CNPF Midi-Pyrénées

de DMHs sont recensés, la base de données comprend 1 209 arbres.

Les arbres ont été échantillonnés en utilisant des placettes à angle fixe. Cette méthode permet de sélectionner les arbres qui sont inspectés un à un afin de renseigner le nombre de DMHs de chaque type présent sur chacun d'eux. Dans notre cas, les DMHs recensés sont :

- les cavités de pied (Cav_pied)
- les bois durs de pied (BoisD_pied)
- les cavités de tronc (Cav_tronc)
- les bois durs de tronc (BoisD_tronc)
- les dendrotelmes
- les fentes
- les épiphytes
- le bois mort dans le houppier (BM_houp)
- les champignons lignicoles (Champi)

La circonférence à 1,30 m de chaque arbre est également relevée, ainsi que leur espèce et leur état : mort ou vivant. Cette méthode permet de sélectionner plus d'arbres de gros diamètre avec un biais connu. Dans le cas des DMHs, ceci permet de disposer de plus d'arbres favorables aux DMHs que dans le cas d'un comptage utilisant des placettes à surface fixe.

La majorité des placettes est géoréférencée. Nous disposons également de données sur la fertilité de la station.

Il n'y a pour l'instant eu qu'une seule campagne de mesure sur ce réseau de placettes.

II.1.2 Transformation des données

Dans un premier temps, nous souhaitons étudier les DMHs en général. Faire une distinction entre chaque type n'est pas nécessaire. Nous résumons donc l'information en utilisant : la **présence de DMH** sur chaque arbre et le **nombre total de DMHs** tous types confondus sur chaque arbre, comme indiqué dans le tableau II.2. De plus, nous regroupons les arbres par familles d'espèces : feuillus ou résineux.

Famille	D130	Ndmh	Pdmh
Feui	19	0	0
Feui	29	0	0
Res	43	0	0
Res	48	1	1
Res	55	0	0
Res	98	1	1
Res	80	0	0
Res	73	1	1
Res	70	1	1
Res	39	0	0
Res	33	0	0

TABLE II.2 – *Extrait du tableau de données synthétique*, Feui correspond à feuillus, Res à résineux. D130 est le diamètre à 1,30 m, Ndmh et Pdmh correspondent respectivement au nombre de DMHs présent sur l'arbre et à la présence de DMHs.

II.2 Approche

Notre objectif est de modéliser la dynamique des DMHs. Comme nous l'avons exposé dans la section I.2.2, nous nous heurtons à l'absence de données temporelles concernant ces structures.

Nous nous sommes donc appuyés sur les méthodes d'analyse de survie, afin de développer une approche permettant de déduire un processus dynamique à partir des données statiques disponibles présentées dans la section II.1. Cette partie expose le raisonnement et l'approche suivis.

La première étape consiste à modéliser la probabilité de présence d'au moins un DMH sur un arbre de diamètre donné. L'utilisation de la théorie de l'analyse de données de survie nous permet de construire un modèle de présence qui est la résultante d'un processus de création. Il est ensuite aisé d'extraire de cette relation le processus dynamique de création d'un DMH.

II.2.1 Le modèle de survie

L'analyse de données de survie est une méthode très utilisée en médecine, dans le domaine industriel, mais aussi dans le domaine des assurances. Dans un premier temps, il a été développé afin de modéliser le temps écoulé jusqu'au décès d'un individu, mais l'événement considéré peut être la guérison d'un patient, l'apparition d'une maladie, la panne d'une machine ou encore une catastrophe naturelle. Il s'agit en fait d'un événement ayant une action irréversible sur l'état de l'objet considéré (HARRIS et al., 1990).

De nombreuses approches différentes de l'analyse de données de survie existent. Dans notre cas nous nous inspirons du modèle de survie paramétrique en temps continu (CLARK, 2007). Ce type de modèle s'appuie sur une fonction de survie $l(a)$ du type :

$$l(a) = Pr\{a_i > a\}$$

avec a_i l'âge de l'individu i , $l(a)$ est la probabilité de survivre jusqu'à l'âge a .

Dans notre cas, nous étudions l'événement : « production d'un DMH ». Comme nous l'avons indiqué, nous ne disposons pas de données chronologiques. Nous disposons de données statiques pour chaque arbre, c'est-à-dire leur diamètre et le nombre de DMHs de chaque type qu'il porte. Les données proviennent de forêts subnaturelles pyrénéennes, c'est pourquoi nous disposons d'une grande variabilité du diamètre des arbres.

Dans notre cas, l'âge des arbres est inconnu. Cependant, l'accroissement en diamètre lie l'âge d'un arbre à son diamètre, comme indiqué dans l'équation II.1.

$$D(a) = \sum_{j=1}^a \Delta D_j \tag{II.1}$$

avec $D(a)$ le diamètre de l'arbre à l'âge a , et ΔD_j l'accroissement de l'arbre entre l'âge $j - 1$ et l'âge j .

Notre objectif est d'intégrer le modèle de DMH à un simulateur de dynamique forestière. Ce simulateur calcule pour chaque arbre sont accroissement courant, à chaque pas de temps. Nous pouvons donc substituer dans l'équation II.2.1 le diamètre de l'arbre à son âge.

II.2.2 Présentation du modèle dynamique

Soit X la variable aléatoire représentant le diamètre d'apparition du premier DMH. La probabilité qu'un arbre n'ait pas de DMHs jusqu'au diamètre D est notée $l(D)$

$$l(D) = Pr\{X > D\} = 1 - F(D)$$

Avec $F(D) = Pr\{X \leq D\}$ la fonction de répartition de X , c'est-à-dire **la probabilité pour un arbre de produire au moins un DMH avant d'atteindre D** .

On définit alors $f(D)$ la densité de probabilité de X , c'est-à-dire **la probabilité pour un arbre de diamètre D de produire son premier DMH lors d'un accroissement infinitésimal dD** .

Il convient ensuite de définir la **probabilité d'apparition d'au moins un DMH au cours d'un accroissement infinitésimal dD pour un arbre de diamètre D** , notée $h(D)dD$.

$$h(D)dD = \Pr \{X \in]D, D + dD] | X > D\}$$

Cette fonction traduit la probabilité qu'un arbre n'ayant pas de DMHs au diamètre D en ait au moins un au diamètre $D + dD$. Le lien entre les fonctions définies précédemment et le taux d'apparition se déduit de la relation II.2.

$$\frac{dn(D)}{dD} = -h(D)n(D) \quad (\text{II.2})$$

avec $n(D)$ le nombre d'arbres de diamètre D sans DMH. Cette relation signifie que la variation du nombre d'arbres sans DMH au cours d'une petite variation de diamètre est égale à l'opposé du produit du taux de création d'au moins un DMH au cours de cette variation par le nombre d'arbres sans DMH avant cette petite variation de diamètre. Nous considérons ici qu'un arbre meurt après avoir développé son premier DMH et que nous ne réalisons pas de récolte.

En intégrant la relation II.2 et en approximant la fonction de survie par :

$$l(D) = \frac{n(D)}{n_0}$$

on obtient :

$$\boxed{l(D) = \exp \left[- \int_0^D h(x) dx \right]} \quad (\text{II.3})$$

$$\text{et } \boxed{f(D) = h(D)l(D)} \quad (\text{II.4})$$

Nous disposons maintenant d'un ensemble de fonctions interdépendantes permettant de modéliser le phénomène d'apparition d'un DMH. La théorie de l'analyse des données de survie nous permet de relier ce phénomène dynamique à la présence ou l'absence de DMH sur un arbre de diamètre donné.

II.2.3 La probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat

Comme nous venons de la montrer, l'ensemble des fonctions du modèle dépend uniquement de la forme de la fonction $h(D)$. Les hypothèses formulées sur cette fonction ont des impacts forts sur l'ensemble de notre modèle. Cette fonction va nous permettre de tester différentes hypothèses résumées dans le tableau II.3.

Le modèle exponentiel

La première hypothèse que nous pouvons tester est une probabilité d'apparition de DMH pour un arbre de diamètre D au cours d'un accroissement infinitésimal dD constante quel que soit D ; autrement dit :

$$\boxed{h(D) = \alpha} \quad (\text{II.5})$$

avec α un réel positif.

On obtient alors par intégration les fonctions suivantes :

$$l(D) = e^{-\alpha D} \tag{II.6}$$

$$F(D) = 1 - e^{-\alpha D} \tag{II.7}$$

$$f(D) = \alpha e^{-\alpha D} \tag{II.8}$$

Nous appelons ce modèle « modèle exponentiel » car la distribution de la probabilité de présence d'un DMH sur un arbre suit une distribution exponentielle.

Le modèle de Weibull

La distribution exponentielle est en fait un cas particulier d'une famille de distributions appelée distribution de Weibull. Le cas général considère que $h(D)$ a la forme d'une fonction proportionnelle à une puissance réelle du diamètre de l'arbre porteur, comme indiqué dans l'équation (II.9).

$$\boxed{h(D) = \alpha D^\beta} \quad \forall (\alpha, \beta) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \tag{II.9}$$

Si l'on réalise un changement de variable $\beta = k - 1$ et $\alpha = \frac{k}{\lambda^k}$, on obtient l'équation (II.10) qui est la densité de probabilité de la distribution de Weibull.

$$f(D) = \frac{k}{\lambda} \left(\frac{D}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-\left(\frac{D}{\lambda}\right)^k} \quad \forall (\lambda, k) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \tag{II.10}$$

Nous avons donc :

$$\boxed{h(D) = \frac{k}{\lambda} \left(\frac{D}{\lambda}\right)^{k-1}} \tag{II.11}$$

Dans le modèle exponentiel, vu précédemment, nous considérons $k = 1$ et $\lambda = \frac{1}{\alpha}$. Dans la suite de ce rapport, nous utiliserons les notations de l'équation (II.10).

Le tableau II.3 résume les différents modèles considérés. La distribution de Rayleigh correspond à une distribution de Weibull avec $k = 2$. Le modèle associé est intéressant puisqu'il correspond à un taux d'apparition d'un DMH proportionnel au diamètre.

Modèles	λ	k	$h(D)$
Exponentiel	à déterminer	1	$\frac{1}{\lambda}$
Rayleigh	à déterminer	2	$\frac{2}{\lambda^2} D$
Weibull	à déterminer	à déterminer	$\frac{k}{\lambda} \left(\frac{D}{\lambda}\right)^{k-1}$

TABLE II.3 – *Distributions et modèles étudiés*

La théorie de l'analyse des données de survie nous permet de relier les données de présence de DMHs à un modèle complet de production. L'ensemble du modèle repose sur une fonction simple et facilement interprétable $h(D)$ appelée la fonction de « risque instantanée », elle représente la probabilité d'apparition du premier DMH pour chaque arbre.

II.3 Estimation des paramètres

Le lien entre nos données et le modèle théorique que nous venons d'exposer est établi au travers d'une modélisation statistique. Au vu de la forme des fonctions et du type de données dont nous disposons, une approche utilisant la vraisemblance des observations semble tout indiquée.

L'utilisation des statistiques bayésiennes nous permet d'utiliser cette approche dans un cadre théorique rigoureux et flexible.

Afin d'illustrer l'approche et les différents concepts présentés, nous considérons ici un modèle simple dans lequel la probabilité d'apparition d'un DMH est uniquement liée au diamètre nous le notons : $P_{DMH} = f(DBH)$.

II.3.1 Calcul de la vraisemblance

La variable aléatoire DMH (la présence d'au moins un DMH) est la réalisation d'une d'une épreuve de Bernoulli :

$$DMH|D, \lambda, k \sim \text{Bern}(F(D|\lambda, k)) \quad (\text{II.12})$$

$$\text{avec } F(D) = 1 - e^{-\left(\frac{D}{\lambda}\right)^k} \quad (\text{II.13})$$

$$\text{et } DMH \in \llbracket 0; 1 \rrbracket \quad (\text{II.14})$$

La vraisemblance des données de présence de DMHs est :

$$p(DMH|D, \lambda, k) = \prod_{i=1}^N \text{Bern}(DMH_i|F(D_i|\lambda, k)) \quad (\text{II.15})$$

$$\text{avec } N \text{ le nombre d'arbres} \quad (\text{II.16})$$

$$p(DMH|D, \lambda, k) = \prod_{i=1}^n \left(1 - e^{-\left(\frac{D_i}{\lambda}\right)^k}\right) \prod_{i=n+1}^N e^{-\left(\frac{D_i}{\lambda}\right)^k} \quad (\text{II.17})$$

$$\text{avec } n \text{ le nombre d'arbres ayant au moins un DMH} \quad (\text{II.18})$$

Nous pouvons maintenant calculer les estimations des paramètres par échantillonnage de Gibbs.

II.3.2 Analyse par inférence bayésienne

Nous utilisons les statistiques bayésiennes. Les paramètres que nous estimons ne sont pas considérés comme ayant une valeur fixe, mais comme suivant une distribution. C'est cette distribution, appelée distribution a posteriori que nous cherchons à obtenir. D'après le théorème de Bayes, la probabilité a posteriori d'une valeur de paramètre est proportionnelle au produit de la probabilité qu'il vaille cette valeur, par la vraisemblance d'observer les données avec cette valeur de paramètre. Cette relation est explicitée dans l'équation (II.19).

Nous devons renseigner une distribution a priori pour chaque paramètre en fonction des informations dont nous disposons.

Les lois a priori

Après avoir fixé k , nous cherchons à déterminer $p(\lambda|DMH, D)$ la densité de la loi a posteriori jointe de λ . D'après le théorème de Bayes :

$$p(\lambda|DMH, D) \propto p(DMH|\lambda, D)p(\lambda) \quad (\text{II.19})$$

Où $p(DMH|\lambda, D)$ et la vraisemblance des données par rapport au modèle, et $p(\lambda)$ et la distribution a priori de λ . Cette distribution doit être conforme aux informations que nous connaissons sur ce paramètre. Nous savons qu'il est strictement positif. C'est pourquoi nous lui attribuons une distribution a priori Gamma.

$$\lambda \sim \Gamma(r, \mu)$$

Les valeurs de r et μ sont fixées à partir des informations que nous connaissons sur les DMHs. Afin de donner un poids faible aux lois a priori, nous utilisons une loi ayant une variance élevée. Nous fixons les valeurs de r et μ tel que $\bar{\lambda} = 100$ et que $\text{Var}(\lambda) = 500$. Ces valeurs ont été obtenues en cherchant à obtenir des distributions cohérentes avec les études précédentes (notamment LARRIEU, CABANETTES et DELARUE (2012)).

Dans le cas du modèle de Weibull, nous utilisons le même raisonnement. Nous recherchons à déterminer les distributions a posteriori :

$$\begin{aligned} p(\lambda | DMH, D, k) &\propto p(DMH | k, D)p(\lambda) \\ p(k | DMH, D, \lambda) &\propto p(DMH | \lambda, D)p(k) \end{aligned}$$

Nous utilisons les distributions a priori :

$$\begin{aligned} \lambda &\sim \Gamma(r_\lambda, \mu_\lambda) \\ k &\sim \Gamma(r_k, \mu_k) \end{aligned}$$

Tel que :

$$\begin{array}{ll} \bar{\lambda} = 100 & \text{Var}(\lambda) = 500 \\ \bar{k} = 2 & \text{Var}(k) = 4 \end{array}$$

Méthode de Monte-Carlo et chaîne de Markov (MCMC)

La distribution a posteriori intègre des informations provenant des observations d'une part et des distributions a priori d'autre part.

Dans notre cas cette distribution est obtenue en utilisant le logiciel WinBUGS (LUNN et al., 2000). Ce logiciel utilise des algorithmes basés sur l'utilisation de la méthode de Monte-Carlo et des chaînes de Markov, notamment la méthode d'échantillonnage de Gibbs et l'algorithme de Metropolis Asting (CLARK, 2007). Ces méthodes fonctionnent de manière itérative. Elles échantillonnent l'espace des paramètres de manière aléatoire en partant d'un ensemble de valeurs initiales et en effectuant des sauts successifs qui dépendent de la probabilité a posteriori des combinaisons rencontrées. Après un grand nombre d'itérations, la distribution des combinaisons testées converge vers la distribution a posteriori des paramètres. Elles utilisent donc la distribution a priori et les observations au travers de la fonction de vraisemblance qui intervient dans le calcul de la probabilité a posteriori (cf. l'équation (II.19)). Afin de disposer de distributions fiables, il est important de s'assurer de la convergence des algorithmes. Les paramètres d'entrées que nous avons utilisés ainsi que la méthode d'analyse de la fiabilité de la distribution obtenue sont indiqués en annexe D.

II.3.3 Utilisation d'intervalles

En modélisation, et plus généralement en statistique, il est commode d'utiliser des intervalles liés à ce que l'on estime ou ce que l'on prédit. Afin de présenter un raisonnement clair et précis,

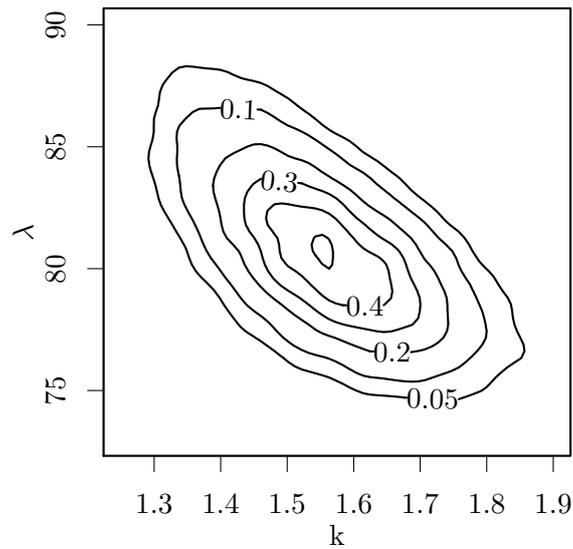


FIGURE II.1 – *Surface de crédibilité bayésienne* pour les paramètres du modèle de Weibull. Les courbes représentent la densité de la distribution des quantiles de la distribution jointe, les valeurs indiquées correspondent aux valeurs des quantiles.

il m'a semblé utile de définir les différents intervalles que nous utiliserons dans ce rapport, les définitions sont présentées en annexe C. Les définitions et méthodes de calcul présentées sont inspirées des ouvrages de GOTELLI et al. (2004) et de CLARK (2007).

Intervalle de crédibilité bayésien

À partir de la distribution a posteriori des paramètres, il est possible de calculer des quantiles. Les quantiles 2,5% et 97,5% correspondant aux valeurs a et b correspondent à un intervalle tel que $P(a < \Theta < b) = 95\%$ avec Θ la variable aléatoire réelle décrivant la valeur du paramètre considéré. Selon CLARK (ibid.) cet intervalle est l'intervalle de crédibilité bayésien à 95%. Dans le cas d'un modèle ayant plus d'un paramètre, il est nécessaire de considérer des couples liés de paramètres, nous pouvons alors représenter **la surface de crédibilité bayésienne**.

Pour le modèle exponentiel et pour le modèle de Rayleigh, les bornes de cet intervalle sont présentées dans le tableau II.4. Pour le modèle de Weibull, nous avons représenté la surface de crédibilité dans la figure II.1. En effet, les paramètres λ et k ne sont pas indépendants. Le simple calcul de leurs quantiles amènerait à une interprétation erronée.

	2,5 %	50 %	97,5 %
Exponentiel	88,3	96,4	105,5
Rayleigh	72,5	75,9	79,5

TABLE II.4 – *Intervalles de crédibilité bayésiens sur λ pour les modèles exponentiel et de Rayleigh, cet intervalle correspond aux quantiles 2,5 % et 97,5 %.*

Il est intéressant de remarquer ici l'étendue de l'intervalle dans le tableau II.4. Le paramètre du modèle exponentiel a une distribution très étalée, celui du modèle de Rayleigh a une distribution plus « ramassée ». Cette première observation indique une forte variabilité du premier modèle.

La figure II.1 est quant à elle révélatrice du lien entre les paramètres λ et k . Les quantiles 2,5 % et 97,5 % de λ sont proches de 74 et 87 respectivement, ceux de k sont proches de 1,3 et 1,8. Cependant, ces valeurs méritent une interprétation plus fine. Pour une valeur de k de 1,6, l'intervalle de crédibilité bayésien à 95 % sur λ est proche de [75 ; 85], pour une valeur de

k de 1,4 cet intervalle est proche de [77 ; 87]. Nous remarquons une dissymétrie de la surface de crédibilité bayésienne à 95 %, la distribution de k est plus étalée que celle de λ . Ce phénomène révèle la difficulté d'estimer correctement un paramètre exposant. **Nous venons de montrer ici l'importance de considérer la surface de crédibilité bayésienne et non les intervalles de crédibilité bayésiens sur chaque paramètre.**

L'intervalle ou la surface de crédibilité bayésien est un outil utile pour comparer deux modèles ayant le même nombre de paramètres. Cependant, il ne nous permet pas de comparer aisément des modèles au nombre de paramètres différents. Dans notre cas, il n'est pas aisé de comprendre quel impact un intervalle de crédibilité plus au moins grand aura sur les prédictions des différentes fonctions du modèle.

Intervalle de prédiction

L'intervalle de prédiction n'est pas un intervalle sur les paramètres, mais sur les résultats des modèles.

Dans notre cas, nous le calculons en tirant 1000 couples de paramètres dans les distributions a posteriori obtenues par MCMC. Ces 1000 couples (λ, k) sont utilisés pour calculer 1000 fois les valeurs des fonctions $F(D)$, $f(D)$ et $h(D)$ en utilisant un vecteur des diamètres de valeurs allant de 0 à 150 cm par pas de 1 cm. L'intervalle de prédiction est obtenu en calculant les quantiles 2,5 % et 97,5 % pour chaque valeur du vecteur des diamètres. Ces intervalles sont représentés dans la figure II.2.

Nous utilisons également un intervalle de prédiction sur les classes de diamètre, son utilisation est développée en II.4.1.

Nous remarquons sur la figure II.2 que pour l'ensemble des modèles et l'ensemble des fonctions les intervalles de prédictions sont de tailles assez faibles. Ceci témoigne d'une bonne capacité prédictive des modèles.

En analysant cette figure de plus près, nous remarquons que l'intervalle de prédiction sur la fonction de probabilité de présence $F(D)$ est faible. Ceci s'explique par les contraintes existantes sur cette fonction :
$$\begin{cases} F(0) = 0 \\ \lim_{D \rightarrow +\infty} F(D) = 1 \end{cases}$$
 . Cependant, la faible taille de cet intervalle pour toutes les valeurs de diamètre révèle la bonne capacité de prédiction des modèles concernant la probabilité de présence d'au moins un DMH.

Les observations concernant la probabilité d'apparition instantanée du premier DMH $f(D)$, sont similaires. Cette fonction a pour contrainte $\lim_{D \rightarrow +\infty} f(D) = 0$, d'où les faibles intervalles observés dans les gros diamètres.

Les informations les plus importantes qu'apporte cet intervalle sont liées à la fonction de « risque instantané » $h(D)$ pour le modèle de Weibull et de Rayleigh. L'étendue de cet intervalle est forte pour les arbres de gros diamètre, ceci s'explique par le peu d'individus ayant cette caractéristique dont nous disposons dans notre échantillon. Dans le cas du modèle de Weibull, nous remarquons une augmentation de l'étendue de l'intervalle de confiance dans les faibles diamètres, suivi d'une diminution de l'étendue de cet intervalle autour de 40 et 50 cm, avant d'augmenter de manière forte. La forme de la fonction de risque instantané du modèle de Weibull reflète les variations de capacité prédictive du modèle dues à notre échantillon. En effet, notre échantillon est également caractérisé par un faible nombre d'arbres de diamètre inférieur à 30 cm et par un très grand nombre d'arbres de diamètre compris entre 40 et 60 cm.

D'une manière générale, nous remarquons que les intervalles de prédiction pour les fonctions du modèle de Weibull sont plus étendus. Ceci s'explique par l'ajout d'un paramètre supplémentaire. Le paramètre k , appelé coefficient de forme, intervient en exposant, une faible variation de ce paramètre induit donc une déformation de la réponse et donc une forte variabilité. De plus, l'estimation des paramètres intervenants en exposant est généralement plus difficile à réaliser.

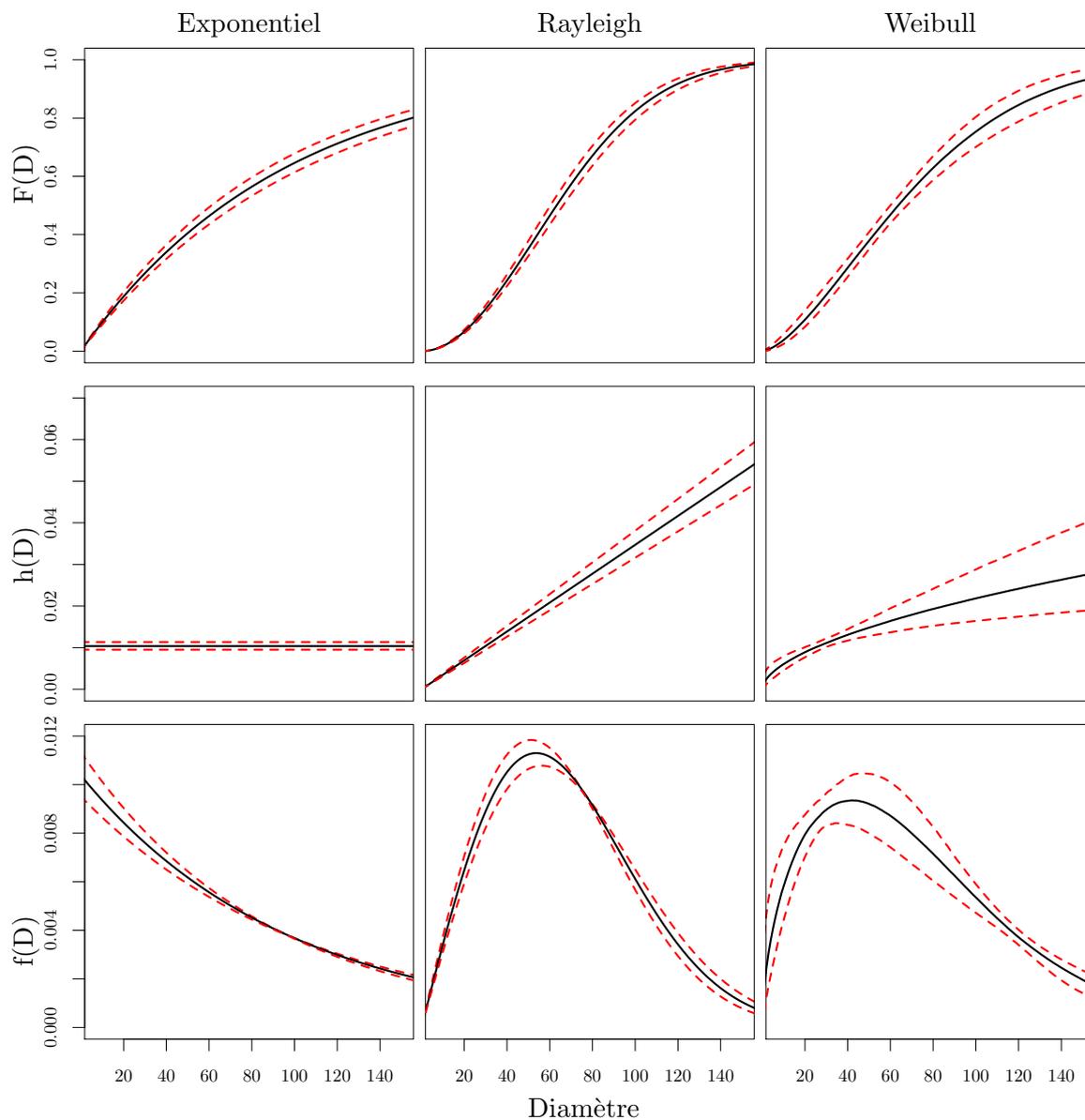


FIGURE II.2 – *Intervalles de prédiction des différents modèles en fonction du diamètre en cm. Les lignes en pointillés correspondent aux bornes de l'intervalle de prédiction à 95%, la ligne pleine correspond à la prédiction médiane. $F(D)$ correspond à la probabilité de produire au moins un DMH avant d'atteindre le diamètre D ; $h(D)$ est la probabilité d'apparition d'au moins un DMH au cours d'un accroissement dD ; $f(D)$ est la probabilité d'apparition du premier DMH au cours d'un accroissement dD .*

L'intervalle de prédiction et sa représentation graphique permettent d'évaluer et de comparer les capacités prédictives des modèles. Cependant, une **méthode quantitative** d'évaluation de leurs capacités prédictives est nécessaire. Ces intervalles ne permettent pas d'évaluer l'ajustement du modèle aux données.

II.4 Ajustement et évaluation des modèles

II.4.1 Ajustement des modèles

Nous souhaitons ici comparer les valeurs modélisées aux valeurs observées. Afin de disposer d'un moyen de comparaison, nous groupons les arbres mesurés par classe de diamètre de 10 cm. Au sein de ce groupe, la fréquence des arbres porteurs d'au moins un DMH au sein d'une classe de diamètre est un estimateur de la probabilité qu'un arbre appartenant à cette classe de diamètre porte au moins un DMH.

Pour chaque modèle, nous calculons les intervalles de prédiction par classe de diamètre à partir des diamètres observés. Pour cela, nous utilisons notre population d'arbres observée. Un couple de paramètres est tiré aléatoirement dans la distribution a posteriori obtenue par échantillonnage de MCMC. Nous utilisons ces paramètres pour calculer la probabilité de présence d'au moins un DMH pour chaque arbre de notre population, en utilisant les formules explicitées en dans la section II.2.3. Nous réalisons ensuite une épreuve de Bernoulli permettant de simuler la présence ou l'absence de DMH sur chaque arbre. Puis, nous calculons la proportion des arbres porteurs d'au moins un DMH dans chaque classe de diamètre. Nous répétons ces calculs un grand nombre de fois (dans notre cas 1000).

Le calcul des quantiles 2,5 % et 97,5 % de chaque classe de diamètre correspond à l'intervalle de prédiction pour chaque classe de diamètre. Ces intervalles sont représentés dans la figure III.3.

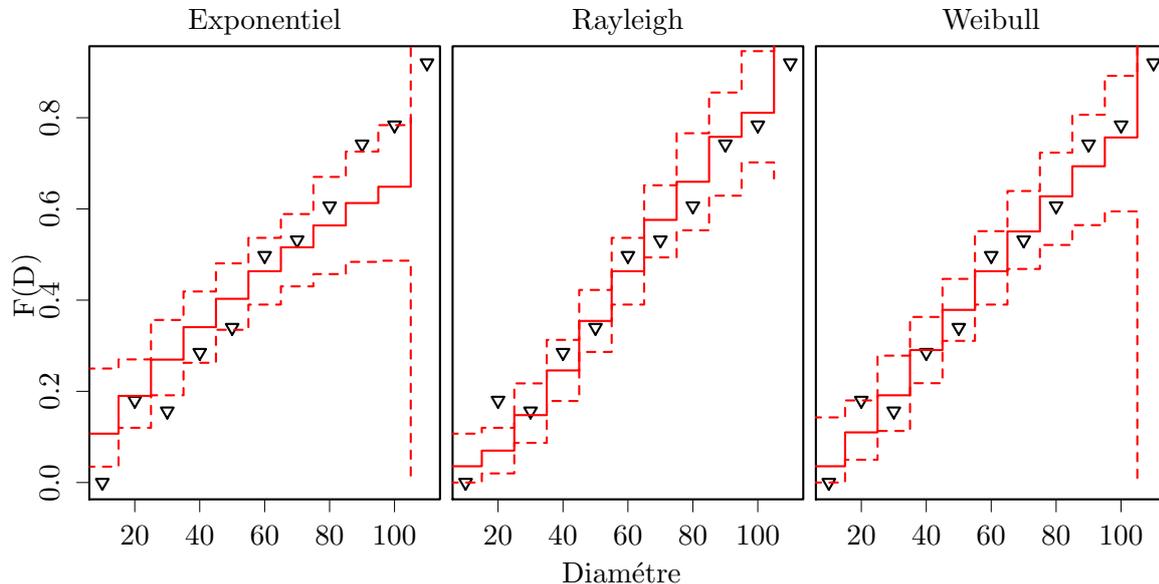


FIGURE II.3 – *Comparaison entre les valeurs prédites et les observations.* Les triangles représentent les moyennes de la fréquence des arbres porteurs de DMHs observés au sein d'une classe de diamètre. Les lignes pointillées représentent les bornes de l'intervalle de prédiction à 95% par classe de diamètre. La ligne continue représente la valeur médiane des prédictions. Au delà de 100 cm de diamètre les valeurs sont regroupées.

Nous observons dans la figure III.3 pour tous les modèles, une étendue maximale de l'intervalle de prédiction pour les diamètres les plus élevés. Cela provient du faible nombre d'arbres de ces

diamètres, l'estimation de la probabilité de présence d'arbre porteur de DMHs dans ces classes de diamètre est mauvaise.

Nous observons cependant une nette différence d'ajustement des données aux modèles entre le modèle exponentiel et les modèles de Rayleigh et de Weibull. Le modèle exponentiel sous-estime la probabilité de présence des arbres porteurs de DMHs dans les classes de diamètre comprises entre 20 et 30 cm de diamètre, elle la sous-estime au-delà de 90 cm.

Ici encore le problème de quantification de l'ajustement des modèles se pose. Cette démarche ne permet pas de départager les modèles de Rayleigh et de Weibull.

II.4.2 Évaluation de la capacité prédictive des modèles

Nous allons utiliser ici une méthode qui s'appuie sur les prédictions des modèles. L'idée est de calculer des indices permettant de mesurer l'aptitude du modèle à recréer les données utilisées pour le construire. Cette approche est développée par (CLARK, 2007). Pour des raisons d'homogénéité dans la suite de l'analyse, nous adaptons les indices en divisant par le nombre d'individus dans l'échantillon considéré.

$$G_m = \sum_{i=1}^N \frac{(y_{obs_i} - \overline{y_{simul_i}})^2}{N}$$

$$P_m = \sum_{i=1}^N \frac{\text{Var}(y_{simul_i})}{N}$$

$$D_m = G_m + P_m$$

avec N le nombre d'arbres,

y_{obs_i} la valeur observée de présence (1) ou absence (0) de DMH pour l'arbre i ,

et $\overline{y_{simul_i}} = \sum_{j=1}^S \frac{y_{simul_{i,j}}}{S}$, où S est le nombre de simulations réalisées (dans notre cas $S = 1000$).

Nous utilisons les données simulées selon la méthode expliquée dans la section II.4.1 sans prendre en compte le regroupement par classe de diamètre.

G_m évalue la capacité du modèle à prédire des valeurs proches de celles observées.

P_m évalue la variabilité des prédictions du modèle.

	Exponentiel	Rayleigh	Weibull
Gm	0,209	0,206	0,205
Pm	0,225	0,191	0,206
Dm	0,434	0,397	0,411

TABLE II.5 – *Critères de comparaison des modèles, leurs définitions sont indiquées plus haut. Nous considérons que plus les indices sont faibles, plus les capacités prédictives du modèle sont bonnes.*

Les valeurs de ces indices pour les trois modèles étudiés sont indiquées dans le tableau II.5. Nous remarquons que le modèle de Rayleigh est le plus performant à la fois en terme de prédiction et de variabilité, le modèle de Weibull est très proche de ce modèle en terme de prédiction, mais est fortement pénalisé par sa variabilité. Le modèle exponentiel est quant à lui loin derrière ces deux modèles. Ces conclusions sont cohérentes avec les observations précédentes. La faible performance du modèle considérant une production de DMH constante, quel que soit le diamètre de l'arbre, nous permet de conclure à **un lien entre le processus de production des DMHs et le diamètre des arbres.**

Bilan

Nous avons montré que **la théorie de l'analyse des données de survie permet de modéliser la probabilité qu'un arbre porte au moins un DMH**. Le modèle ainsi développé permet ensuite d'**extraire un processus de production de DMH**. Nous pouvons donc utiliser cette approche pour déduire un processus diachronique à partir d'observations synchroniques.

La probabilité de présence d'un DMH sur un arbre est liée au diamètre de l'arbre, cette conclusion est en accord avec les études précédentes (VUIDOT et al., 2011 ; LARRIEU et CABANETTES, 2012). Pour aller plus loin, nous pouvons affirmer que **les distributions observées témoignent d'un processus de production lié au diamètre**.

L'utilisation de statistiques bayésiennes permet de disposer d'une méthode d'analyse cohérente et souple qui prend bien en compte la variabilité du phénomène. Cependant, cette approche nécessite l'utilisation de **méthode d'évaluation des modèles** inhabituels en statistiques classiques. Les méthodes graphiques de représentation des intervalles et les méthodes de calcul de la capacité prédictive nous permettent de comparer différents modèles.

Dans la suite nous allons utiliser cette approche afin d'étudier des modèles plus complets prenant en compte l'espèce des arbres ou des effets climato-géographiques.

Chapitre III

Étude des covariables

Dans le chapitre précédent, nous avons exposé la méthode de modélisation que nous suivons. Nous avons également montré qu’une fonction de production de dendromicrohabitat proportionnel à une fonction réelle du diamètre permet de prédire les présences de dendromicrohabitat observées et d’en déduire un processus de production.

Dans ce chapitre, nous cherchons à construire un modèle plus complet. Nous nous intéressons aux autres variables qui peuvent avoir un effet sur la dynamique des dendromicrohabitats. Dans un premier temps, nous nous intéressons à la mise en évidence de l’influence de l’espèce des arbres porteurs, puis nous cherchons à comprendre si cette dynamique est influencée par des effets locaux. Ce dernier point sera analysé au travers de la prise en compte de la localisation des différents massifs forestiers.

Les scripts R utilisés pour les analyses dans la section III.1 sont disponibles via le site GitHub¹.

Les valeurs caractéristiques des distributions a posteriori obtenues dans ce chapitre sont fournies en annexe E.

III.1 L’effet essence

Comme nous l’avons indiqué dans le chapitre I les études précédentes ont mis en évidence le lien entre le diamètre des arbres et la probabilité de présence ainsi que le nombre de dendromicrohabitats par arbre. D’autres auteurs (VIDOT et al., 2011 ; LARRIEU et CABANETTES, 2012 ; LARRIEU, CABANETTES et DELARUE, 2012 ; LARRIEU, CABANETTES, BRIN et al., 2014) ont également montré des effets significatifs de l’essence des arbres porteurs. Il paraît intéressant de rechercher si ce lien apparaît dans notre processus dynamique de création des dendromicrohabitats.

Les données que nous utilisons comprennent 891 sapins pectinés, 248 hêtres et 70 arbres d’autres essences, feuillue ou résineuse. Au sein des arbres « divers », 37 ont des dendromicrohabitats. Le déséquilibre d’échantillonnage entre les essences est un réel problème pour le calibrage de notre modèle.

Au vu des résultats des études précédentes et de la base de données dont nous disposons, il nous semble judicieux d’étudier ici l’effet des groupes d’essences **résineuses** et **feuillues** au lieu de considérer des effets spécifiques.

1. <https://github.com/CyrillePu/DynDendroHab.git>

III.1.1 Le modèle étudié

La probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat peut être écrite sous la forme.

$$h(D) = \frac{k_i}{\lambda_i} \left(\frac{D}{\lambda_i} \right)^{k_i-1} \quad \forall i \in \mathbb{N}, \lambda_i \in (\mathbb{R}_+^*)$$

avec λ_i et k_i respectivement le coefficient d'échelle et le coefficient de forme associés à l'essence i .

Nous notons ce modèle $P_{dmh} = f(DBH; \text{Groupe d'Essences})$.

III.1.2 Validation des modèles

La méthode suivie pour déterminer les distributions a posteriori des paramètres est celle exposée dans la section II.3.2. Les distributions a priori des paramètres sont des lois Gamma de paramètres identiques à ceux indiqués dans la section II.3.2. Avant de procéder aux analyses qui suivent, nous avons vérifié la convergence des algorithmes utilisés. Les paramètres utilisés ainsi que les valeurs de sorties de WinBUGS sont fournis en annexe D.

Distribution des paramètres

La figure III.1 montre les distributions marginales a posteriori des λ_i pour une distribution des probabilités de présence suivant une loi de Rayleigh. Nous remarquons que les distributions marginales a posteriori des paramètres séparent de manière très nette les deux groupes d'essences étudiés. Les feuillus ont un λ inférieur à celui des résineux. Ceci témoigne d'une production de dendromicrohabitat plus dynamique chez les feuillus.

La figure III.2 permet d'observer les surfaces de crédibilité bayésiennes des paramètres pour les feuillus et pour les résineux. Comme nous l'avons observé dans la section II.3.3, les distributions sont « étroites », ce qui témoigne d'un bon ajustement du modèle aux données. Nous remarquons cependant que les distributions des paramètres des résineux sont plus étalées. Ce phénomène est étonnant au vu du nombre d'individus résineux dont nous disposons dans la base de données. Ceci témoigne d'une variabilité interne plus importante chez les résineux que chez les feuillus.

La comparaison de figures III.1 et III.2 nous permet de remarquer que l'ajout d'un paramètre au modèle ne dégrade que très faiblement les intervalles de crédibilités sur les paramètres λ_i . Comme dans la section II.3.3 nous remarquons une dissymétrie de la distribution jointe des paramètres pour les résineux. La séparation entre les surfaces de crédibilité de chaque groupe d'essence met en évidence la différence entre les processus. Non seulement l'échelle est différente (le paramètre λ_i), mais la forme de la dynamique est également différente (le paramètre k_i). L'impact des paramètres sur les fonctions caractéristiques sera analysé au travers de la figure III.4. Ces intervalles de crédibilité et ces surfaces de crédibilité nous permettent de conclure à l'existence de processus de création des dendromicrohabitats différents entre les deux groupes d'essences considérés.

Probabilité de présence

D'après les valeurs des distributions a posteriori des paramètres pour le modèle de Rayleigh, la probabilité de présence d'un dendromicrohabitat sur un arbre de diamètre donné est plus élevée pour les feuillus que pour les résineux. Cependant, pour le modèle de Weibull, l'interaction entre le paramètre d'échelle et le paramètre de forme ne permet pas de conclure rapidement.

Nous utilisons la méthode de calcul décrite dans la section II.4.1 en prenant en compte l'essence de chaque arbre de notre population. En sortie, nous disposons pour chaque individu observé de 1000 simulations de présence de dendromicrohabitats pour chacun des modèles.

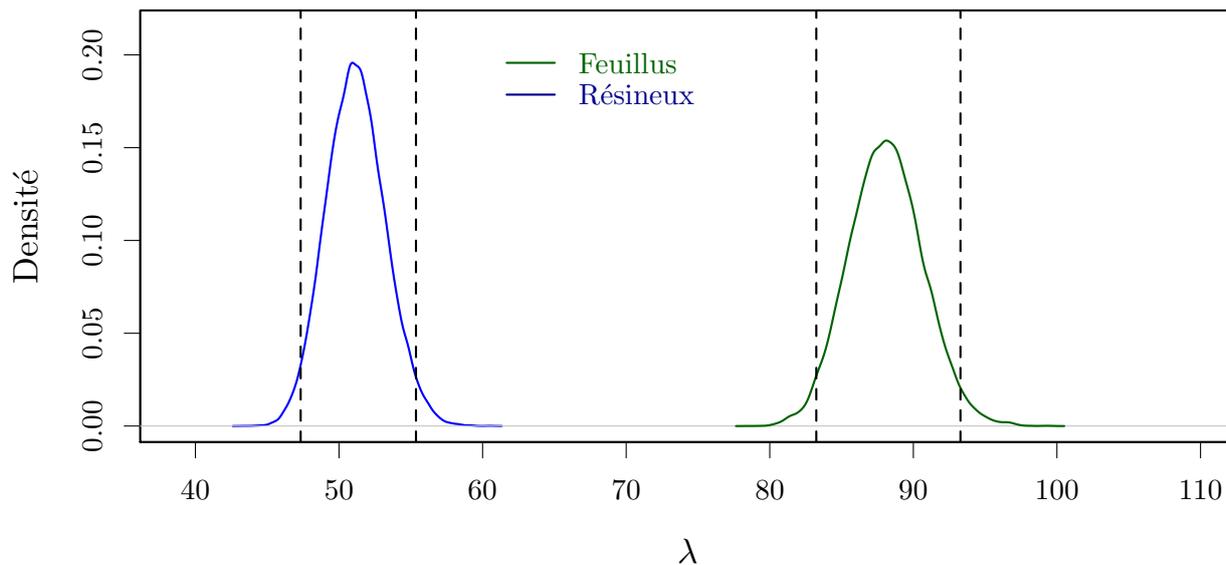


FIGURE III.1 – *Densité de distribution des λ_i pour le modèle de Rayleigh, les lignes en pointillés délimitent les intervalles de crédibilité à 95%*

Nous observons sur la figure III.3 l’ajustement des modèles aux observations regroupées par classe de diamètre. Comme nous l’avons exposé dans la section II.4.1, cette figure permet de comparer la probabilité de présence des arbres porteurs de dendromicrohabitats observée au sein d’une classe de diamètre, à la probabilité de présence simulée.

Une première interprétation rapide de ce graphique nous permet de remarquer que la distribution exponentielle s’avère mal ajustée au modèle pour les résineux, celles de Rayleigh et de Weibull semblent plus proches des observations.

Concernant les feuillus, la comparaison est plus difficile. Les trois modèles suivent globalement les observations, cependant nous remarquons que la distribution exponentielle conduit à des intervalles de prédiction très larges.

Les modèles provenant des distributions de Rayleigh et de Weibull semblent les mieux ajustés aux données. Pour ces deux modèles, la probabilité de présence d’un dendromicrohabitat sur un arbre de diamètre donné est plus grande pour un résineux que pour un feuillu. Afin de quantifier la précision et la variabilité de chaque modèle, il est nécessaire d’analyser leur ajustement à l’aide des critères de prédiction que nous avons définis dans la section II.4.2.

III.1.3 Apport de la variable essence et valeur prédictive des modèles

Le calcul des indicateurs

Nous utilisons les données simulées évoquées précédemment pour calculer les indices définis dans la section II.4.2.

	Exponentiel	Rayleigh	Weibull		Exponentiel	Rayleigh	Weibull
Gm	0,209	0,206	0,205	Gm	0,191	0,187	0,185
Pm	0,225	0,191	0,206	Pm	0,211	0,179	0,187
Dm	0,434	0,397	0,411	Dm	0,403	0,365	0,372

(a) $P_{dmh} = f(DBH)$

(b) $P_{dmh} = f(DBH ; Groupe\ d'Essences)$

TABLE III.1 – *Indices de capacité de prédiction des modèles.*

Nous obtenons le tableau III.1b, le tableau III.1a est indiqué afin de faciliter la comparaison, il

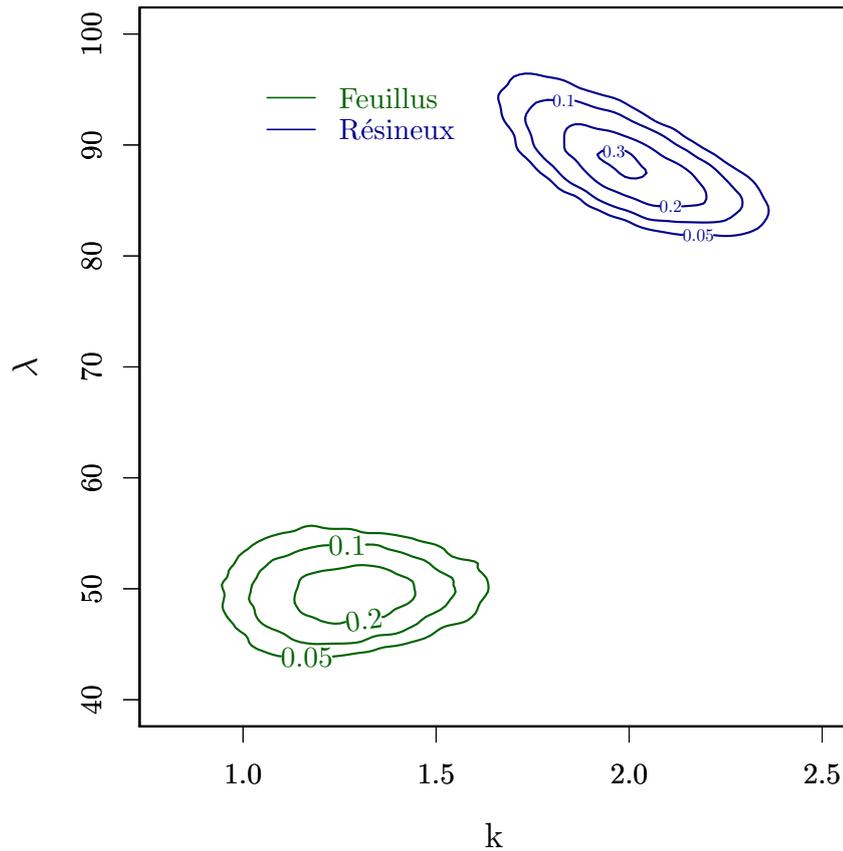


FIGURE III.2 – *Surface de crédibilité bayésienne pour le modèle de Weibull. Les quantiles 5%, 10% et 20% sont représentés par les courbes d'isodensité.*

correspond aux valeurs des indices des modèles exposés dans le chapitre II. L'ajout de la variable essence permet d'améliorer les prédictions du modèle, tant au niveau des valeurs prédites G_m , qu'au niveau de la variabilité des prédictions P_m . Comme dans le chapitre II, le modèle utilisant une distribution de Rayleigh pour les probabilités de présence des arbres à dendromicrohabitat donne les meilleures prédictions. Pour ce modèle $D_m = 0,365$, cette valeur est très proche de celle du modèle de « Weibull » $D_m = 0,372$. Le modèle exponentiel donne quant à lui des prédictions moins précises. Ceci confirme ce que nous avons observé sur la figure III.3.

Ces critères ne permettent pas de différencier les caractéristiques des modèles de Rayleigh et de Weibull.

Décomposition de l'apport de la variable essence

Nous pouvons porter une analyse plus fine sur l'effet de la variable essence. Pour cela, nous considérons les critères cités si dessus pour chaque essence. Nous obtenons les tableaux III.2a et III.2b.

Pour les deux groupes d'espèces, l'ajout de la variable essence permet d'améliorer la valeur prédictive du modèle. La comparaison des tableaux III.1a et III.1b montre bien pour tous les modèles une diminution de G_m cette diminution était attendue. L'ajout de cette variable permet de mieux prédire la présence de dendromicrohabitat sur les feuillus, comme le montre les tableaux III.2a et III.2b, alors que la diminution de G_m pour les résineux est beaucoup plus ténue. Cette différence s'explique par le déséquilibre de l'échantillon utilisé, notre population comprend 314 feuillus et 895 résineux. Le modèle global (modèle a) est donc fortement influencé par les résineux.

La diminution de P_m s'explique par un gain en prédiction due à la séparation dans notre population de deux groupes ayant des processus de création de dendromicrohabitats différents.

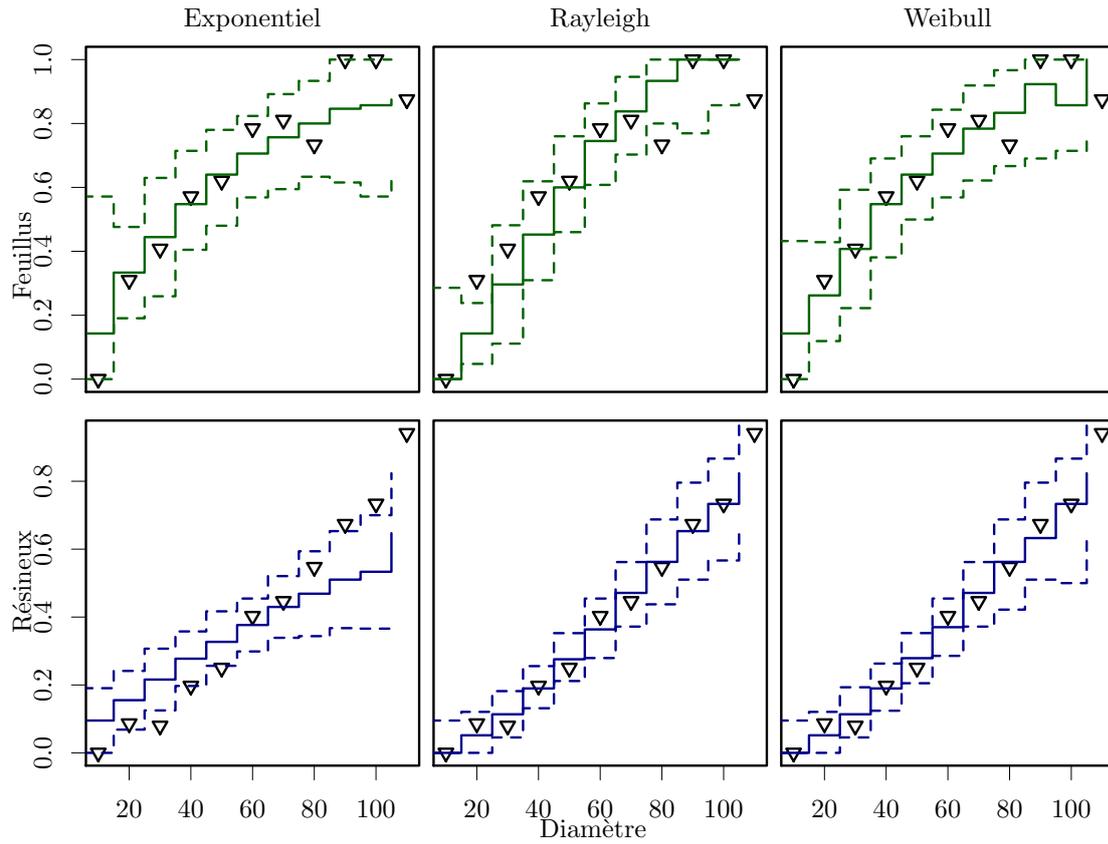


FIGURE III.3 – *Intervalles de prédiction à 95 % et observations par classe de diamètre. Au de là de 100 cm de diamètre les valeurs sont regroupées.*

	Exponentiel		Rayleigh		Weibull	
	Feuillu	Résineux	Feuillu	Résineux	Feuillu	Résineux
Gm	0,245	0,197	0,252	0,190	0,246	0,191
Pm	0,220	0,227	0,183	0,194	0,200	0,208
Dm	0,465	0,423	0,435	0,384	0,445	0,400

(a) $P_{dmh} = f(DBH)$

	Exponentiel		Rayleigh		Weibull	
	Feuillu	Résineux	Feuillu	Résineux	Feuillu	Résineux
Gm	0,190	0,192	0,194	0,184	0,188	0,184
Pm	0,206	0,213	0,162	0,185	0,193	0,185
Dm	0,395	0,405	0,356	0,368	0,381	0,369

(b) $P_{dmh} = f(DBH; \text{Groupe d'Essences})$

TABLE III.2 – *Décomposition des indices de capacité de prédiction des modèles par groupe d'essence*

La décomposition des critères permet de mettre en évidence la différence entre le modèle de Weibull et le modèle de Rayleigh. Cette différence provient des prédictions sur les feuillus. Le modèle de Weibull donne des prédictions plus proches des valeurs observées ($G_m = 0,188$ alors

que pour le modèle de Rayleigh ($G_m = 0,194$), cependant la variabilité de ce modèle est plus grande ($P_m = 0,193$ contre $P_m = 0,162$ pour le modèle de Rayleigh). Les faibles différences observées et le déséquilibre de l'échantillon utilisé pour la calibration ne permettent pas de conclure à la supériorité de l'un des deux modèles.

III.1.4 Des dynamiques contrastées

Comme nous l'avons indiqué, les modèles de Weibull et de Rayleigh donnent des résultats similaires concernant la probabilité de présence d'un dendromicrohabitat. Cependant, l'ajout du paramètre de forme dans le cas du modèle de Weibull a un sens écologique fort. C'est pourquoi il paraît judicieux de pousser l'analyse de ce modèle plus loin.

La figure III.4 décrit l'évolution des fonctions caractéristiques du modèle de Weibull en fonction du diamètre pour les résineux et pour les feuillus

La dynamique d'apparition des dendromicrohabitats ($h(D)$) chez les feuillus est significativement différente de celle des résineux.

Chez les résineux la probabilité d'apparition des dendromicrohabitats évolue de manière linéaire avec le diamètre. Au contraire, chez les feuillus cette probabilité augmente très rapidement dans les faibles diamètres, puis se stabilise. C'est pourquoi, dans les faibles diamètres la probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat est plus élevée chez les feuillus, puis entre 50 et 100 cm de diamètre, cette relation s'inverse, la probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat devient plus élevée chez les résineux que chez les feuillus.

Les intervalles de prédictions sont plus étendus pour les feuillus. Ceci peut provenir de la différence de taille des échantillons entre les deux groupes, mais aussi d'une hétérogénéité plus forte au sein du groupe feuillu, ou encore d'une variabilité intraspécifique plus forte chez les feuillus qu'au sein des résineux. Comme dans la partie précédente, nous remarquons que les incertitudes sur les prédictions sont d'autant plus fortes pour les diamètres les plus gros. Ceci peut également provenir de notre échantillon qui contient peu d'arbres de très gros diamètres, ou bien d'une plus forte variabilité de la présence des DMHs dans les gros diamètres.

Notons ici que si le modèle de Rayleigh et le modèle de Weibull sont très proches du point de vue de l'ajustement aux données, d'un point de vue pratique le modèle de Weibull semble mieux correspondre aux phénomènes pressentis. En effet, il n'est pas rare d'observer de très gros arbres de très bonne qualité technologique, sans aucun dendromicrohabitat, c'est d'ailleurs ce qui motive la sylviculture de gros bois de qualité. Nous pouvons donc penser que la probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat augmente plus rapidement dans les petits et moyens diamètres que dans les gros et très gros diamètres. Cette observation est cohérente avec les valeurs estimées des paramètres du modèle de Weibull pour les feuillus.

III.2 L'étude des effets spatiaux

III.2.1 Les sites d'étude

Comme nous l'avons indiqué précédemment, nous disposons de données issues de six forêts situées dans la partie centrale du massif pyrénéen. Ces forêts sont caractérisées par une absence de gestion depuis au moins 60 ans. Cependant, elles forment un échantillon hétérogène par leur situation géographique, leur composition et leur structure. Nous souhaitons ici explorer les possibles effets « sites » sur la dynamique des dendromicrohabitats. Ces effets peuvent être spatiaux (effets climatiques ou topographiques) ou dus aux caractéristiques des peuplements (effet de la surface terrière, de la densité, du mélange ...).

Les données topographiques présentées dans le tableau III.3 ont été extraites de la géolocalisation des placettes de mesure et du Modèle Numérique de Terrain. Une moyenne des valeurs par massif forestier a ensuite été calculée. Une carte de localisation des forêts ainsi qu'une description dendrométrique des massifs sont jointes en annexe A.

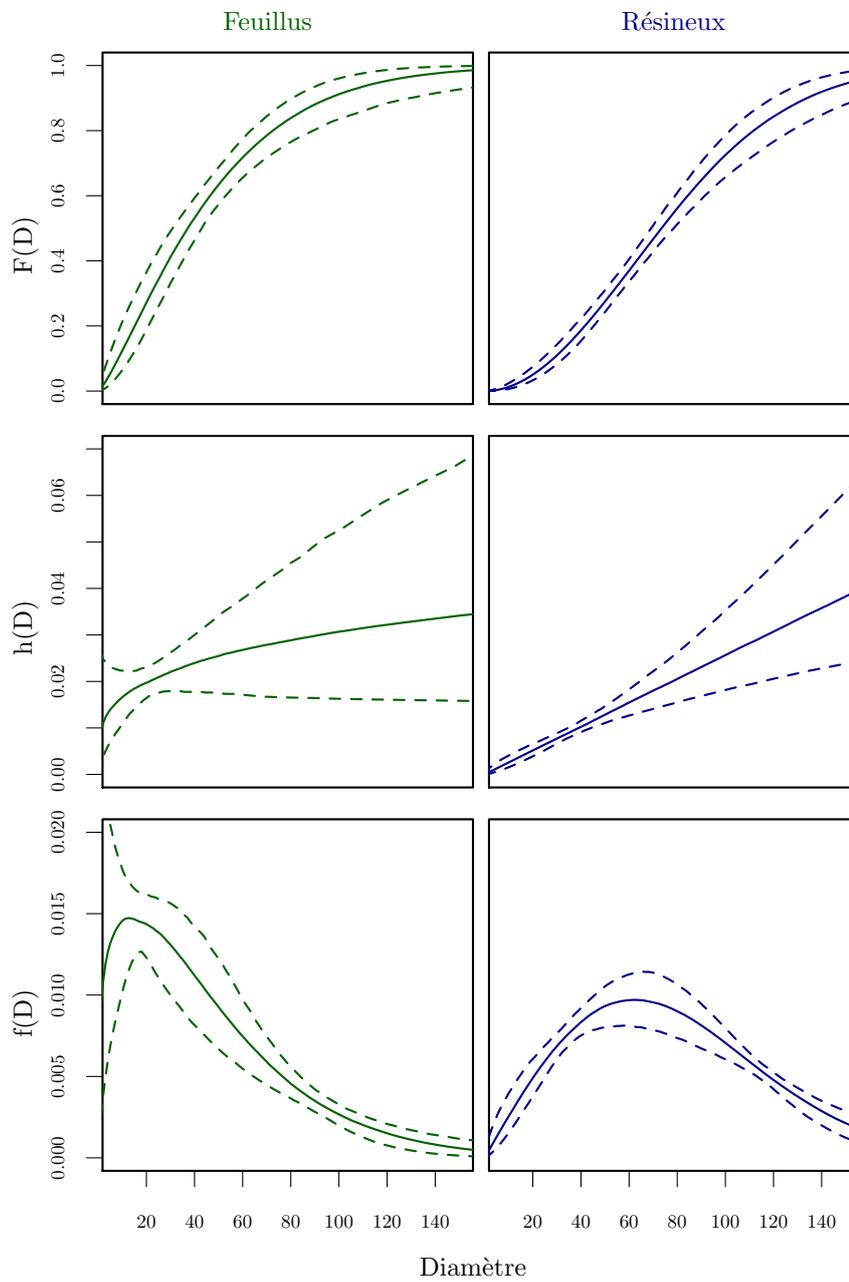


FIGURE III.4 – *Fonctions caractéristiques du modèle de Weibull pour les résineux et les feuillus, en fonction du diamètre en cm. $F(D)$ correspond à la probabilité de produire au moins un DMH avant d'atteindre le diamètre D ; $h(D)$ est la probabilité d'apparition d'au moins un DMH au cours d'un accroissement dD ; $f(D)$ est la probabilité d'apparition du premier DMH au cours d'un accroissement dD . Les courbes en pointillés matérialisent les limites de l'intervalle de prédiction à 95%, la courbe continue représente la médiane des prédictions.*

Massif	Altitude (m)	Pente (°)	Exposition (°)
Barada	1639	27	217
Bois Neuf	1728	35	342
Burat	1586	33	345
Cauterets	1374	37	130
Es Piches	1375	37	173
Plagnet de Ton	935	17	93

TABLE III.3 – *Caractéristiques topographiques des massifs forestiers*

La figure III.5 permet de détailler la répartition de la surface terrière entre les groupes d'essences par catégories de diamètre au sein des différents massifs forestiers.

Nous avons montré dans la section III.1 que la dynamique d'apparition des dendromicrohabitats est liée à l'espèce de l'arbre hôte (dans notre cas feuillu ou résineux). Le mélange entre ces groupes d'essences va donc jouer un rôle important dans la comparaison des sites.

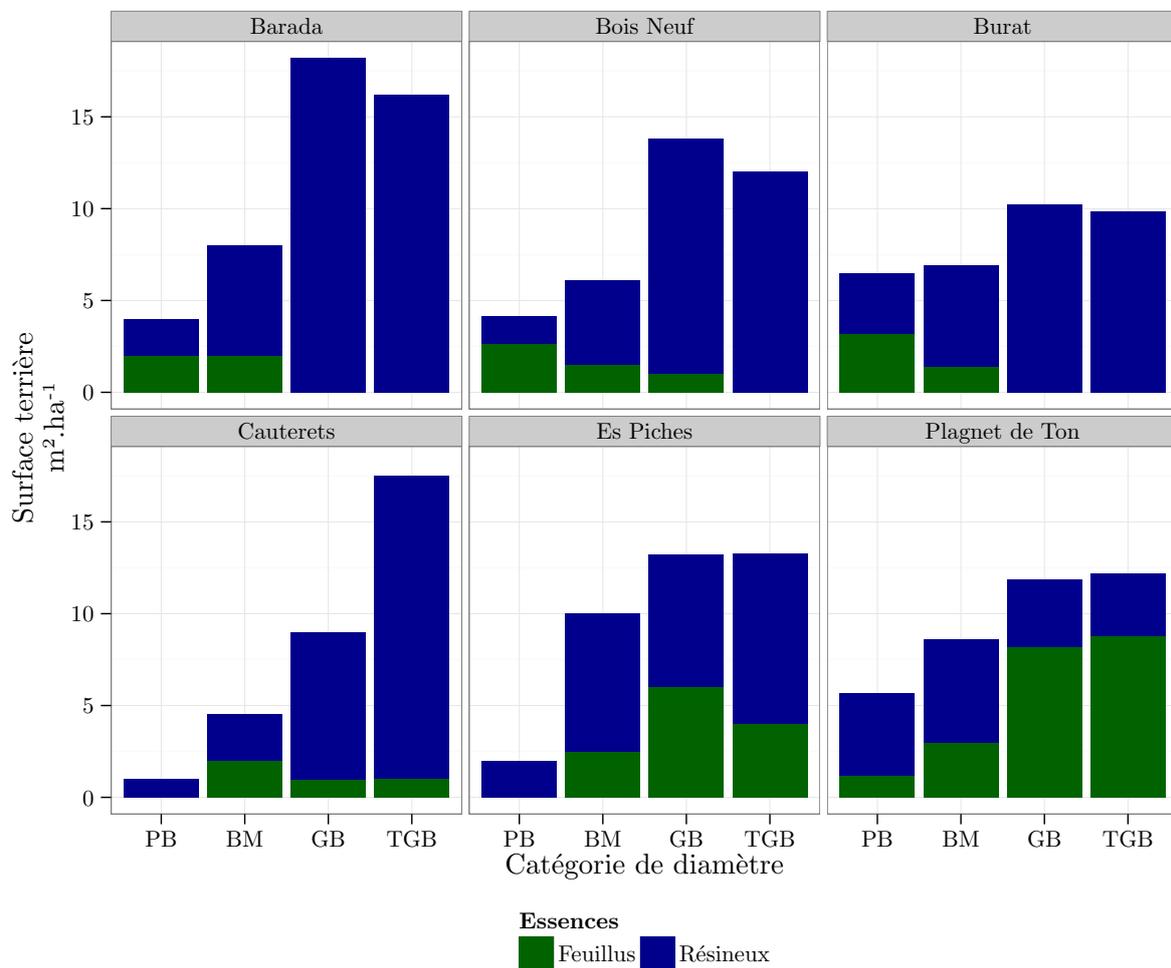


FIGURE III.5 – *Répartition de la surface terrière dans les différents sites par essence et par catégorie de diamètre. Les petits bois (PB) correspondent aux arbres de diamètre compris entre 17,5 et 27,5 cm, les bois moyens (BM) à ceux compris entre 27,5 et 42,5 cm, les gros bois (GB) à ceux compris entre 42,5 et 62,5 cm, les très gros bois (TGB) à ceux dont le diamètre est supérieur à 62,5 cm.*

III.2.2 La modification du modèle

Nous allons utiliser ici deux modèles. Le premier définit un λ propre à chaque massif étudié comme indiqué dans l'équation (III.1).

$$\boxed{h(D) = \frac{k}{\lambda_i} \left(\frac{D}{\lambda_i} \right)^{k-1}} \quad \lambda_i \in (\mathbb{R}_+^*) \quad (\text{III.1})$$

avec λ_i le coefficient d'échelle associé au massif forestier i .

Ce modèle est noté $P_{dmh} = f(DBH; Site)$.

Le second modèle prend en compte à la fois l'effet des sites, mais aussi celui des groupes d'essences feuillus ou résineux, il correspond à l'équation III.2.

$$\boxed{h(D) = \frac{k}{\lambda_{i,j}} \left(\frac{D}{\lambda_{i,j}} \right)^{k-1}} \quad \lambda_{i,j} \in (\mathbb{R}_+^*) \quad (\text{III.2})$$

avec $\lambda_{i,j}$ le coefficient d'échelle associé au massif forestier i et au groupe d'essence j .

Ce modèle est noté $P_{dmh} = f(DBH; Site; Groupe\ d'Essences)$.

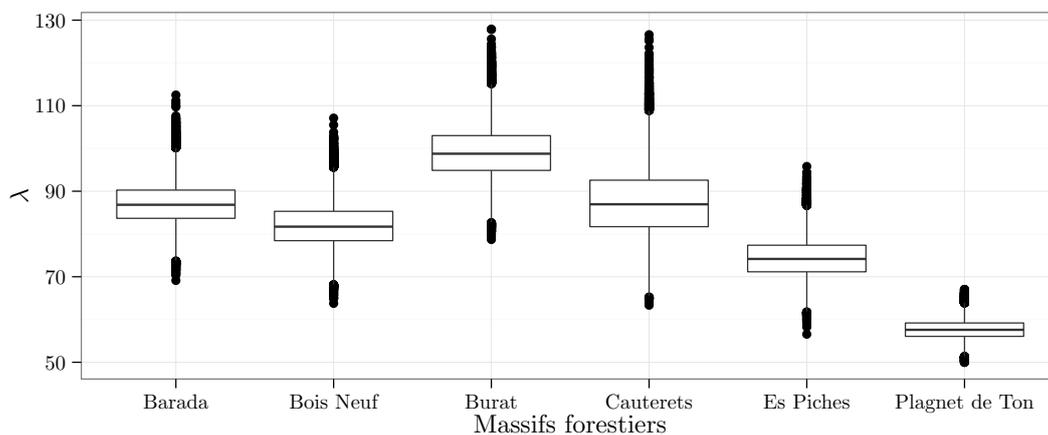
III.2.3 Analyse des modèles

La figure III.6a nous montre les distributions obtenues par MCMC des paramètres λ_i définis par l'équation (III.1). Nous remarquons qu'excepté Plagnet de Ton, les distributions ne sont pas significativement différentes. Nous observons une tendance : les arbres du massif de Burat ont la dynamique de production la plus faible, vient ensuite le groupe Barada, Bois neuf et Caunteret, puis nous observons une dynamique d'apparition plus forte pour Es Piches. Enfin, un massif se détache, montrant une dynamique d'apparition nettement plus forte que les autres : Plagnet de Ton.

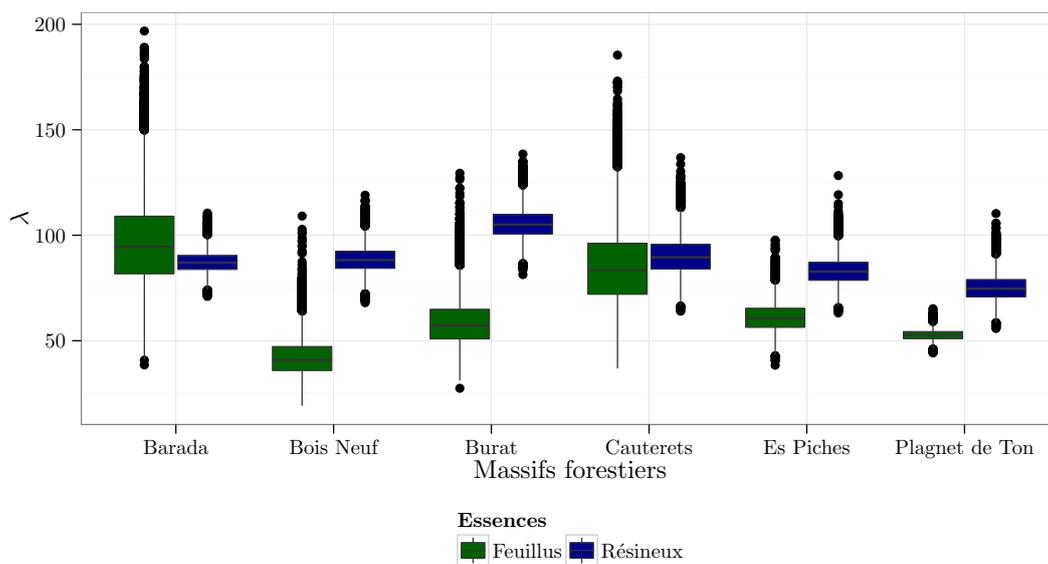
Les massifs forestiers qui ont une dynamique de production des dendromicrohabitats forte semblent caractérisés par une part importante de feuillus dans la surface terrière des gros bois et très gros bois, comme le montre la figure III.5. Ce type de résultat était attendu, en effet nous avons montré précédemment que la dynamique de création des dendromicrohabitats est d'autant plus forte sur les arbres feuillus. Il paraît important de mener l'analyse de manière plus fine en isolant « l'effet essence de l'effet site ».

La figure III.6b nous montre les distributions des paramètres du modèle de Rayleigh pour les arbres résineux et feuillus de chaque site. Elles sont obtenues en utilisant le modèle défini par l'équation (III.2). Ici, aucun site ne se distingue significativement. La tendance décrite ci-dessus semble absente. Dans notre échantillon la composition en essence de chaque massif permet d'expliquer le gradient de dynamique de production des dendromicrohabitats observé au sein de nos sites. Nous ne pouvons pas mettre en évidence d'effets topographiques.

Les données topographiques, présentées dans le tableau III.3, n'apportent rien à l'analyse. Il semblerait qu'un massif exposé au sud, à une altitude inférieure à 1000 m, ayant des pentes modérées soit plus favorable à une dynamique soutenue des dendromicrohabitats. En réalité, ce type de situation correspond à des mélanges d'essences distincts. Les zones élevées, exposées au nord sont plus favorables au développement des essences résineuses, tandis que celles exposées au sud à des altitudes plus faibles sont plus favorables au mélange d'essence. Cette séparation se confirme au travers de l'Analyse en Composantes Principales jointe en annexe F.



(a) Pour le modèle $P_{dmh} = f(DBH ; Site)$.



(b) Pour le modèle $P_{dmh} = f(DBH ; Site ; Groupe d'Essences)$

FIGURE III.6 – Distribution à posteriori des paramètres λ_i et $\lambda_{i,j}$ par sites obtenues par MCMC.

Bilan

Nous avons montré que le processus de création des dendromicrohabitats est bien lié à l'espèce des arbres porteurs. Cette variable peut intervenir selon deux modalités. D'une part, l'espèce peut avoir une influence sur l'échelle de la dynamique, c'est le cas du modèle de Rayleigh. D'autre part, elle peut avoir une influence sur la forme de l'évolution de cette dynamique en fonction du diamètre. Elle peut aussi impacter l'échelle et la forme de la probabilité d'apparition, c'est le cas du modèle de Weibull. Notre analyse ne permet pas de conclure si l'une ou l'autre de ces modalités est à privilégier.

Nous n'avons pas réussi à mettre en évidence l'impact de variables dépendantes des sites d'étude sur la dynamique de création des dendromicrohabitats autre que la composition en essences. Il ne faut pas oublier que notre analyse repose sur un très petit échantillon de massifs forestiers. L'analyse de l'impact du milieu sur la dynamique des dendromicrohabitats doit s'appuyer sur un échantillon plus conséquent.

Dans les deux cas exposés ici, la méthode suivie, inspirée de l'analyse de données de survie, a montré sa capacité à déduire d'une distribution observée un processus dynamique. L'utilisation de modèles de distribution différentiables permet de mettre en évidence le processus de création des DMHs. Ce processus n'avait jusqu'à maintenant jamais été étudié.

Ce lien entre distribution observée et processus de création permet d'aboutir à un modèle prédictif robuste, car il est de ce fait moins dépendant des données de calibration qu'un simple modèle descriptif.

Les relations utilisées sont simples et permettent une lecture et une analyse aisées du phénomène en décomposant les dynamiques entre leur forme k et leur intensité λ . Elles permettent ainsi d'analyser les logiques de mise en place des DMHs au cours de l'évolution du diamètre d'un arbre. Ces paramètres permettent également un ajout simple de covariables.

C'est pourquoi ce type d'analyse s'annonce prometteur pour mettre en lumière les impacts de différentes covariables sur la distribution et le processus de création des DMHs.

Chapitre IV

Vers une approche par simulation

Nous avons exposé dans les chapitres précédents le cheminement amenant à la mise au point d'un modèle permettant de déterminer la probabilité d'apparition d'un DMH sur un arbre. Comme nous l'avons expliqué dans la section I.2.2 notre objectif est d'intégrer ce modèle dans un simulateur de dynamique forestière. Nous présentons ici le raisonnement permettant d'intégrer le modèle développé dans le chapitre III au simulateur Samsara 2. Nous présentons tout d'abord le raisonnement permettant de déduire du modèle déterminé précédemment une méthode de calcul du nombre de DMHs présent sur un arbre. Nous illustrons ensuite les applications possibles de notre modèle au travers d'un exemple : l'impact d'une dynamisation de la sylviculture sur le nombre de DMHs.

IV.1 Du modèle statique au modèle dynamique

IV.1.1 La probabilité de production entre deux dates

La probabilité de production du premier dendromicrohabitat

Une première idée permettant de calculer la probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat entre deux dates n et $n + 1$, est de comparer les probabilités de présence. Autrement dit, nous considérons :

$$Pr_{DMH}^* = l(D_{n+1}) - l(D_n)$$

avec D_{n+1} et D_n le diamètre de l'arbre considéré à l'année $n + 1$ et à l'année n .

Dans ce cas, Pr_{DMH}^* est la probabilité de création du premier DMH entre n et $n + 1$ pour un arbre. Son intégration dans un simulateur permettrait de disposer du nombre d'arbres porteurs de DMHs. Ce n'est pas ce que nous cherchons à calculer dans cette étude. En réalité, notre modèle permet d'aller plus loin que la simple présence ou absence de DMH.

La probabilité de production d'un dendromicrohabitat

D'après les définitions indiquées dans le chapitre II, la probabilité d'apparition d'au moins un DMH au cours d'un accroissement infinitésimal dD est $h(D)$. Si l'on considère que la probabilité d'apparition du premier DMH suit le même processus que la probabilité d'apparition de deuxième, puis du troisième puis du quatrième ... Alors la probabilité qu'un arbre de diamètre D produise au moins un DMH entre l'année n et l'année $n + 1$, notée Pr_{DMH} , s'obtient en intégrant $h(D)$ entre D_n et D_{n+1} , les diamètres de l'arbre considéré l'année n et $n + 1$ respectivement.

Nous avons donc :

$$Pr_{DMH} = \int_{D_n}^{D_{n+1}} h(x) dx \quad (IV.1)$$

$$\text{d'où } Pr_{DMH} = \left(\frac{D_{n+1}}{\lambda}\right)^k - \left(\frac{D_n}{\lambda}\right)^k \quad (IV.2)$$

Sur des pas de temps petits, qui conduisent donc à de faibles variations de diamètre, nous pouvons estimer qu'un arbre ne produit pas plus d'un DMH. L'équation (IV.2) nous permet donc de calculer la probabilité de création d'un DMH entre deux dates pour lesquelles nous connaissons le diamètre de l'arbre.

IV.1.2 La simulation du nombre de dendromicrohabitats par arbre

L'équation (IV.2) nous permet maintenant de simuler le nombre de DMHs porté par chaque arbre. Pour cela, nous devons utiliser l'historique des diamètres de chaque arbre au cours du temps. Nous ne disposons pas de cette information pour les arbres de notre base de données. Afin de tester la relation de l'équation (IV.2), nous allons considérer un accroissement courant constant de 0,5 cm par an. Nous calculons ensuite l'âge de l'arbre le plus gros du peuplement, sachant l'accroissement, cet âge correspond à la durée de notre simulation. Puis nous soustrayons du diamètre de tous les arbres le diamètre du plus gros. À chaque pas de temps, nous ajoutons l'accroissement à tous les arbres, nous sélectionnons les arbres existants et précomptables pour lesquels nous appliquons la formule (IV.2) afin de calculer la probabilité de création d'un DMH à chaque date. Nous réalisons ensuite une épreuve de Bernoulli afin de simuler l'apparition des DMHs.

La figure IV.1 présente le résultat de cette simulation avec le modèle de Weibull. Nous remarquons que nos prédictions sont conformes aux valeurs observées pour les résineux. Cependant, dans le cas des feuillus nous surestimons le nombre d'arbres porteurs de plus d'un DMH. Les valeurs observées sont incluses dans l'intervalle de prédiction, nous pouvons considérer que cette simulation valide le modèle. Cependant, nous remarquons que dans le cas des feuillus, nous sous-estimons le nombre d'arbres porteurs d'un DMH du fait d'une surestimation du nombre d'arbres en portant plus d'un. Dans ce cas, l'hypothèse d'égalité de la probabilité de création du premier DMH, avec celle du second, puis avec celle du troisième ... semble mise à mal.

La réalisation de cette analyse dans le cas du modèle de Rayleigh conduit à un écart de prédiction plus important pour les feuillus. Nous nous attendions à un tel résultat au vu de la forme de la fonction $h(D)$, nous n'avons pas considéré nécessaire de présenter cette figure d'analyse ici. C'est pourquoi, dans la suite de l'étude, nous ne conserverons que le modèle de Weibull.

IV.1.3 Un lien complexe entre la probabilité de production et l'historique des diamètres

Il est intéressant de remarquer que l'historique des diamètres de l'arbre joue un rôle complexe. Si nous considérons k et λ fixés, pour deux arbres de même diamètre, mais ayant des accroissements différents, la probabilité de création d'un DMH à l'année considérée sera plus importante pour celui ayant l'accroissement le plus important. Cependant, pour deux arbres de diamètres différents il devient complexe de savoir lequel aura la probabilité la plus élevée de produire un DMH.

Dans notre cas, nous devons également considérer des valeurs différentes des paramètres pour les feuillus et les résineux. Les dynamiques étant différentes dans les deux cas il est très difficile de comprendre quelle va être la résultante du diamètre, de l'accroissement et de l'essence

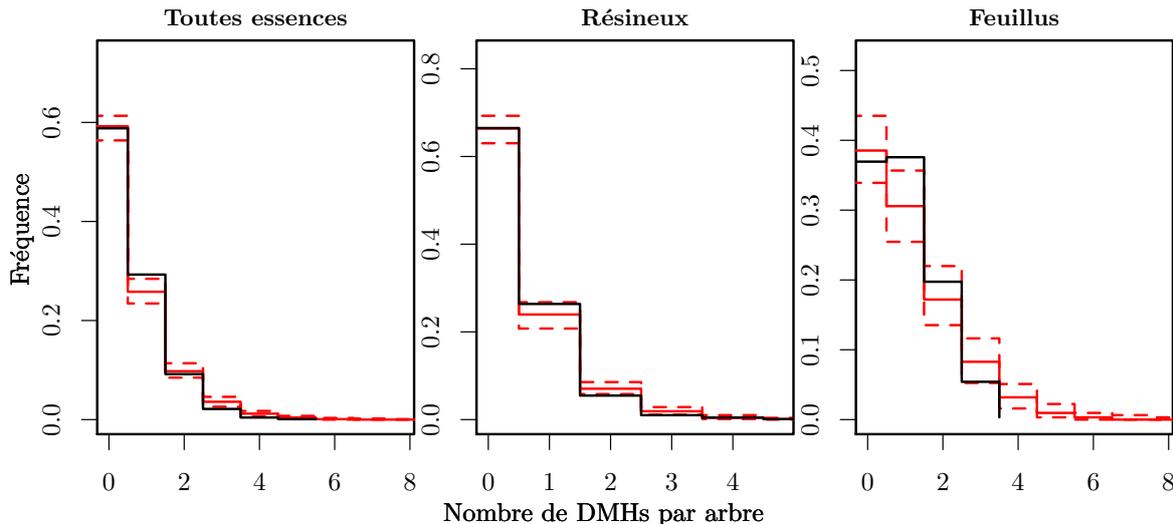


FIGURE IV.1 – *Comparaison entre les fréquences observées et simulées des arbres porteurs de n DMHs. Les courbes noires représentent les fréquences observées, les courbes rouges les fréquences simulées. Les courbes pointillées délimitent les intervalles de prédiction à 95%, les courbes continues représentent les médianes.*

sur la probabilité de création annuelle. La figure IV.2 nous permet de mieux comprendre ces interactions, dans le cas d'un modèle de Weibull.

Afin de mieux comprendre le phénomène, nous avons choisi d'observer de plus près deux arbres aux profils d'évolution du diamètre typiques en forêt irrégulière. Notons que ces deux arbres ont à peu près le même âge (200 ans) et le même diamètre (environ 50 cm).

L'arbre a est un arbre ayant subi une forte compétition dans son jeune âge, puis, peu à peu, se trouve dans une situation plus favorable. Il a donc un accroissement courant faible dans les premières années puis cet accroissement augmente petit à petit. Dans ce cas, nous remarquons que la probabilité de création annuelle d'un DMH est croissante, que l'arbre soit feuillu ou résineux. Cette probabilité suit l'accroissement. Le feuillu a une probabilité de création plus importante que le résineux, et cela, quel que soit l'âge. Cependant, l'évolution de cette probabilité reste similaire chez les deux groupes d'essences.

Dans l'autre situation, l'arbre b a été dans des conditions favorables dès son jeune âge. Cet arbre a donc un accroissement qui augmente très vite puis se stabilise, et diminue. Il est intéressant de remarquer que, dans ce cas, la probabilité de création annuelle d'un DMH évolue et prend des valeurs très différentes chez les feuillus et chez les résineux. La probabilité d'apparition est forte chez les feuillus puis diminue légèrement au cours de la vie de l'arbre (0,006 puis 0,004). Pour le résineux, la tendance est inverse, la probabilité d'apparition est très faible au début puis augmente légèrement (0,001 puis 0,002).

Il est assez curieux de remarquer que, pour un même diamètre, les probabilités annuelles de création d'un DMH sont très différentes pour les deux arbres qu'ils soient feuillus ou résineux. Par exemple, pour un feuillu de 30 cm, l'arbre a a une probabilité de création de 0,008 alors que l'arbre b a une probabilité de création de 0,005. Cependant, les ordres de grandeur sont équivalents. Ce lien fort entre l'accroissement et la probabilité annuelle de création provient de notre méthode et de nos hypothèses.

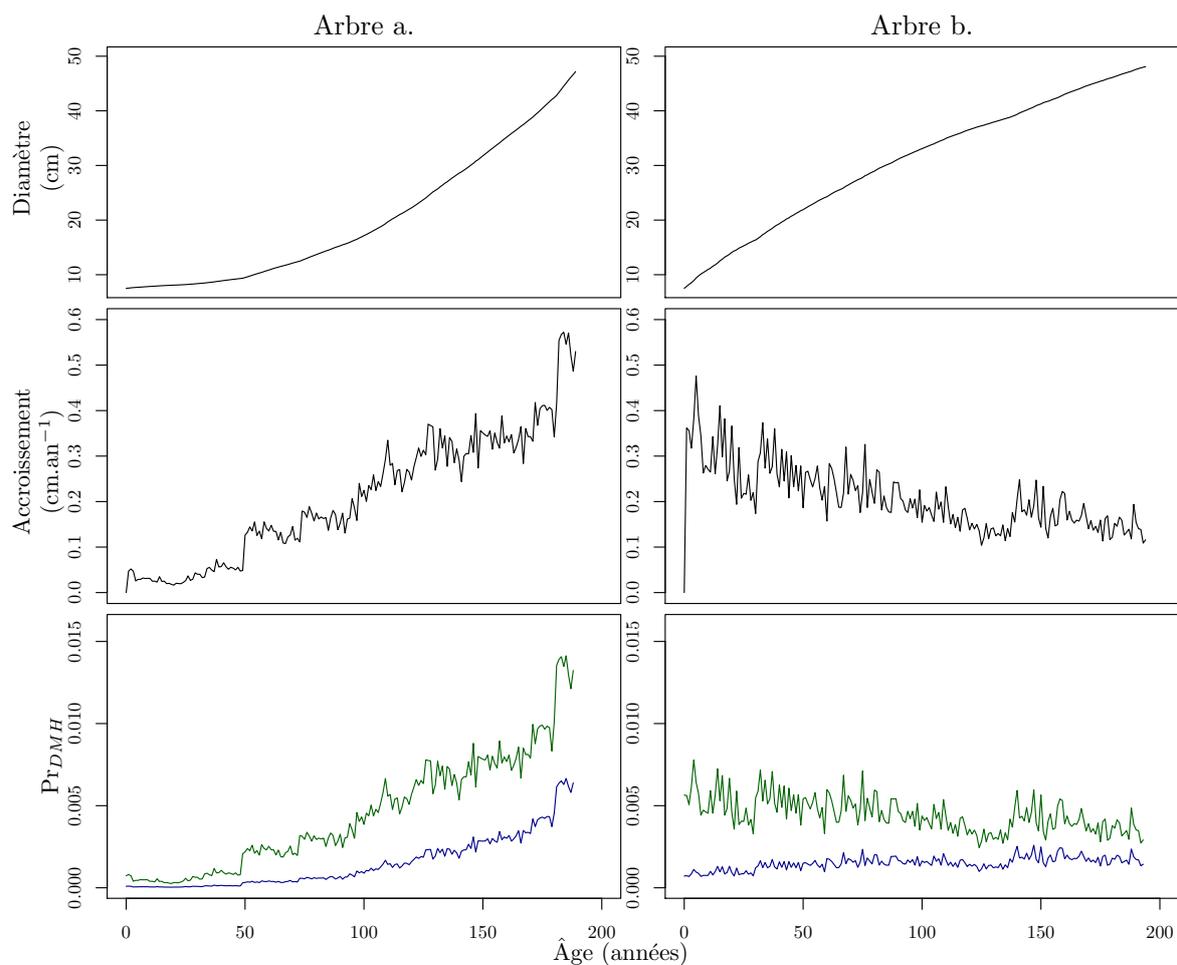


FIGURE IV.2 – *Probabilité de création et accroissements*. L'évolution du diamètre et les accroissements sont extraits de simulations réalisées avec le modèle Samsara 2. Pour Pr_{DMH} la courbe bleue représente l'évolution pour un résineux et la courbe verte l'évolution pour un feuillu. Nous avons utilisé ici un modèle de Weibull.

IV.2 L'évaluation d'un itinéraire sylvicole

Nous allons ici illustrer les applications possibles du modèle que nous avons développé au travers d'un exemple concret. Les simulations exposées dans cette section sont réalisées à partir du modèle Samsara 2, disponible sur la plateforme Capsis 4 (DUFOUR-KOWALSKI et al., 2012).

Nous allons tester l'impact de différentes recommandations sylvicoles sur le nombre de DMHs dans le peuplement. Pour cela, l'équation (IV.2) est intégrée au modèle Samsara 2, elle sera utilisée à chaque pas de la simulation afin de calculer pour chaque arbre la probabilité de création annuelle d'un DMH. Une épreuve de Bernoulli est ensuite réalisée afin de simuler l'apparition des DMHs.

Nous utilisons les données du marteloscope de La Motte-Servolex¹. Ces données comprennent un inventaire spatialisé de chaque arbre de plus de 17,5 cm de diamètre à 1,30 m. Les DMHs correspondants à ceux que nous prenons en compte dans le modèle ont été recensés. Les caractéristiques générales de ce peuplement sont indiquées en annexe G. Il s'agit d'un peuplement mélangé de sapins, d'épicéas et de hêtres, ce qui correspond à une situation proche des peuplements pyrénéens utilisés pour étalonner le modèle. Ce peuplement est connu pour les nombreux arbres porteurs de DMHs qu'il contient. Ils sont présents en densité exceptionnelle pour ce type de peuplement.

L'objectif de gestion que nous nous fixons est donc de maintenir un nombre de DMH stable, tout en assurant une production de bois.

IV.2.1 Test de la cohérence du modèle

Vérification de l'application du modèle

La première étape consiste à tester l'application possible du modèle étalonné sur des forêts pyrénéennes à ce peuplement alpin. Nous avons réalisé une simulation similaire à celle présentée en IV.1.2. L'accroissement considéré pour chaque arbre est ici aussi de 0,5 cm par année. Les résultats sont indiqués dans le graphique IV.3.

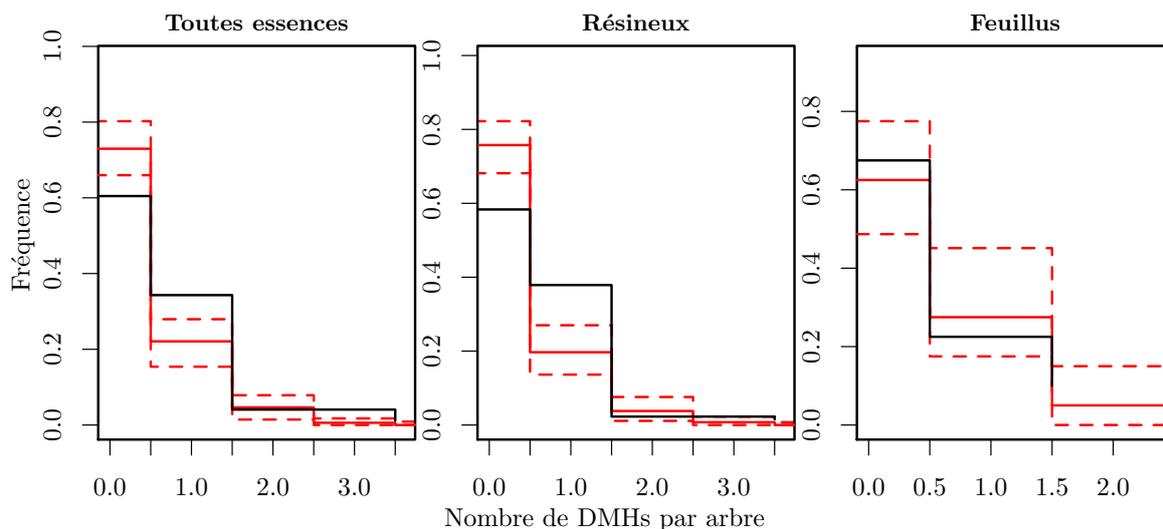


FIGURE IV.3 – *Comparaison entre les fréquences observées et simulées des arbres porteurs de n DMHs. Les courbes noires représentent les fréquences observées, les courbes rouges les fréquences simulées. Les courbes pointillées délimitent les intervalles de prédiction à 95%, les courbes continues représentent les médianes.*

1. données fournies par l'ONF.

Les prédictions sont de moins bonne qualité que celles réalisées sur les massifs pyrénéens. Ceci peut s'expliquer par une trop grande différence entre nos sites de calibration dans les Pyrénées et ce site d'application dans les Alpes, mais aussi par la méthode très simple utilisée pour réaliser la simulation, notamment le choix de la valeur d'accroissement. Du fait de l'éloignement, le contexte environnemental de l'échantillon de calibration est donc bien différent de celui du peuplement que nous étudions ici. De plus, le peuplement de La Motte-Servolex est connu pour la présence remarquable de nombreux arbres porteurs de DMHs. Malgré ces différents handicaps, le processus mis en évidence par le modèle semble correspondre ici également. Les écarts de prédiction observés ici restent tout de même faibles, ils sont acceptables pour l'objectif que nous nous fixons.

L'évolution sans intervention

Avant de tester l'impact de la sylviculture sur le nombre de DMHs, il nous semble intéressant d'observer l'évolution du nombre de DMHs dans un peuplement sans exploitation. Cette simulation est réalisée à l'aide du modèle Samsara 2. Cette évolution est représentée au travers de la figure IV.4.

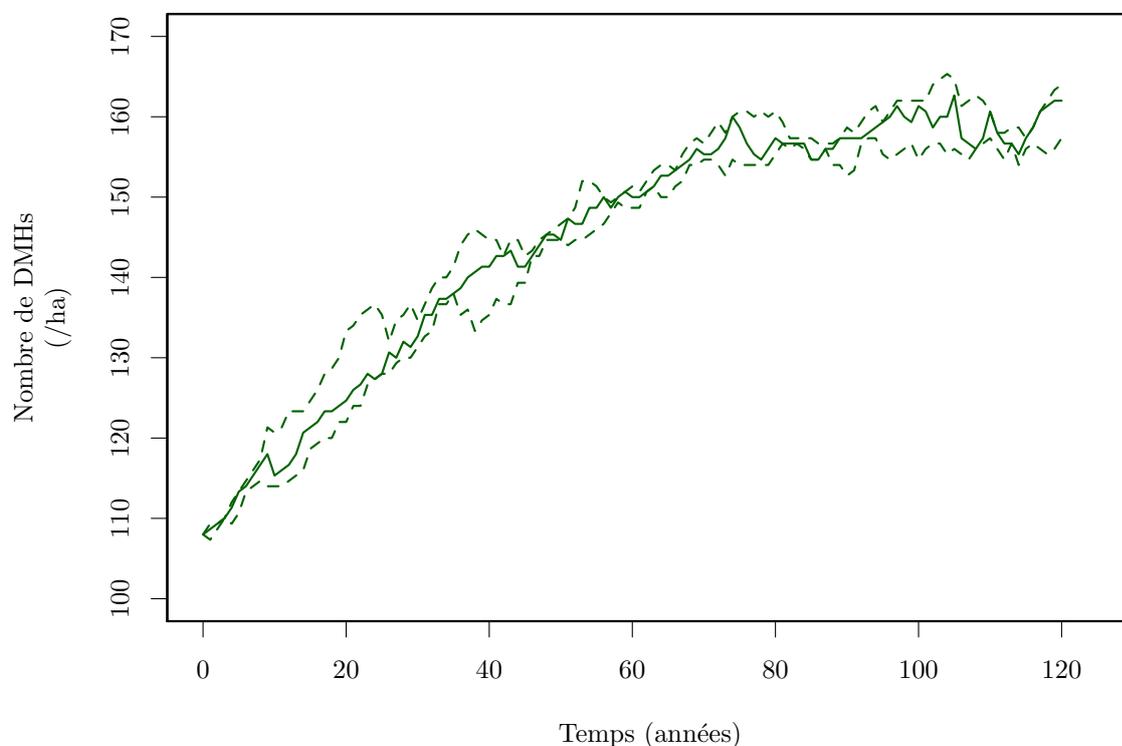


FIGURE IV.4 – *Évolution du nombre de DMHs dans un peuplement non géré au cours du temps.* Les courbes pointillées délimitent les intervalles de prédiction à 75%, les courbes continues représentent les médianes. Cinq répliques ont été réalisées.

Il est intéressant d'observer la forte augmentation du nombre de DMHs. Cette augmentation est liée à l'augmentation de la surface terrière et du diamètre dominant. Cette situation reflète l'évolution dans les dispositifs de conservation type «îlots de sénescences». Nous pouvons comparer la valeur finale aux valeurs observées dans les Pyrénées. Ces valeurs sont indiquées en annexe A. Il se trouve que le nombre de DMHs converge vers la valeur la plus haute observée dans notre échantillon de massifs pyrénéens, ce qui peut sembler étonnant. Cependant, rappelons-nous que le nombre de DMHs par hectare dans ce peuplement est actuellement très élevé. L'utilisation de différents sites d'étude paraît nécessaire pour évaluer notre modèle.

La comparaison entre les valeurs initiales et les valeurs finales du nombre de DMHs met

en évidence l'impact de la gestion sur cette quantité. D'après cette simulation le peuplement actuel ne comporte que les deux tiers du nombre de dendromicrohabitats que comporterait un peuplement subnaturel.

IV.2.2 L'impact d'un itinéraire sylvicole

Nous souhaitons ici tester l'impact de la sylviculture et des méthodes de conservation de la biodiversité sur l'évolution du nombre de DMHs. Nous allons simuler une gestion telle qu'elle est actuellement préconisée dans le Guide des Sylvicultures de Montagnes, Alpes du Nord (GAUQUELIN et al., 2006). La durée entre chaque coupe est fixée à 12 ans. Entre chaque scénario, nous faisons varier uniquement le nombre d'arbres conservés pour la biodiversité.

L'algorithme de sylviculture

L'approche que nous suivons ici se base sur l'utilisation d'un algorithme de sylviculture. Cet algorithme est présenté dans LAFOND et al. (2014), il a été élaboré en consultant les gestionnaires alpins (principalement l'ONF). Le tableau IV.1 présente les paramètres de l'algorithme.

Symbole	Signification	Valeurs
dH	diamètre d'exploitabilité	52,5
dT	diamètre d'éclaircie	27,5
gCn	surface terrière minimale à récolter	4
gCs	surface terrière standard à récolter	6
gCx	surface terrière maximale à récolter	8
hRx	proportion de G maximale prélevable en récolte	0,5
tRx	proportion de G maximale prélevable en éclaircie	0,3
nbT	nombre d'arbres conservés pour la biodiversité	X

TABLE IV.1 – *Paramètres d'entrée de l'algorithme de sylviculture.* Concernant nbT les valeurs utilisées sont développées dans la section IV.2.2.

L'utilisation de paramètres non évoqués ici permet d'utiliser l'algorithme pour simuler la sylviculture par trouée, de prendre en compte des objectifs de mélange d'essence, ou encore de couper préférentiellement les arbres les plus gros, ou se trouvant dans des zones à forte densité locale. Dans notre cas, nous nous sommes intéressés uniquement à une sylviculture pied à pied, c'est pourquoi nous ne présentons pas ces paramètres dans ce document.

Tout d'abord, l'algorithme sélectionne les arbres qui peuvent être coupés, c'est-à-dire, tous excepté les arbres conservés pour la biodiversité. Ces arbres sont ceux qui portent le plus de DMHs. Si deux arbres portent le même nombre de DMHs, l'arbre de plus gros diamètre sera sélectionné. Il détermine ensuite le stock de récolte potentielle gH et le stock d'éclaircie potentielle gT , comme indiqué dans la figure IV.5 en utilisant les diamètres d'exploitabilité et d'éclaircie. Ensuite, un poids (aléatoire dans notre cas) est donné à chaque arbre dépassant le diamètre d'exploitabilité. Pour les arbres compris entre le diamètre d'éclaircie et le diamètre d'exploitabilité, ce poids est calculé en considérant la surface terrière locale autour de chaque arbre. La liste des arbres du stock est alors rangée par ordre de poids décroissant.

L'algorithme applique ensuite aux stocks ainsi déterminés les proportions maximales prélevables hRx et tRx . Puis il compare les surfaces terrières obtenues avec celles proposées pour les prélèvements (gCn , gCs et gCx), comme illustré dans la figure IV.6. Enfin, il choisit parmi celles-ci la plus grande valeur possible, qui constitue la surface terrière à couper. Notons ici que cette surface terrière à couper est déjà décomposée en une surface terrière à couper dans l'éclaircie et une surface terrière à couper dans la récolte.

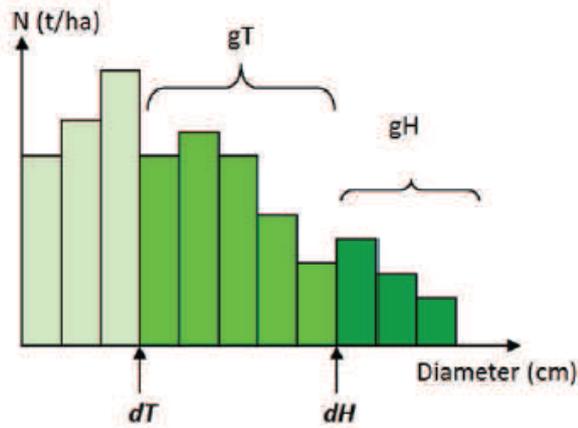


FIGURE IV.5 – *Détermination des stocks potentiels à récolter.* Ce graphique illustre la manière utilisée par l’algorithme pour déterminer les stocks qui potentiellement seront récoltés. Il confronte la distribution en diamètre du peuplement aux paramètres dH et dT fournis.

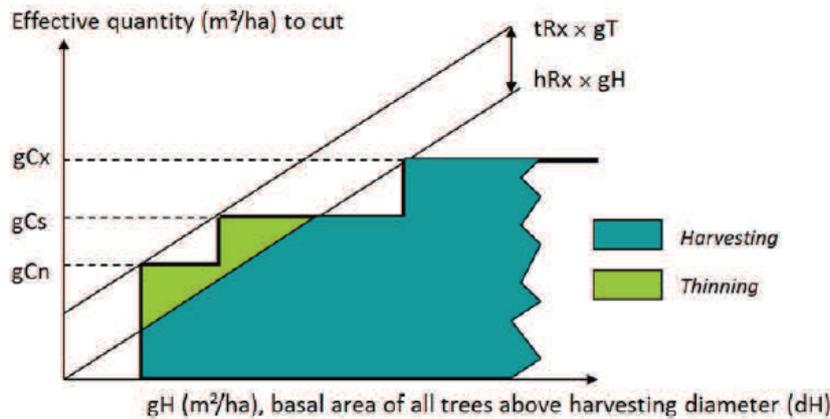


FIGURE IV.6 – *Confrontation des stocks aux possibilités.* L’algorithme compare les stocks récoltables ($gH \times hRx$ et $gT \times tRx$) aux valeurs de prélèvements possibles (gCn , gCs et gCx).

L’algorithme coupe ensuite les arbres par ordre de poids jusqu’à obtenir la surface terrière à couper pour la récolte, puis la surface terrière à couper dans l’éclaircie.

Un impact fort

Nous avons testé l’impact du nombre d’arbres conservé pour la biodiversité sur le nombre de DMHs dans le peuplement. Actuellement, il est recommandé aux gestionnaires de conserver 2 arbres vivants par hectare pour la biodiversité (MOUREY et al., 2010), d’après des critères principalement axés sur la présence de DMHs. Nous avons donc testé l’impact de la conservation de 0, 2, 4, 6 et 8 arbres pour la biodiversité par hectare, ces scénarios sont notés respectivement A0, A2, A4, A6 et A8.

Avant d’exposer les résultats, il est nécessaire de remarquer que le peuplement initial est un peuplement capitalisé avec une forte proportion de la surface terrière dans les gros bois et très gros bois (cf annexe G). Actuellement, il est préconisé de réaliser une décapitalisation progressive dans ce type de peuplement. Dans ce contexte, nous cherchons ici à savoir si la rétention d’arbres pour la biodiversité permet de maintenir le nombre de DMHs durablement.

La figure IV.7 compare le scénario qui ne prend pas en compte la biodiversité (noté A0) au scénario actuellement conseillé, soit la conservation de deux arbres pour la biodiversité par hectare (noté A2). Nous remarquons que dans le peuplement étudié, les recommandations actuelles ne permettent pas de conserver le nombre de DMHs actuel. Les deux scénarios ne montrent pas de différence significative concernant l’évolution du nombre de DMHs au cours du temps. Notons ici la forte variabilité de cette quantité.

La figure IV.8 compare le scénario A2, au scénario conservant 6 arbres pour la biodiversité par hectare (noté A6). Généralement, sur l’ensemble de la période étudiée, le scénario A6 permet

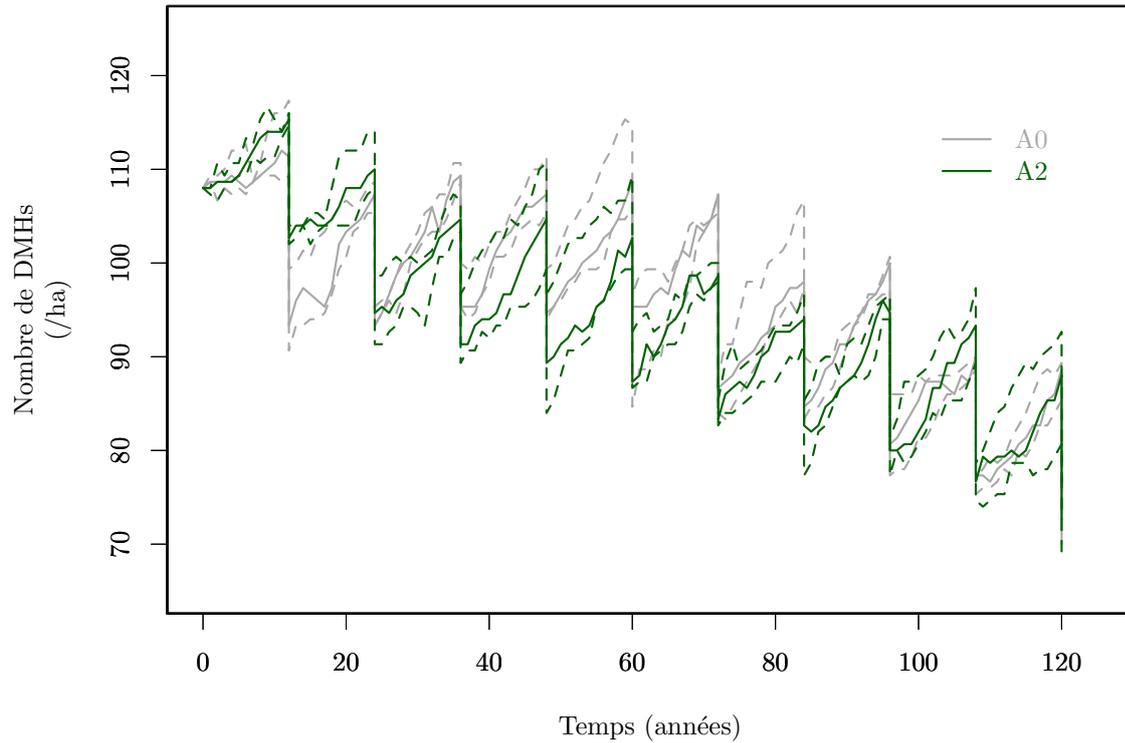


FIGURE IV.7 – *Évolution du nombre de DMHs dans un peuplement au cours du temps.* Les courbes pointillées délimitent les intervalles de prédiction à 75%, les courbes continues représentent les médianes. Pour chaque scénario 5 réplifications ont été réalisées.

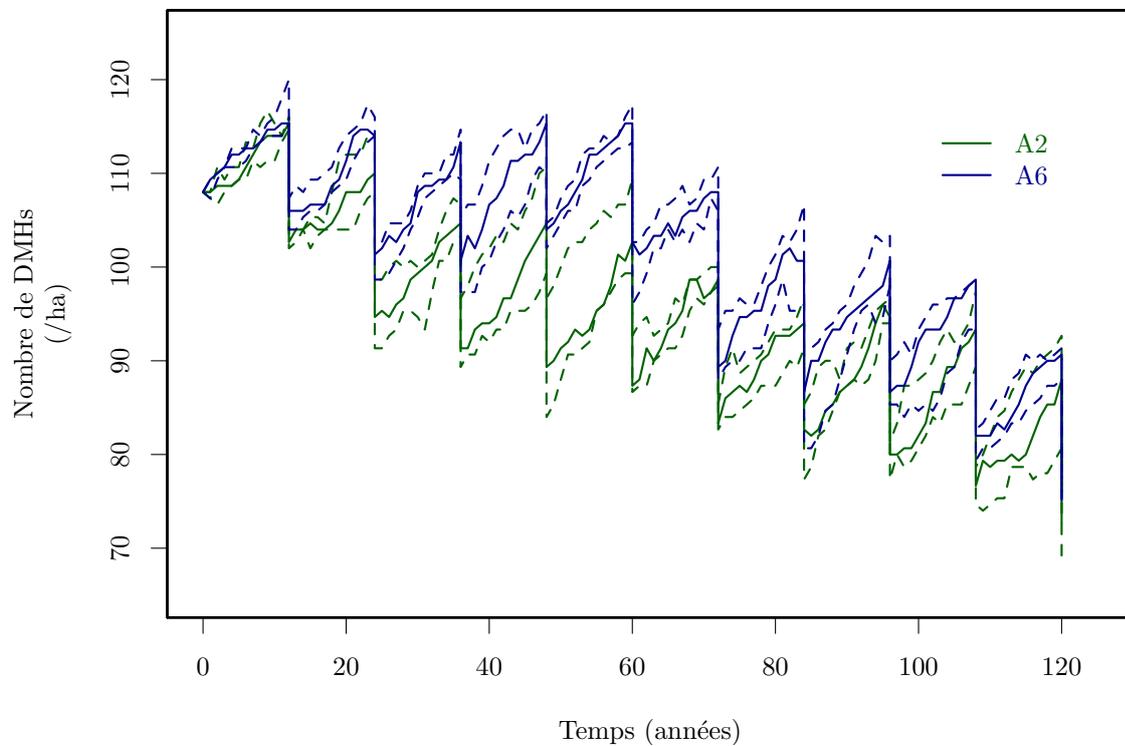


FIGURE IV.8 – *Évolution du nombre de DMHs dans un peuplement au cours du temps.* Les courbes pointillées délimitent les intervalles de prédiction à 75%, les courbes continues représentent les médianes. Pour chaque scénario 5 réplifications ont été réalisées.

de maintenir un nombre de DMHs plus élevé que le scénario A2. Jusqu'à 60 ans après le début de ce type de gestion le peuplement garde un nombre de DMHs stationnaire (compris entre 100 et 115 DMHs par hectare). Cependant, après 60 ans, les DMHs créés ne sont plus suffisants pour remplacer les DMHs supprimés par la coupe. Petit à petit le nombre de DMH se rapproche de celui du scénario A2.

Scénarios	Moyenne						Écart type					
	N_{dmh}	G	G_{GB}	D_m	D_g	D_{dom}	N_{dmh}	G	G_{GB}	D_m	D_g	D_{dom}
A0	85,7	30,6	4,1	33,2	35,5	49,6	2,4	1,3	0,7	0,7	0,8	1,1
A2	86,1	29,7	4,5	32,6	35,0	48,9	8,7	2,6	0,7	0,9	1,0	2,0
A4	92,5	30,1	6,0	32,3	35,0	49,8	3,6	1,1	1,0	0,7	0,9	1,2
A6	90,1	28,9	6,0	32,8	35,5	49,6	3,7	1,3	1,0	1,0	1,1	1,5
A8	92,1	29,7	6,4	32,6	35,5	50,1	10,9	1,5	0,8	0,9	1,0	1,4

TABLE IV.2 – *Moyennes et écarts types des variables dendrométriques dans les différents scénarios testés.* Ces valeurs correspondent à celle de l'année 119 après l'initialisation. Cinq réplifications ont été réalisées. N_{dmh} correspond au nombre de DMHs par hectare, G à la surface terrière par hectare, G_{GB} à la surface terrière des GB et TGB à l'hectare, D_m , D_g et D_{dom} aux diamètres moyens, quadratiques moyens et dominants. A0, A2, A4, A6 et A8 correspondent aux scénarios de gestion conservant 0, 2, 4, 6 et 8 arbres pour la biodiversité par hectare.

Le tableau IV.2 nous présente les moyennes et écarts types des variables dendrométriques de chaque scénario après 119 années de simulation. De manière générale, l'augmentation du nombre d'arbres conservé pour la biodiversité semble ne pas affecter la surface terrière totale et le diamètre moyen, autant en valeur qu'en variabilité. Ces observations restent cohérentes.

Concernant le nombre de DMHs à l'hectare, les valeurs sont très variables, comme en témoignent les écarts types. Il semble néanmoins que cette quantité augmente avec le nombre d'arbres conservés pour la biodiversité. Cependant, cette augmentation reste ténue.

Comme nous l'avons déjà indiqué, l'utilisation de seulement cinq réplifications de chaque scénario n'est pas suffisante pour permettre de formuler une réponse généralisable aux objectifs que nous nous étions fixés au début de cette étude. De plus, une analyse à une date donnée ne permet pas d'évaluer l'impact réel des mesures de conservation mis en œuvre. Il est nécessaire de mettre au points des méthodes d'analyse permettant de prendre en compte l'aspect temporel.

Cette première approche semble montrer les limites de la stratégie actuelle de rétention d'arbres pour la biodiversité. À moyen terme, il semble que ces mesures permettent de contrer une diminution du nombre de DMHs qui paraît liée à la diminution de la surface terrière des gros et très gros bois qu'induit la dynamisation de la sylviculture. Cependant, il est nécessaire d'ajuster le nombre d'arbres préservés pour la biodiversité. Nous montrons ici que la préservation de deux arbres par hectare a un effet négligeable pour ce peuplement. Dans notre cas, il paraît plus judicieux de conserver 6 arbres pour la biodiversité par hectare. Nous devons cependant rester prudents, car il semble que l'évolution du nombre de DMHs ne répond pas de manière attendue au nombre d'arbres conservés pour la biodiversité. À plus long terme, cette stratégie ne permet cependant pas de conserver le nombre de DMHs souhaité. La dégradation de la situation peut être le résultat de la mort des arbres conservés pour la biodiversité qui ont concentré un grand nombre de DMHs. Suite à cette disparition, nous pouvons supposer que les nouveaux arbres conservés ont les caractéristiques standards des arbres dominants du peuplement, donc un diamètre beaucoup plus faible que les précédents. Il s'en suit que le nombre de DMHs porté par ces arbres est plus faible. La modification des sorties possibles dans le modèle Samsara devrait permettre de vérifier cette hypothèse.

En réalisant cette première application, nous pouvons mettre en évidence que la relation

attendue entre le nombre d'arbres conservés pour la biodiversité et le nombre de DMHs est plus complexe que ce que nous escomptions. Le nombre de DMHs est une valeur dont l'évolution a une forte variabilité.

Bilan

Nous venons de montrer que le modèle développé au cours de ce stage permet de simuler le nombre de DMHs porté par un arbre. En toute rigueur, ce calcul nécessite de connaître l'historique du diamètre à 1,30 m de l'arbre. Cependant, l'utilisation d'une méthode simple en utilisant l'accroissement moyen de l'arbre donne des résultats satisfaisants.

L'application du modèle développé au peuplement de La Motte Servolex nous permet de réaliser un premier test. Tout d'abord, concernant la variabilité du modèle, nous remarquons des résultats très variables en fonction des modalités de gestion. Nous n'avons testé ici que le nombre d'arbres conservés pour la biodiversité. Les valeurs de ce paramètre influencent de manière importante la variabilité du nombre de DMHs. Pour l'instant, nous n'avons pas réussi à caractériser cette relation.

Cette première expérience de simulation permet de disposer d'un aperçu des applications possibles du modèle, elles sont prometteuses et méritent d'être approfondies.

Chapitre V

Synthèse et perspectives

V.1 Synthèse

V.1.1 Un modèle efficace

Nous avons vu que les modèles qui jusqu'à maintenant s'étaient intéressés aux DMHs s'étaient concentrés sur leur distribution. Nous avons développé ici une approche théorique qui nous permet, à partir des mêmes données observées, de déduire un processus dynamique. Nous pouvons ainsi non seulement prédire la probabilité qu'un arbre porte au moins un DMH, mais également simuler le nombre de DMHs qu'il porte. Ces calculs sont rendus possibles grâce à l'utilisation de lois de distributions différentiables pour représenter la distribution des arbres porteurs d'au moins un DMH. Notre approche repose néanmoins sur une hypothèse forte : nous considérons que le processus de création d'un DMHs sur un arbre, quel que soit son rang, est identique au processus de création du premier DMH.

Cette intégration entre présence et nombre de DMHs est une avancée majeure dans la modélisation des DMHs, les modèles précédents ne permettaient que de déterminer la présence ou non de DMHs, ce qui ne permettait pas de réaliser des analyses par simulation.

Nous avons également montré que cette approche restait cohérente avec les modèles développés précédemment : la probabilité qu'un arbre soit porteur de DMHs est liée au diamètre de l'arbre et à son espèce. Cependant, notre approche permet de différencier le rôle des espèces en séparant la forme de la distribution de son intensité. Pour l'instant, nous avons mis en évidence une différence de forme et d'intensité entre la probabilité de production d'au moins un DMH entre les feuillus et les résineux. Les résineux ont une probabilité de production proportionnelle au diamètre, tandis que les feuillus ont une probabilité de production proportionnelle à la racine carrée du diamètre. L'intensité est également plus élevée chez les feuillus. Ceci conduit à une plus forte probabilité d'apparition de DMHs chez les feuillus que chez les résineux dans les faibles diamètres, pour des diamètres plus élevés cette relation s'inverse.

Nous n'avons pas réussi dans cette étude à mettre en évidence d'effets sites, comme nous l'escomptions au départ. Cependant, ceci peut s'expliquer par la taille de notre jeu de données de calibration. Nous avons en effet concentré notre analyse sur seulement six sites pyrénéens très semblables.

Si les perspectives de ce modèle paraissent prometteuses, il ne faut pas oublier les limites que nous avons observées.

Tout d'abord, nous devons nous intéresser à la base de données utilisée pour la mise au point de ce modèle. Comme nous l'expliquons en II.1, il s'agit de données provenant de forêts très proches les unes des autres et considérées comme «subnaturelles». La calibration de notre modèle sur un panel de forêts plus grand nous permettra de confirmer nos résultats.

Ensuite, nous devons garder à l'esprit les différentes hypothèses réalisées dans cette étude. La relation (II.2) est en réalité un «bilan» réalisé sur les arbres sans DMH. Ici, nous considérons qu'un arbre ne peut sortir du compartiment «sans DMH» qu'en rentrant dans le compartiment «avec DMHs», nous ne prenons ni en compte la mortalité, ni la récolte. Pour la récolte, nos données proviennent de forêts «subnaturelles», ce terme est donc nul. Cependant, concernant la mortalité, nous considérons que dans le cas des forêts subnaturelles les arbres meurent après avoir développé leur premier DMH. Cette hypothèse semble discutable.

Enfin, nous réalisons ici un mélange entre 7 DMHs différents pour ne considérer que leur présence et leur nombre. Leurs mécanismes de création sont pourtant complexes et différents les uns des autres. L'interprétation des probabilités de productions est donc à réaliser de manière prudente.

V.1.2 Des simulations sources de réflexion

Concernant la démarche de simulation, nous avons montré que le modèle développé permettait de réaliser des simulations cohérentes du nombre de DMHs présent dans un peuplement. Ce premier exemple est prometteur. Malgré les différences existantes entre les peuplements de calibration et le peuplement d'application, les prédictions rétrospectives réalisées donnent des résultats satisfaisants compte tenu de la méthode utilisée. À l'avenir, il pourra être utile de développer une méthode de validation plus complexe.

Nous remarquons que l'historique des diamètres joue un rôle complexe dans notre modèle de création des DMHs. Ceci provient de la construction même du modèle basé sur le diamètre de l'arbre considéré. De ce fait, comme nous l'avons montré dans la section IV.1.3, la compétition joue un rôle important dans notre modèle. Des arbres de même diamètre, mais dont l'un a été dominé et l'autre est dominant n'ont pas les mêmes profils d'évolution de la probabilité de création annuelle de DMHs.

Il est bon de rappeler que l'indicateur que nous utilisons, c'est-à-dire le nombre de DMHs par hectare, est actuellement peu utilisé. Il reflète en effet une capacité d'accueil de la forêt pour un certain nombre d'espèces, mais en agrégeant tous les types de DMHs, il empêche de réaliser une analyse de leur diversité. C'est pourquoi nous ne disposons actuellement que de très peu d'éléments de comparaison entre nos simulations et les distributions observées.

Ces simulations permettent, pour la première fois, d'évaluer l'impact de consignes de gestion sur les DMHs. Elles ouvrent la voie à une exploration des impacts des variables sylvicoles sur le nombre de dendromicrohabitats.

V.1.3 Un modèle entre recherche et gestion

L'analyse des simulations réalisées dans cette étude n'est qu'un exemple particulier, utilisé pour illustrer et tester le modèle développé. Elle a de nombreuses limites, dont les deux plus importantes sont : l'utilisation d'un peuplement atypique très riche en dendromicrohabitats, et le faible nombre de répliques réalisées pour chaque scénario. Il semble donc hâtif de généraliser les résultats que nous obtenons ici. Cependant, cette analyse permet d'apporter de nouveaux éléments sur la stratégie de conservation d'arbres isolés pour la biodiversité.

Nous montrons que dans notre cas, la sylviculture a un effet négatif sur le nombre de DMHs présents en forêt. Une dynamisation de la sylviculture, qui conduit à une diminution du diamètre moyen du peuplement et à une diminution de la surface terrière entraîne une baisse forte du nombre de DMHs. Cette diminution peut être contre carrée à court et moyen terme par la rétention d'arbres pour la biodiversité. Dans le cas du peuplement de La Motte Servolex, il semble que la rétention d'au moins 6 arbres par hectare pour la biodiversité soit nécessaire. Cependant à plus long terme, cette mesure ne permet pas de stabiliser le nombre de DMHs.

L'évolution du nombre des DMHs au cours du temps semble avoir un effet stochastique fort, et il est difficile de dégager un lien entre le nombre d'arbres conservés pour la biodiversité et le

nombre de DMHs dans un peuplement.

L'utilisation de ce modèle peut donc permettre aux gestionnaires d'évaluer l'impact de leurs choix de gestion sur la biodiversité, mais aussi de mettre au point des plans de simulation permettant d'explorer les relations existantes entre les actions sylvicoles et la dynamique des DMHs. Il s'agit donc d'un outil utile à la fois pour la recherche et pour la gestion des dendromicrohabitats en forêt gérée.

V.2 Perspectives

V.2.1 Un enrichissement du modèle

Comme nous l'avons indiqué plusieurs fois, l'amélioration du modèle ne sera permise que par l'utilisation d'une base de données plus importante. Ceci permettra d'affiner les liens entre les espèces des arbres porteurs et la dynamique des dendromicrohabitats en étudiant non plus au niveau de regroupement d'espèces, mais au niveau des espèces. Ceci permettra également de tester et d'intégrer de nouvelles variables, comme l'ancienneté de la forêt ou des variables climatiques. Cette intégration de nouvelles variables peut être réalisée à deux niveaux : sur la forme des fonctions via le paramètre k ou sur l'intensité des fonctions via le paramètre λ . L'augmentation du nombre d'arbres utilisés pour mettre au point ces nouveaux modèles devrait permettre d'améliorer les prédictions de distribution des paramètres, mais aussi de conserver des échantillons permettant de tester le modèle sur des données externes.

Les bases de données indépendantes existent actuellement. Cependant, leur utilisation implique une harmonisation entre les différentes bases afin de les fusionner. Cette harmonisation doit prendre en compte les effets opérateurs et les définitions des types de DMHs propre à chaque étude.

Concernant ce dernier point, un classement européen des DMHs est actuellement en construction. Il permettra d'harmoniser à grande échelle les études réalisées sur ce sujet.

Enfin, dans les années à venir, les premières données temporelles sur le suivi des DMHs devraient être disponibles. Il sera alors intéressant d'intégrer ces données au modèle développé.

Toutes ces améliorations concernant les données disponibles pourraient également permettre de réaliser non plus un modèle de création des DMHs, mais de calibrer un modèle pour chaque grand type de DMHs. Ceci permettrait alors d'approcher leur diversité dans le simulateur.

De nouvelles pistes sont également à explorer du côté de la méthodologie de l'évaluation des modèles et de leurs comparaisons. Ainsi, GELMAN et al. (2013) présente une approche similaire à nos critères de prédiction, excepté qu'il se base sur un test de probabilité. L'ajout de covariables augmente la complexité du modèle, c'est pourquoi l'utilisation de méthodes d'évaluation plus complexes sera nécessaire.

V.2.2 Vers une prise en compte de modalités de gestion complexes

Tout d'abord, il semble intéressant de réaliser une étude à partir des possibilités de l'algorithme de sylviculture. L'observation de l'effet de la conservation d'arbres pour la biodiversité dans différentes modalités sylvicoles comme la sylviculture irrégulière par trouée ou la variation des temps de rotation permettrait d'explorer les réponses possibles de notre modèle à ces variables.

Ce modèle ouvre également de nouvelles possibilités pour la simulation. Nous pouvons ainsi penser aux développements de modules permettant de délimiter des îlots de sénescence et de vieillissement. Une amélioration de l'algorithme de sylviculture intégrant par exemple la qualité des bois et une mesure de leur valeur permettrait d'explorer d'autres modalités sylvicoles. Ce type d'information nécessite cependant de mettre au point un modèle d'évolution des qualités

des bois au cours du temps et un croisement avec des données économiques. Ceci permettrait notamment d'analyser le coût du maintien des arbres conservés pour la biodiversité.

V.2.3 Une démarche de simulation

La diversification des sorties du modèle Samsara 2 permettrait d'analyser de manière fine les simulations. Ainsi, nous pouvons penser qu'en confrontant l'évolution du nombre de DMHs par hectare, avec l'évolution du nombre d'arbres porteurs de DMHs et avec le nombre d'arbres porteurs de 1, 2, ou 3 DMHs nous pourrions mieux comprendre les mécanismes qui agissent au sein du peuplement, et notamment le rôle de la mortalité.

L'exploration des pistes définies plus haut nécessite de mener une approche robuste. Tout d'abord, elle devra s'appuyer sur différents sites permettant d'initialiser le simulateur. Cette approche permettra d'évaluer l'impact de la situation initiale sur le modèle. Cet échantillon de sites comprenant des peuplements aux distributions en diamètres variées, avec différents mélanges d'essences et des relations de compétitions variées entre arbres permettra d'explorer le comportement du modèle dans des situations très diverses.

L'utilisation de méthodes d'analyses de sensibilité permettra également d'explorer de manière optimale les différentes modalités sylvicoles.

Enfin, il est nécessaire de réaliser un travail de synthèse sur ce qui peut être considéré comme un optimum souhaité concernant les DMHs en forêt. Doit-on essayer de rechercher un nombre stable au sein du peuplement ou doit-on chercher à maximiser cette valeur en acceptant des ruptures brutales ? Cette question reste ouverte, la réponse dépend sans doute de l'échelle considérée. Que l'on s'intéresse au paysage, au peuplement, ou encore à l'arbre, le modèle que nous avons développé et testé lors de ce travail constitue un premier outil permettant d'explorer de nouvelles pistes d'actions.

Conclusion

Le travail réalisé aboutit à la mise au point d'un outil permettant d'analyser les relations entre les actions sylvicoles et la dynamique des dendromicrohabitats en forêt mixte de montagne.

Ce travail est le premier à s'intéresser à la dynamique de création des dendromicrohabitats et ainsi à étudier leur évolution temporelle.

Nous montrons dans ce rapport qu'il est possible de calibrer un modèle dynamique de création des dendromicrohabitats individu centré à partir de données statiques.

Le modèle développé permet de déterminer la probabilité de présence d'au moins un dendromicrohabitat sur un arbre et la probabilité d'apparition d'un dendromicrohabitat au cours d'un accroissement en diamètre. La simulation nous permet ensuite de déterminer le nombre de dendromicrohabitats porté par un arbre. L'utilisation d'un seul modèle permettant de déterminer ces trois caractéristiques permet un gain de précision par rapport aux études précédentes.

Le processus de création mis en évidence dépend de l'historique des diamètres et de l'espèce de l'arbre. Ainsi, ce modèle est cohérent avec l'ensemble des études réalisées précédemment sur la distribution des dendromicrohabitats. Il permet de mettre en évidence les différences marquées entre le processus de création chez les feuillus et chez les résineux.

L'intégration de ce modèle dans un simulateur de dynamique forestière permet d'étudier les mécanismes d'évolution du nombre de dendromicrohabitats au sein d'un peuplement forestier. Cet outil peut ensuite être utilisé comme support de réflexion pour la gestion des dendromicrohabitats en forêt gérée.

Les premiers résultats des simulations réalisées au cours de ce travail montrent un intérêt relatif de la conservation d'arbres pour la biodiversité au sein de peuplements gérés pour la production. Sur le long terme, la conservation du nombre de dendromicrohabitats nécessite le développement d'une stratégie de conservation des arbres porteurs, et futurs porteurs de dendromicrohabitats.

Ces résultats ne sont qu'un aperçu des analyses que permet cet outil. Les phénomènes qui régissent l'évolution du nombre de dendromicrohabitats en forêt sont complexes et la réalisation d'une analyse par simulation poussée devrait permettre de mieux comprendre ces mécanismes.

Bibliographie

- BALL, I. R., D. B. LINDENMAYER et H. P. POSSINGHAM (1999). « A tree hollow dynamics simulation model ». In : *Forest Ecology and Management* 123.2–3, p. 179–194.
- BENISTON, Martin et al. (2007). « Future extreme events in European climate : an exploration of regional climate model projections ». en. In : *Climatic Change* 81.1, p. 71–95.
- BOUGET, C., Laurent LARRIEU et A. BRIN (2014). « Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests ». In : *Ecological Indicators* 36, p. 656–664.
- CHOPARD, B. et al. (2013). « Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière. II. Comprendre et objectiver les attentes des scieurs résineux industriels. » In : *Rendez-vous techniques* 39-40.
- CLARK, James Samuel (2007). *Models for ecological data : an introduction*. T. 11. Princeton University Press Princeton, New Jersey, USA.
- CORDONNIER, Thomas, Benoît COURBAUD, Frédéric BERGER et Alain FRANC (2008). « Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands : A simulation study ». In : *Forest Ecology and Management*. Impacts of forest ecosystem management on greenhouse gas budgets 256.3, p. 347–354.
- CORDONNIER, Thomas et Frédéric GOSSELIN (2009). « La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion ». In : *Revue forestière française* 61.2, p. 131–144.
- COURBAUD, Benoît, François de COLIGNY et Thomas CORDONNIER (2003). « Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 116.1–2, p. 1–18.
- COURBAUD, Benoît, T. CORDONNIER et al. (2013). *GeForHet - Produire plus tout en préservant mieux la biodiversité : Quelle gestion multifonctionnelle des peuplements forestiers hétérogènes ? - Producing more while preserving biodiversity better : multiobjective management of heterogeneous forest stands*. Rapport final projet BGF GeForHet.
- COURBAUD, Benoît, Valentine LAFOND, Thierry SARDIN et François de COLIGNY (2010). « Evaluation de modèles et analyse de sensibilité avec Samsara. » In : *12ème Journée Capsis*. Montpellier.
- DUFOUR-KOWALSKI, Samuel, Benoît COURBAUD, Philippe DREYFUS, Céline MEREDIEU et François de COLIGNY (2012). « Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling ». en. In : *Annals of Forest Science* 69.2, p. 221–233.
- EMBERGER, Céline, Laurent LARRIEU et Pierre GONIN (2013). *Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt. Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP). Document technique*. Paris : Institut pour le développement forestier.
- FAN, Z. F., S. R. SHIFLEY, M. A. SPETICH, F. R. THOMPSON et D. R. LARSEN (2005). « Abundance and size distribution of cavity trees in second-growth and old-growth central hardwood forests ». English. In : *Northern Journal of Applied Forestry* 22.3, p. 162–169.
- FAN, Zhaofei, Stephen R SHIFLEY, Martin A SPETICH, Frank R THOMPSON III et David R LARSEN (2003). « Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 33.8, p. 1481–1494.
- FORÊT PRIVÉE FRANÇAISE (2014). <http://www.foretpriveefrancaise.com/ibp/>.

- FRANÇOIS, D., B. CHOPARD, C. DELEUZE, J-D. LANVIN et P. FENART (2013). « Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière. III. Premiers enseignements pour le sylviculteur de résineux et perspectives pour la R&D. » In : *Rendez-vous techniques*. 39-40.
- GAUQUELIN, Xavier et Benoît COURBAUD (2006). *Guide des Sylvicultures de Montagne. Alpes du Nord françaises*. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF.
- GELMAN, Andrew et al. (2013). *Bayesian Data Analysis, Third Edition*. en. CRC Press.
- GOSELIN, Marion et Yoan PAILLET (2010). *Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière*. fr. Editions Quae.
- GOTELLI, Nicholas J. et Aaron M. ELLISON (2004). *A Primer Of Ecological Statistics*. en. Sinauer Associates, Incorporated Publishers.
- HARRIS, Eugene K. et Adelin ALBERT (1990). *Survivorship Analysis for Clinical Studies*. en. CRC Press.
- JANSSON, Nicklas, Thomas RANIUS, Anna LARSSON et Per MILBERG (2009). « Boxes mimicking tree hollows can help conservation of saproxylic beetles ». English. In : *Biodiversity and Conservation* 18.14, p. 3891–3908.
- LAFOND, Valentine (2014). « Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne & compromis production-biodiversité : Une approche par simulation ». Thèse de doct. Grenoble : Université Joseph Fourier.
- LAFOND, Valentine, Guillaume LAGARRIGUES, Thomas CORDONNIER et Benoit COURBAUD (2014). « Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation : effects of group selection and harvesting intensity ». English. In : *Annals of Forest Science* 71.2, p. 173–186.
- LARRÈRE, Catherine et Raphaël LARRÈRE (2009). *Du bon usage de la nature : Pour une philosophie de l'environnement*. Champ essais.
- LARRIEU, Laurent et Alain CABANETTES (2012). « Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests ». English. In : *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 42.8, p. 1433–1445.
- LARRIEU, Laurent, Alain CABANETTES, Antoine BRIN, Christophe BOUGET et Marc DECONCHAT (2014). « Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests : practical information for taxa conservation in forestry ». English. In : *European Journal of Forest Research* 133.2, p. 355–367.
- LARRIEU, Laurent, Alain CABANETTES et Antoine DELARUE (2012). « Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees ». In : *European Journal of Forest Research* 131.3, p. 773–786.
- LEGAY, M., T. CORDONNIER et J.-F. DHÔTE (2008). *Mixing forest resistance to strong winds - in particular mixed species*. fr.
- LEGAY, M., F. MORTIER, P. MENGIN-LECREULX et T. CORDONNIER (2007). « La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements ». In : *Rendez-vous techniques*. Hors-série numéro 3, p. 95–102.
- LENOIR, J., J. C. GÉGOUT, P. A. MARQUET, P. de RUFFRAY et H. BRISSE (2008). « A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century ». en. In : *Science* 320.5884, p. 1768–1771.
- LINDNER, Marcus et al. (2010). « Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems ». In : *Forest Ecology and Management. Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate Selected papers from the conference on "Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health : A Review of Science, Policies and Practices"*, Umeå, Sweden, August 25-28, 2008. 259.4, p. 698–709.

- LUNN, D.J., A. THOMAS, N. BEST et D. SPIEGELHALTER (2000). « WinBUGS – a Bayesian modelling framework : concepts, structure, and extensibility. » In : *Statistics and Computing* 10.4, p. 325–337.
- MICHEL, Alexa K. et Susanne WINTER (2009). « Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. » In : *Forest Ecology and Management* 257.6, p. 1453–1464.
- MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE, DE L'ÉNERGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE (2008). *Arrêté du 17 novembre 2008 fixant la liste des actions éligibles à une contrepartie financière de l'Etat dans le cadre d'un contrat Natura 2000*. Journal Officiel de la République Française. Ministère de l'écologie.
- MOUREY, Jean-Michel et Julien TOUROULT (2010). *Les arbres à conserver pour la biodiversité. Comment les identifier et les désigner ?* Rapp. tech. 3. Office National des Forêts.
- NABUURS, G.J. et al. (2007). *Climate Change 2007 : Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds)]*. Forestry. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA. : Cambridge University Press.
- ONF (2006). *Schéma régional d'aménagement Rhône-Alpes*. Office National des Forêts.
- PAILLET, Yoan, P. LE QUÉAU et B. DODELIN (2009). « Â« Into the wild Â» : Convergences écologiques et sociologiques sur la perception de la naturalité des forêts de Chartreuse ». Français. In : 57-58.
- PARSONS, S., K. J. LEWIS et J. M. PSYLLAKIS (2003). « Relationships between roosting habitat of bats and decay of aspen in the sub-boreal forests of British Columbia ». English. In : *Forest Ecology and Management* 177.1-3, p. 559–570.
- PÉNICAUD, Philippe (2000). « Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France) : typologie de 60 arbres gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées ». In : *Le Rhinolophe*.
- PEYRON, Jean-Luc et Pascal YVON (2011). *Pour une gestion forestière et une filière forêt-bois multifonctionnelles économiquement efficaces, écologiquement viables, socialement acceptables*. Ministère de l'écologie du développement durable et de l'énergie.
- PROSILVA FRANCE (2008). « L'augmentation de la récolte de bois en France et la gestion des risques induits par les changements climatiques ». In : *Lettre de ProSilva France*. Lettre de Pro Silva France 44. Sous la dir. de ProSilva FRANCE, p. 8–10.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2005). *R : A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
- REGNERY, Baptiste, Denis COUVET, Loren KUBAREK, Jean-Francois JULIEN et Christian KERBIRIOU (2013). « Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests ». English. In : *Ecological Indicators* 34, p. 221–230.
- ROBLES, Hugo, Carlos CIUDAD et Erik MATTHYSEN (2011). « Tree-cavity occurrence, cavity occupation and reproductive performance of secondary cavity-nesting birds in oak forests : The role of traditional management practices ». In : *Forest Ecology and Management* 261.8, p. 1428–1435.
- ROMAN-AMAT, Bernard (2007). *Préparer les forêts françaises au changement climatique*. Rapport à M. le Ministre de l'Agriculture, de la pêche et de l'écologie, du développement et de l'aménagement durables. Paris.
- ROSSI, Magali et Daniel VALLAURI (2013). *Evaluer la naturalité. Guide pratique, version 1.2*. WWF. Marseille.
- SCHÜTZ, J.P. (1999). « Close-to-nature silviculture : is this concept compatible with species diversity ? » In : *Forestry* 72.4, p. 359–366.
- SEIDL, Rupert, Werner RAMMER et Manfred J. LEXER (2011). « Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 41, p. 694–706.

- SPEIGHT, M. C. D. (2010). « Species accounts of European Syrphidae (Diptera) 2010 ». In : *Syrph the Net, the database of European Syrphidae* 59, p. 285.
- SUSSE, Roland, Charles ALLEGRINI, Max BRUCIAMACCHIE, Roland BURRUS et France Bois FORÊT (2010). *Le traitement des futaies irrégulières. Valoriser les fonctions multiples de la forêt*. Association Futaie Irrégulière.
- THUNES, Karl H., Fred MIDTGAARD et Ivar GJERDE (2000). « Diversity of coleoptera of the bracket fungus *Fomitopsis pinicola* in a Norwegian spruce forest ». en. In : *Biodiversity & Conservation* 9.6, p. 833–852.
- VIEILLEDENT, Ghislain, Benoît COURBAUD, Georges KUNSTLER et Jean-François DHÔTE (2010). « Mortality of silver fir and Norway Spruce in the Western Alps — a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality ». en. In : *Annals of Forest Science* 67.3, p. 305–305.
- VOIGT, Christian C. et al. (2014). « The trans-boundary importance of artificial bat hibernacula in managed European forests ». English. In : *Biodiversity and Conservation* 23.3, p. 617–631.
- VUIDOT, Aurelie, Yoan PAILLET, Frederic ARCHAUX et Frederic GOSSELIN (2011). « Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats ». English. In : *Biological Conservation* 144.1, p. 441–450.
- WINTER, Susanne et Georg Christian MÖLLER (2008). « Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation ». In : *Forest Ecology and Management* 255.3–4, p. 1251–1261.
- ZILLIOX, Christophe et Frédéric GOSSELIN (2014). « Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests : Variations of the relationship in geographical and ecological space ». In : *Forest Ecology and Management. Mechanisms and predictors of ecological change in managed forests : A selection of papers from the second international conference on biodiversity in forest ecosystems and landscapes* 321, p. 105–116.

Liste des contacts

Nom	Organisme	Fonction	Téléphone	Courriel
Benoît Courbaud	Irstea Grenoble. Unité EMGR	Ingénieur -Chercheur	04 76 76 27 62	benoit.courbaud@irstea.fr
Laurent Larrieu	INRA-CNPF Toulouse. DynaFor	Ingénieur de développement		Laurent.Larrieu@toulouse.inra.fr
Sébastien Laguet	ONF	Agent Patrimonial Chambéry	04 76 76 27 62	sebastien.laguet@onf.fr

Annexes

Annexe A

La base de données Pyrénéenne

Localisation

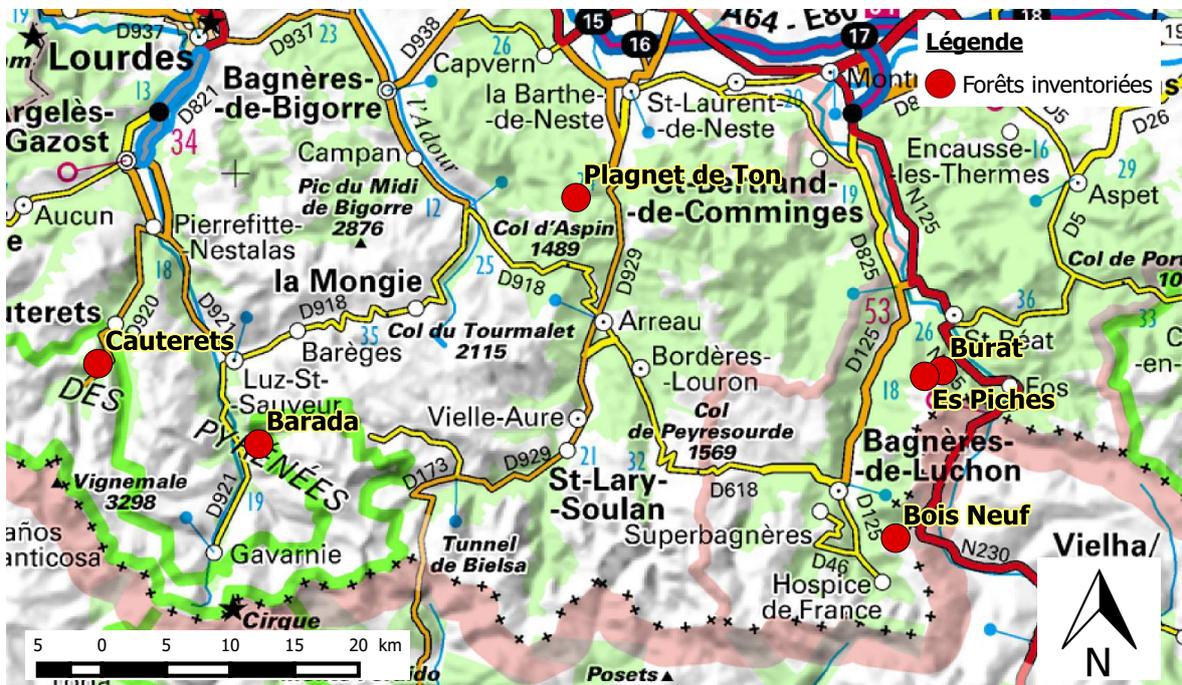
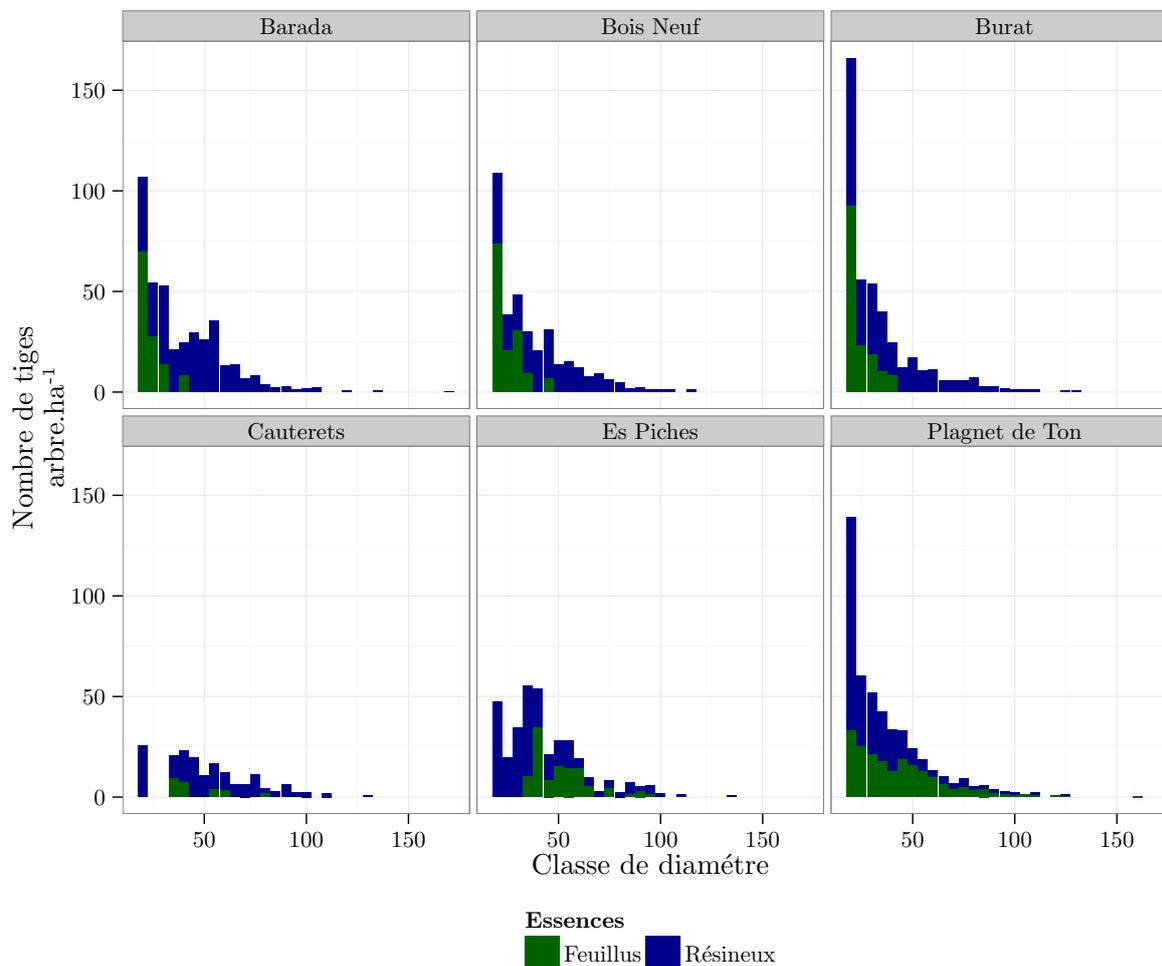


FIGURE A.1 – *Localisation des sites*. Les six sites étudiés se situent dans la partie centrale du massif Pyrénéen. Données du fond de carte : IGN 2014.

Données dendrométriques

La figure A.2 représente les distributions des diamètres par groupes d'essences au sein des massifs. Nous remarquons que si les différents massifs ont des diamètres moyens proches (cf tableau A.1), les distributions des classes de diamètre sont très hétérogènes dans notre échantillon.

Le nombre de placette par cite est également très hétérogène. Cette caractéristique n'a pour nous pas d'importance puisque notre modèle est individu centré.

FIGURE A.2 – *Densité par classe de diamètre dans les forêts pyrénéennes.*

Site	Ndmh	Nplacette	Dm
Barada	76,0	5	57,6
Bois Neuf	148,2	5	56,8
Burat	59,9	9	51,8
Cauterets	52,1	2	69,2
Es Piches	63,6	5	57,5
Plagnet de Ton	112,0	10	56,7

TABLE A.1 – *Données sur les différents sites. Ndmh représente le nombre de DMHs par hectare, Nplacette le nombre de placettes, et Dm le diamètre moyen pour chaque site.*

Annexe B

Analyse de données de survie

En intégrant la relation II.2, on obtient :

$$n(D) = n_0 \exp \left[- \int_0^D h(x) dx \right]$$

avec n_0 le nombre initial d'arbres sans dendromicrohabitat.

Or il est facile de trouver une approximation pour la fonction de survie :

$$l(D) = \frac{n(D)}{n_0}$$

D'où $l(D) = \exp \left[- \int_0^D h(x) dx \right]$

Or $f(D) = \frac{dF(D)}{dD}$

et $F(D) = 1 - l(D)$

ainsi $f(D) = - \frac{d \left(\exp \left[- \int_0^D h(x) dx \right] \right)}{dD}$

$$f(D) = h(D)l(D)$$

Les fonctions caractéristiques des modèles

Si nous considérons le cas général où $h(D)$ est proportionnelle à une puissance réelle du diamètre, comme indiqué dans l'équation (B.1).

$$h(D) = \alpha D^\beta \quad \forall (\alpha, \beta) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \quad (\text{B.1})$$

On obtient les fonctions caractéristiques suivantes :

$$l(D) = e^{-\frac{\alpha}{\beta+1} D^{\beta+1}} \quad (\text{B.2})$$

$$F(D) = 1 - e^{-\frac{\alpha}{\beta+1} D^{\beta+1}} \quad (\text{B.3})$$

$$f(D) = h(D)l(D) \quad (\text{B.4})$$

$$f(D) = \alpha D^\beta e^{-\frac{\alpha}{\beta+1} D^{\beta+1}} \quad (\text{B.5})$$

Si l'on réalise un changement de variable $\beta = k - 1$ et $\alpha = \frac{k}{\lambda^k}$, on obtient l'équation (B.6) qui est la densité de probabilité de **la distribution de Weibull**.

$$f(D) = \frac{k}{\lambda} \left(\frac{D}{\lambda} \right)^{k-1} e^{-\left(\frac{D}{\lambda}\right)^k} \quad \forall (\lambda, k) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \quad (\text{B.6})$$

Nous pouvons donc écrire sous cette forme l'ensemble des fonctions :

$$\boxed{h(D) = \frac{k}{\lambda} \left(\frac{D}{\lambda} \right)^{k-1}} \quad (\text{B.7})$$

$$l(D) = e^{-\left(\frac{D}{\lambda}\right)^k} \quad (\text{B.8})$$

$$F(D) = 1 - e^{-\left(\frac{D}{\lambda}\right)^k} \quad (\text{B.9})$$

Les fonctions du modèle exponentiel et du modèle de Rayleigh sont obtenus en fixant la valeur de k à 1 pour le modèle exponentiel et à 2 pour le modèle de Rayleigh.

Annexe C

Intervalles

En modélisation, et plus généralement en statistique, il est commode d'utiliser des intervalles liés à ce que l'on estime ou ce que l'on prédit. L'intervalle le plus commun est l'intervalle de confiance, qui est souvent utilisé de manière abusive. Afin de présenter un raisonnement clair et précis, il m'a semblé utile de définir ici les différents intervalles que nous utiliserons. Les définitions et méthodes de calcul présentées sont inspirées des ouvrages de GOTELLI et al., 2004 et de CLARK, 2007.

Intervalle de confiance

L'intervalle de confiance est utilisé dans les statistiques inférentielles classiques. Cet intervalle donne des informations sur la valeur théorique du paramètre ciblé, qui selon la théorie classique a une valeur fixe. Il s'agit donc d'un intervalle dans lequel, si le paramètre estimé ne se trouve pas, il y avait une faible probabilité d'observer l'estimation obtenue. Le degré de confiance est le complémentaire de cette faible probabilité. Il est souvent fixé à 95%. *Cette valeur signifie que si l'on pouvait répéter des estimations de même nature 100 fois, en moyenne 5 estimations seraient en dehors de cet intervalle.* Comme la valeur du paramètre est fixée, la probabilité que le paramètre soit dans l'intervalle considéré est soit 0, soit 1. C'est l'intervalle qui est considéré somme aléatoire.

"... one interval generated by a procedure that will give correct intervals 95% of the time" (Antelman).

Dans notre cas, cet intervalle peut être utilisé sur les données observées dans les graphiques. Cependant, il nous paraît difficile de comparer cet intervalle aux intervalles de prédiction et de crédibilité. C'est pourquoi nous avons choisi de ne pas le représenter. Il existe de nombreuses façons de calculer cet intervalle de confiance.

Intervalle de crédibilité bayésien

Dans le cas bayésien, nous obtenons une distribution à postériori pour le paramètre à estimer, il est donc possible de calculer un intervalle sur cette distribution tel que $P(a < \Theta < b) = 95\%$ avec Θ la variable aléatoire réelle décrivant la valeur du paramètre considéré. *ibid.* nomme $[a; b]$ l'intervalle de crédibilité bayésien. Ce dernier peut être obtenu en intégrant directement la densité de probabilité de la loi à postériori. En considérant y la valeur des observations, et θ le paramètre considéré alors $p(\theta|y)$ est la densité de probabilité de la loi à posteriori de θ . L'intervalle $[\theta_i; \theta_u]$ est un intervalle de crédibilité bayésien si et seulement si

$$\int_{\theta_i}^{\theta_u} p(\theta|y)d\theta = 1 - \alpha$$

Généralement, on prend $\alpha = 0,05$. Notons que dans le cas où la densité à posteriori des paramètres ne peut être exprimée de manière analytique (dans le cas de lois apriories dites non conjuguées) nous ne pouvons identifier d'expression analytique pour cet intervalle. Dans le cas d'un modèle ayant plus d'un paramètre, il est nécessaire de considérer des couples liées de paramètres, nous pouvons alors représenter **la surface de crédibilité bayésienne**.

Intervalle de prédiction

Les deux précédents intervalles concernent les valeurs estimées des paramètres, **l'intervalle de prédiction quant à lui concerne l'observation**. Cet intervalle définit les limites entre lesquelles une nouvelle observation y' (qui appartient à la même population statistique que les y) prendra sa valeur. Il s'applique à une valeur prédite par le modèle ajusté sur les données observées. L'exemple le plus parlant est une valeur prédite par le modèle qui n'a pas été collectée.

Cet intervalle donne une fourchette de valeurs sur les prédictions qui ne correspond pas à un intervalle sur les paramètres.

Annexe D

Estimation des paramètres

Paramètres de WinBUGS

Pour les différents modèles analysés nous avons utilisé les mêmes paramètres dans le logiciel WinBUGS. Ces paramètres sont indiqués dans le tableau D.1. Un exemple de script est disponible dans cette annexe, des scripts plus complets sont sur le site GitHub¹.

Dénomination WinBUGS	Signification	Valeur
n.chains	nombre de chaînes de Markov	3
n.iter	nombre de valeurs par chaîne	10 000
n.burnin	nombre de valeurs attribuées à la partie transitoire	100
n.thin	période d'enregistrement des valeurs	1

TABLE D.1 – *Paramètres d'entrée de WinBUGS*

Les valeurs d'initialisation des paramètres sont 1 pour k et 100 pour λ .

Qualité de la détermination des distributions à postériori

La convergence ou non de l'échantillonnage de Gibbs s'observe au travers d'un indice noté \hat{R} , et graphiquement.

La partie transitoire n'est pas prise en compte dans la détermination des distributions à postériori. Nous remarquons sur la figure D.1 que l'échantillonnage MCMC converge bien pour les trois chaînes autour des mêmes valeurs.

	mean	sd	2.5%	25%	50%	75%	97.5%	Rhat	n.eff
lambda[1]	49,81	3,15	43,87	47,71	49,71	51,79	56,41	1,00	30 000
lambda[2]	88,53	3,78	82,10	85,86	88,21	90,83	96,85	1,00	16 000
k[1]	1,27	0,18	0,92	1,14	1,26	1,39	1,64	1,00	19 000
k[2]	1,99	0,18	1,65	1,87	1,99	2,12	2,34	1,00	30 000
deviance	1 327,25	3,20	1 323,00	1 325,00	1 327,00	1 329,00	1 335,00	1,00	30 000

TABLE D.2 – *Tableau récapitulatif de l'échantillonnage MCMC pour le modèle λ_i du modèle $P_{dmh} = f(DBH; \text{Groupe d'Essences})$. Les valeurs indiquées pour les paramètres et la déviance sont : la moyenne, l'écart type, les quantiles 2,5%, 25%, 50%, 75% et 97,5%, \hat{R} , et le nombre de valeurs sauvegardées pour chaque paramètre.*

Le tableau D.2 nous donne un résumé de l'échantillonnage par MCMC. \hat{R} nous permet de vérifier la convergence de l'algorithme, d'après GELMAN et al., 2013 si $\hat{R} < 1,1$ alors nous

1. <https://github.com/CyrillePu/DynDendroHab.git>

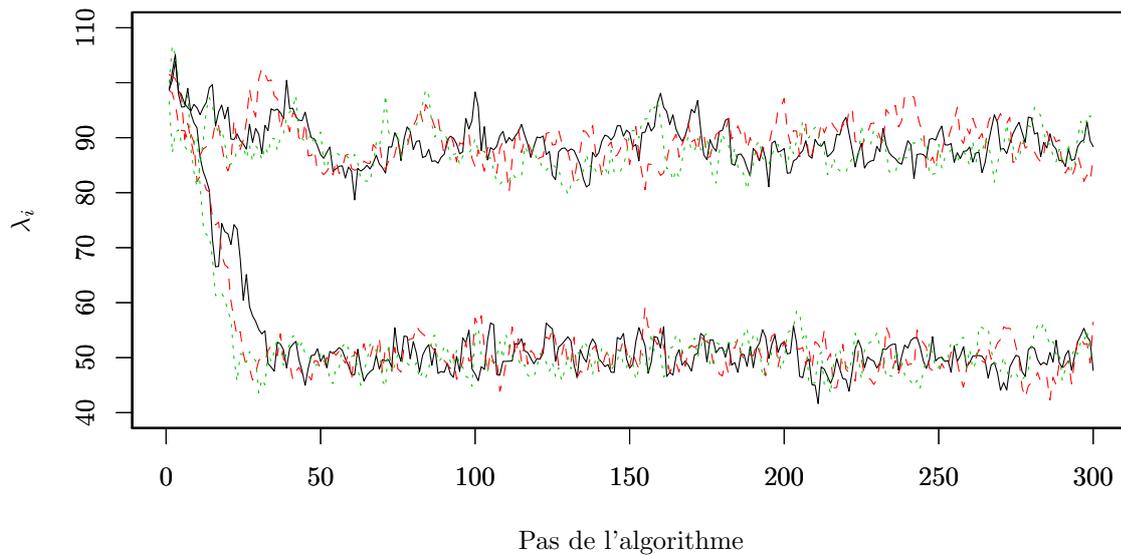


FIGURE D.1 – *Convergence de l’algorithme MCMC*. Pour les paramètres λ_i du modèle $P_{dmh} = f(DBH; \text{Groupe d'Essences})$. Les 300 premières itérations de l’algorithme sont représentées, dont la partie transitoire. Les différentes courbes représentent les différentes chaînes.

pouvons considérer que l’algorithme converge.

Dans notre cas les deux critères accréditent la convergence de l’algorithme dans tous les modèles que nous présentons. Les distributions à postériori sont donc de «bonne qualité».

Script

```
###Analyse Bayésienne par MCMC###
library(R2OpenBUGS)
rm(list=ls())

#Choisir les données : soit issues d’une simulation, soit issues d’observations
load("../Data/dmh_LLarrieu.RData")

#sélection des variables à analyser
DBH <- data$DBH
DMH <- data$Pdmh
Ess <- as.factor(data$EssType)

ess <- as.numeric(Ess) #il faut que les données d’entrées soit en format numeric

#Dans l'ensemble des scripts R les notations respectent les notations utilisées
#pour développer la théorie.
#Certaines modifications ont été nécessaires : p remplace F

###Echantillonnage de Gibbs sous Winbugs###
#On cherche maintenant à retrouver lambda et k

#écriture du modèle et assignation dans une fonction
```

```

model<-function()
{
  # Priors sur les paramètres
  #lambda ~ dgamma(r.l, mu.l)

  for (i in 1:nEss){
    lambda[i] ~ dgamma(r.l, mu.l)
    k[i] ~ dgamma(r.k, mu.k)
  }

  M.lambda <- 100      #valeur moyenne de lambda
  V.lambda <- 500     #variance de lambda
  r.l <- pow(M.lambda, 2)/V.lambda
  mu.l <-M.lambda/V.lambda

  M.k <- 2
  V.k <- 4
  r.k <- pow(M.k, 2)/V.k
  mu.k <- M.k/V.k

  # vraisemblance, pi correspond à 1-li=F
  for(i in 1:nobs){
    DMH[i] ~ dbern(p[i])
    p[i] <- 1-exp(-pow(DBH[i]/lambda[ess[i]], k[ess[i]]))
  }
}

# Définition des données d'entrée
win.data <- list(DMH = DMH,
                nobs = length(DMH),
                nEss = nlevels(Ess),
                DBH = DBH,
                ess=ess)

# Initialisation des paramètres à déterminer
inits <- function()
  list (lambda <- c(1, 1, 1), k <- c(2, 2, 2))

# Paramètres à déterminer, de sorties
params <- c( "lambda", "k")

# Paramètres de WinBUGS
nc <- 3      # Nombre de trajectoires (ou de chaînes de Markov)
ni <- 10000  # Nombre total de valeurs pour chaque chaîne de Markov
nb <- 100 # Nombre de valeurs attribuées à la partie transitoire
          # de la chaîne de Markov (premières valeurs de chaque chaîne)
          # ("burn-in phase")
nt <- 1 # Période (au sens mathématique; ou fréquence) de sauvegarde
        # des paramètres ("thinning rate")

# Lancement de l'échantillonnage et appel de WinBUGS

```

```
out <- bugs(data = win.data, inits = inits, parameters.to.save = params,
            model.file = model, n.thin = nt, n.chains = nc,
            n.burnin = nb, n.iter = ni, debug = T, DIC = TRUE,
            working.directory = getwd(), bugs.directory="C:/WinBUGS14")
out$Ess <- levels(Ess) #enregistrement du vecteur levels des essences

saveRDS(out, file="../Results/MCMC1_exemple.rds")
```

Annexe E

Valeurs des distributions a posteriori

	Feuillus		Résineux	
	λ	k	λ	k
Quantile 2,5 %	43,87	0,92	82,10	1,65
Quantile 50 %	49,71	1,26	88,21	1,99
Quantile 97,5 %	56,41	1,64	96,85	2,34
Moyenne	49,81	1,27	88,53	1,99
Variance	9,94	0,03	14,26	0,03
Covariance	0,02	0,02	-0,47	-0,47

TABLE E.1 – *Quantiles des distributions a posteriori pour le modèle de Weibull et statistiques élémentaires*

Les distributions déterminées par l'échantillonnage MCMC peuvent être approchées en utilisant une loi normale bivariée :

$$\mathcal{N}(M; \Sigma)$$

avec M le vecteur des moyennes et Σ la matrice de covariance du couple de paramètres (λ_i, k_i) associé à l'espèce i .

Annexe F

Analyse en composante principale des sites

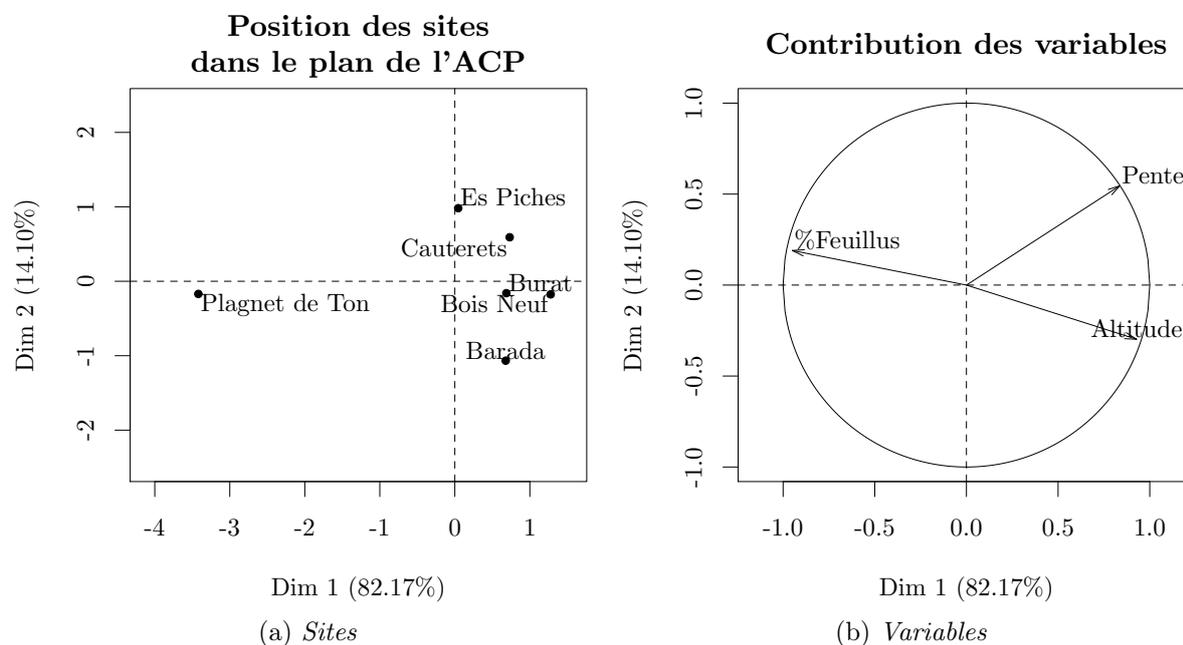


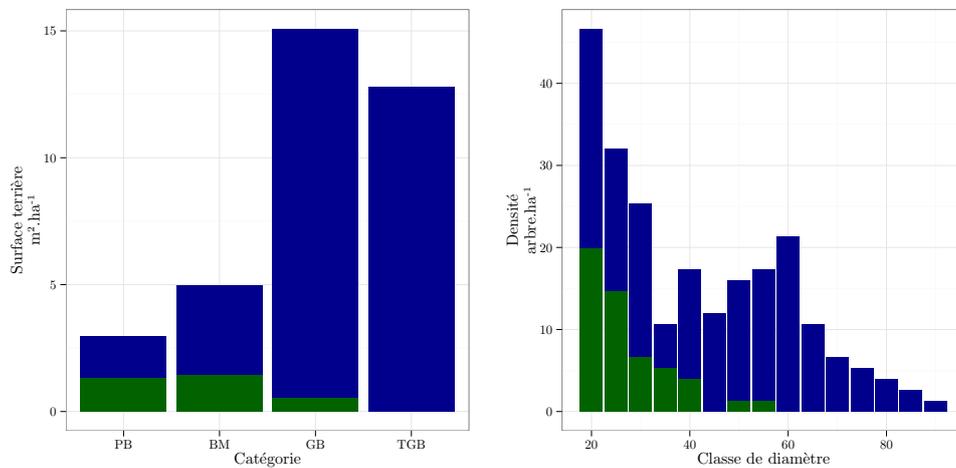
FIGURE F.1 – *ACP*

Une ACP a été réalisée à partir des données topographiques et de la proportion d'essences feuillus dans la surface terrière des peuplements.

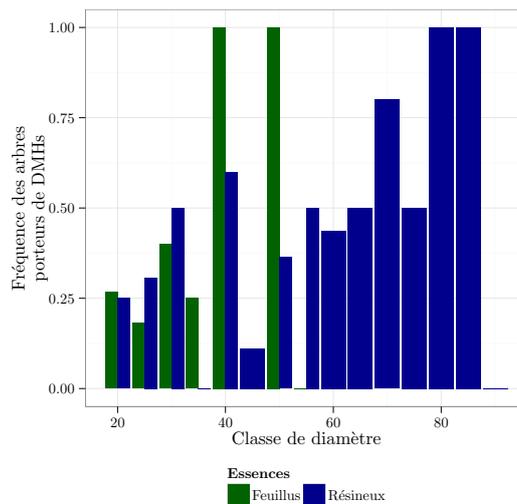
Nous remarquons une opposition forte entre d'une part la pente et l'altitude et d'autre part la proportion de feuillus dans la surface terrière des peuplements. Ceci correspond aux observations faites sur les distributions des paramètres.

Annexe G

Données dendrométriques du marteloscope de La Motte Servolex



(a) Distribution de la surface terrière par catégories de bois. (b) Distribution de la densité par classes de diamètre.



(c) Fréquence des arbres porteurs de DMHs en fonction de leur classe de diamètre.

FIGURE G.1 – Variables dendrométriques du peuplement de La Motte Servolex.

