



UNIVERSITE
LOUIS PASTEUR
STRASBOURG

Laboratoire des Sciences de l'Image,
de l'Informatique et de la Télédétection
LSIIT-UPRESA 7005



CENTRE NATIONAL
DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

GRTS

GRUPE DE RECHERCHES EN TELEDETECTION & SPATIALISATION

THESE

présentée pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE LOUIS PASTEUR - STRASBOURG I

en SCIENCES DU VIVANT

par Christophe LETT

**Modélisation et simulation de la dynamique des écosystèmes forestiers :
des modèles agrégés aux modèles individuels spatialisés**

le 3 novembre 1999

devant le jury composé de :

M. Luc ABBADIE	Président du jury
M. François BLASCO	Rapporteur externe
M. Jean-Claude MENAUT	Rapporteur externe
M. Marcel RAFFY	Directeur de thèse
M. Dominique SCHWARTZ	Rapporteur interne
Mme. Catherine SILBER	Examinatrice
M. Jean-Michel WALTER	Examinateur

Remerciements

J'ai eu la chance d'effectuer ma thèse de doctorat autour du thème de la modélisation dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire, mélange de mathématique, d'informatique et d'écologie, et d'être co-dirigé par trois spécialistes de chacun de ces domaines : Monsieur Marcel Raffy, professeur à l'École Nationale Supérieure des Arts et Industries de Strasbourg, directeur du Groupe de Recherches en Télédétection et Spatialisation de Strasbourg, Madame Catherine Silber, maître de conférences au Département d'Informatique de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, et Monsieur Jean-Michel Walter, maître de conférences à la Faculté des Sciences de la Vie de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg. Je tiens à les remercier chaleureusement tous les trois pour leur soutien. Je n'oublierai pas ces trois années passées auprès d'eux.

J'ai pris l'habitude de dire que Marcel Raffy est un puits à idées. On peut puiser chez lui jour après jour des idées neuves et originales sur à peu près n'importe quel sujet, et c'est très stimulant. Son sens aigu de la convivialité transforme la moindre réunion de travail en partie de plaisir : il a toujours une boîte de bretzels à disposition ; j'avoue que ça donne des conditions de travail tout à fait enviables.

Catherine Silber m'a beaucoup apporté par sa disponibilité et sa gentillesse au quotidien. Elle est intervenue de façon importante dans la partie informatique du travail, et aussi dans la phase de rédaction, ses suggestions très pertinentes ayant largement contribué à améliorer la qualité de ce mémoire. Ah ! Les longues soirées d'hiver à lire le code du modèle SORTIE ! Sans sa persévérance, je n'aurais jamais trouvé le courage d'aller jusqu'au bout.

Jean-Michel Walter m'a beaucoup impressionné d'emblée par sa capacité à maîtriser aussi bien les concepts écologiques que les outils mathématiques et informatiques. Dans une activité de modélisation, la présence d'une personne possédant, comme lui, cette double compétence, facilite grandement le travail. Quand Jean-Michel Walter parle de la nature ou de ses voyages, la clarté et la précision de son discours donnent l'impression d'écouter un conteur. C'est ... formidable !

Toute ma reconnaissance à Monsieur Luc Abbadie, directeur de recherches au CNRS, directeur adjoint du laboratoire Fonctionnement et Évolution des Systèmes Biologiques

de l'École Normale Supérieure de Paris, Monsieur François Blasco, directeur de recherches au CNRS, directeur du Laboratoire d'Écologie Terrestre de Toulouse, Monsieur Jean-Claude Menaut, directeur de recherches au CNRS, directeur du Centre d'Études Spatiales de la Biosphère de Toulouse, et Monsieur Dominique Schwartz, directeur de recherches à l'IRD, directeur du Centre d'Études et de Recherches Éco-Géographiques de Strasbourg, qui ont accepté de faire partie de mon jury.

Un grand merci aux autres chercheurs du GRTS : Jean-Claude Pion, qui sait réparer les PC, avec l'humour et la bonne humeur en prime, même s'il ne cache pas sa préférence pour les machines Unix (Jean-Claude, la conclusion générale de ton têtard préféré c'est page 217) ; Denis Blamont, qui, lui, affiche un penchant assez net pour les Mac, et anime l'équipe avec son entrain et ses joutes verbales avec Marcel Raffy. Thank you very big !

Merci aussi à Bruno Ambroise, du CEREG, pour son aide précieuse et ses commentaires sur la partie bilan hydrologique - bilan hydrique.

Merci encore aux collègues du GRTR, du SERTIT, d'ERMITE, et à Marie-Claire Hantsch, secrétaire du LSIIT.

Je voudrais remercier les personnes qui m'ont consacré un peu de leur temps pour m'emmener en forêt : Patricia Balcar, Roland Stein, Jean-Michel Walter, MM. Rose et Patzewitz dans la Réserve Naturelle Mummelskopf, Rhinland-Pfalz, Allemagne ; Christophe Panaiotis dans la Réserve de l'homme et de la biosphère de la vallée du Fango, Corse ; Danielle Marceau et Patrick Dubé dans la Réserve Naturelle de Duchesnay, Sainte Catherine de la Jacques Cartier, Québec, Canada ; Jean Trautmann et Kamel Soudani dans la forêt de Haguenau et dans la forêt de Hunebourg, Bas-Rhin ; Annick Schnitzler dans la forêt du Hengstberg, Bas-Rhin. Ce sont toutes des personnes passionnées et passionnantes.

Enfin, merci à ma famille, à mes amies, à mes amis, en particulier à Géraldine, Manu et Mounir, d'avoir si bien supporté mes histoires de thèse et les chansons de Georges Brassens.

Il vivait en dehors des chemins forestiers,
Ce n'était nullement un arbre de métier,
Il n'avait jamais vu l'ombre d'un bûcheron,
Ce grand chêne fier sur son tronc.

Il eût connu des jours filés d'or et de soie
Sans ses proches voisins, les pires gens qui soient,
Des roseaux mal pensant, pas même des bambous,
S'amusant à le mettre à bout.

Du matin jusqu'au soir ces petits rejets,
Tout juste cann's à pêch', à peine mirlitons,
Lui tournant tout autour chantaient, *in extenso*,
L'histoire du chêne et du roseau.

Et, bien qu'il fût en bois (les chênes, c'est courant),
La fable ne le laissait pas indifférent.
Il advint que, lassé d'être en butte aux lazzi,
Il se résolut à l'exi(l).

A grand-peine il sortit ses grands pieds de son trou
Et partit sans se retourner ni peu ni prou.
Mais, moi qui l'ai connu, je sais bien qu'il souffrit
De quitter l'ingrate patri'.

A l'oré' des forêts, le chêne ténébreux
A lié connaissance avec deux amoureux.
«Grand chêne, laisse-nous sur toi graver nos noms...»
Le grand chêne n'a pas dit non.

Quand ils eur'nt épuisé leur grand sec de baisers,
Quand, de tant s'embrasser, leurs becs furent usés,
Ils ouïrent alors, en retenant des pleurs,
Le chêne contant ses malheurs.

«Grand chêne, viens chez nous, tu trouveras la paix,
Nos roseaux savent vivre et n'ont aucun toupet,
Tu feras dans nos murs un aimable séjour,
Arrosé quatre fois par jour.»

Cela dit, tous les trois se mirent en chemin,
Chaque amoureux tenant une racine en main.
Comme il semblait content ! Comme il semblait heureux !
Le chêne entre ses amoureux.

Au pied de leur chaumière ils le firent planter.
Ce fut alors qu'il commença de déchanter
Car, en fait d'arrosage, il n'eut rien que la pluie,
Des chiens levant la patt' sur lui.

On a pris tous ses glands pour nourrir les cochons,
Avec sa belle écorce on a fait des bouchons,
Chaque fois qu'un arrêt de mort était rendu,
C'est lui qui' héritait du pendu.

Puis ces mauvaises gens, vandales accomplis,
Le coupèrent en quatre et s'en firent un lit.
Et l'horrible mégère ayant des tas d'amants,
Il vieillit prématurément.

Un triste jour, enfin, ce couple sans aveu
Le passa par la hache et le mit dans le feu.
Comme du bois de caisse, amère destinée !
Il périt dans la cheminée.

Le curé de chez nous, petit saint besogneux,
Doute que sa fumé' s'élève jusqu'à Dieu.
Qu'est-c' qu'il en sait, le bougre, et qui donc lui a dit
Qu'y a pas de chêne en paradis ? (*bis*)

Georges BRASSENS Le grand chêne ¹

¹ Cette chanson illustre à quel point les interactions de voisinage peuvent avoir une influence dramatique sur la dynamique du chêne ...

Table des matières

INTRODUCTION GÉNÉRALE	13
1. LE CONCEPT DE MODÉLISATION	19
1.1. INTRODUCTION	19
1.2. QU'EST-CE QU'UN MODÈLE ?	19
1.3. A QUOI SERT UN MODÈLE ?	20
1.4. SYNOPSIS DE LA DÉMARCHE À SUIVRE	21
1.5. CONCLUSION	22
2. ANALYSE DES MODÈLES AGRÉGÉS DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS	23
2.1. INTRODUCTION	23
2.2. LES MODÈLES LOGISTIQUES	23
2.2.1. LA COMPÉTITION	23
2.2.2. MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE D'UNE POPULATION	24
2.2.3. MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE D'UN PEUPLEMENT	28
2.2.4. COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE ET COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE	29
2.2.5. STRATÉGIES BIODÉMOGRAPHIQUES ET SUCCESSION	33
2.2.6. COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE ET MUTUALISME	35
2.2.7. COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE ET PRÉDATION	36
2.3. LES MODÈLES MARKOVIENS	38
2.3.1. DÉFINITION ET PROPRIÉTÉS DES CHAÎNES DE MARKOV HOMOGENES	38
2.3.2. QUELQUES EXEMPLES D'APPLICATION EN DYNAMIQUE FORESTIÈRE	41
2.3.3. LES MATRICES DE LESLIE	43
2.4. L'ESPACE DANS LES MODÈLES AGRÉGÉS	44
2.4.1. LES MODÈLES DE RÉACTION-DIFFUSION	44
2.4.2. LES MODÈLES LOGISTIQUES MULTISITES	46
2.4.3. LES MATRICES DE LESLIE MULTISITES	47
2.4.4. LES MODÈLES D'OCCUPATION DE SITES	48
2.4.4.1. Le modèle de Levins	48
2.4.4.2. Le modèle de loterie	49

2.5. LIMITES DES MODÈLES AGRÉGÉS	50
2.6. CONCLUSION	51
<u>3. ANALYSE DES MODÈLES INDIVIDUELS DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS</u>	<u>53</u>
3.1. INTRODUCTION	53
3.2. POURQUOI UTILISER UN MODÈLE CENTRÉ INDIVIDU ?	53
3.3. MODÈLES PAR TROUÉE EN DYNAMIQUE FORESTIÈRE	56
3.3.1. DES MODÈLES HYBRIDES	56
3.3.2. LA DYNAMIQUE DES TROUÉES ("GAP PHASE DYNAMICS")	57
3.3.2.1. Stratégies biodémographiques et traits biologiques	57
3.3.2.2. Rôle des trouées dans la dynamique forestière	59
3.3.2.2.1. Qu'est-ce qu'une trouée ?	59
3.3.2.2.2. Trouée et succession	60
3.3.2.2.3. Trouée, éco-unité et mosaïque forestière	61
3.3.2.3. Dynamique des trouées et dynamique des peuplements insulaires	62
3.3.3. STRUCTURE COMMUNE AUX MODÈLES PAR TROUÉE	64
3.3.4. LES MODÈLES JABOWA-I ET JABOWA-II	65
3.3.4.1. Croissance des arbres en conditions optimales	65
3.3.4.2. Facteurs limitant la croissance	67
3.3.4.2.1. La lumière	67
3.3.4.2.2. La température	69
3.3.4.2.3. L'eau	70
3.3.4.2.4. Les éléments chimiques	71
3.3.4.2.5. L'espace	73
3.3.4.2.6. Effet de l'ensemble des facteurs limitants sur la croissance	73
3.3.4.3. Mortalité	74
3.3.4.4. Régénération	75
3.3.5. LE MODÈLE FORET	77
3.3.6. LIMITES DES MODÈLES PAR TROUÉE	79
3.4. QUELQUES MODÈLES DE DYNAMIQUE FORESTIÈRE SPATIALISÉS	81
3.5. CONCLUSION	83

4.1. INTRODUCTION	85
4.2. LES RÉSEAUX D'AUTOMATES CELLULAIRES	85
4.2.1. DÉFINITION FORMELLE	85
4.2.2. QUELQUES EXEMPLES	87
4.2.2.1. Réseau d'automates cellulaires déterministes à une dimension, deux états, et de voisinage de rayon 1	87
4.2.2.2. Réseau d'automates cellulaires stochastiques à une dimension, deux états, et de voisinage de rayon 1	90
4.2.2.3. Réseau d'automates cellulaires déterministes à deux dimensions, deux états, et de voisinage de Moore : le "jeu de la vie" de Conway	91
4.2.3. ANALOGIE RÉSEAU D'AUTOMATES CELLULAIRES - ÉQUATION DE DIFFUSION DISCRÉTISÉE	92
4.2.4. UTILISATION DES RÉSEAUX D'AUTOMATES CELLULAIRES DANS DES DOMAINES VARIÉS	98
4.2.5. UTILISATION DES RÉSEAUX D'AUTOMATES CELLULAIRES POUR LA MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE	100
4.2.6. SYNTHÈSE	106
4.3. SPATIALISATION D'UN MODÈLE PAR TROUÉE EN UTILISANT UN RÉSEAU D'AUTOMATES CELLULAIRES	107
4.3.1. CARACTÉRISTIQUES STRUCTURELLES DU RÉSEAU	107
4.3.1.1. Topologie	107
4.3.1.2. Voisinage	108
4.3.1.3. Conditions au bord	108
4.3.2. CARACTÉRISTIQUES FONCTIONNELLES DU RÉSEAU	110
4.3.2.1. Liste des états	110
4.3.2.2. Situation initiale	111
4.3.2.3. Règles de transition	111
4.4. SPATIALISATION D'UN MODÈLE PAR TROUÉE EN UTILISANT UN MODÈLE CENTRÉ INDIVIDU	114
4.4.1. VOISINAGE	115
4.4.2. CONDITIONS AU BORD	116
4.4.3. CROISSANCE	116

4.4.4. MORT	117
4.4.5. NAISSANCE	117
4.5. IMPLÉMENTATION, PARAMÉTRISATION ET SIMULATION	117
4.6. RÉSULTATS COMPARÉS DES DEUX MODÈLES	119
4.6.1. EVOLUTIONS TEMPORELLES	119
4.6.2. DISTRIBUTIONS SPATIALES	122
4.7. AVANTAGES ET INCONVÉNIENTS DE CHAQUE APPROCHE	131
4.8. CONCLUSION	132
5. VERS UNE SIMULATION À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE	135
5.1. INTRODUCTION	135
5.2. MODÈLE DE CALCUL DU RAYONNEMENT SOLAIRE SPATIALISÉ TENANT COMPTE DE LA TOPOGRAPHIE	135
5.2.1. CALCUL DE LA POSITION DU SOLEIL DANS LE CIEL À UN INSTANT DONNÉ	135
5.2.2. CALCUL DU RAYONNEMENT GLOBAL INSTANTANÉ REÇU AU SOL PAR UNE SURFACE HORIZONTALE	136
5.2.2.1. Rayonnement direct	137
5.2.2.2. Rayonnement diffus	138
5.2.2.3. Rayonnement global	139
5.2.3. EFFET DE LA TOPOGRAPHIE SUR LE RAYONNEMENT GLOBAL INSTANTANÉ REÇU AU SOL	140
5.2.4. CALCUL DU RAYONNEMENT PAR GLOBAL INSTANTANÉ REÇU AU SOL	142
5.2.5. INTÉGRATION DANS LE TEMPS POUR LA PÉRIODE VÉGÉTATIVE	144
5.2.6. RÉSULTATS	145
5.2.6.1. En utilisant un relief modélisé	145
5.2.6.2. En utilisant un relief réel	147
5.2.6.2.1. "Mummelskopf"	147
5.2.6.2.2. "Schnepfenriedkopf"	148
5.2.7. COUPLAGE AVEC LE MODÈLE DE DYNAMIQUE FORESTIÈRE	150
5.2.8. EFFETS DES NUAGES	153
5.3. MODÈLE DE BILAN HYDROLOGIQUE – BILAN HYDRIQUE SPATIALISÉ TENANT COMPTE DE LA TOPOGRAPHIE	154
5.3.1. BILAN HYDROLOGIQUE	154
5.3.1.1. Indice topographique	155

5.3.1.2. Gestion des Réserves	157
5.3.1.2.1. Réserves utilisables par les végétaux	157
5.3.1.2.2. Réserves hypodermiques	159
5.3.1.2.3. Réserves hydrologiques	162
5.3.1.2.4. Bilan des réserves	163
5.3.2. BILAN HYDRIQUE	165
5.3.3. COUPLAGE AVEC LE MODÈLE DE DYNAMIQUE FORESTIÈRE	168
5.4. EFFETS DE LA RÉOLUTION DU MODÈLE NUMÉRIQUE DE TERRAIN	170
5.5. CONCLUSION	171
<u>6. SENSIBILITÉ ET VALIDATION DES MODÈLES</u>	<u>173</u>
6.1. INTRODUCTION	173
6.2. SENSIBILITÉ DES MODÈLES	173
6.2.1. SENSIBILITÉ AUX CONDITIONS INITIALES	173
6.2.1.1. Systèmes chaotiques	173
6.2.1.2. Sensibilité des modèles logistiques	174
6.2.1.3. Sensibilité des modèles markoviens	175
6.2.1.4. Sensibilité du réseau d'automates cellulaires	179
6.2.2. SENSIBILITÉ AUX VALEURS DES PARAMÈTRES	181
6.2.2.1. Sensibilité des modèles logistiques	181
6.2.2.2. Sensibilité des modèles markoviens	183
6.2.2.3. Sensibilité des modèles individuels	183
6.2.2.3.1. Sensibilité aux paramètres des modèles par trouée	184
6.2.2.3.2. Sensibilité aux paramètres de spatialisation	185
6.2.3. SENSIBILITÉ AUX CONDITIONS AUX LIMITES ET ERGODICITÉ	194
6.3. VALIDATION DES MODÈLES	199
6.3.1. DANS QUELLES MESURES PEUT-ON VALIDER LES MODÈLES ?	199
6.3.2. DYNAMIQUE TEMPORELLE À ÉCHELLE GLOBALE	200
6.3.2.1. Succession écologique	200
6.3.2.2. Distribution des classes diamétriques	201
6.3.2.3. Relations d'auto-éclaircie	201
6.3.3. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE À ÉCHELLE LOCALE	208
6.3.4. DISTRIBUTION SPATIALE À ÉCHELLE GLOBALE	211
6.4. CONCLUSION	214

CONCLUSION GÉNÉRALE **217**

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES **221**

INDEX **231**

Introduction générale

Le travail entrepris dans le cadre de cette thèse de doctorat concerne la modélisation et la simulation de la dynamique des écosystèmes forestiers. Il s'inscrit dans un projet visant à développer un ou plusieurs modèles permettant de répondre à un certain nombre de questions concernant la biodiversité des peuplements forestiers.

Quatre hypothèses théoriques concernant les facteurs favorisant le maintien de la richesse spécifique sont avancées (Tilman, 1999) :

(i) un régime d'impact de l'environnement très faible favorise les espèces compétitrices, un régime très fort favorise les espèces opportunistes, un régime moyen permet leur coexistence ("intermediate disturbance hypothesis").

(ii) l'existence de zones refuges pour les espèces rares permet leur maintien ("spatial heterogeneity hypothesis").

(iii) les interactions entre les réseaux trophiques, par exemple entre les producteurs et les consommateurs primaires, l'herbivorie sélective des semis des espèces non rares favorisant les semis des espèces rares ("interaction among trophic levels hypothesis").

(iv) le recrutement local parmi peu d'individus laisse la possibilité qu'aucun individu des espèces les mieux adaptées ne soit présent au bon moment ("recruitment limitation hypothesis").

Quelles sont, parmi ces hypothèses, les plus fondamentales, dans le cas de forêts tropicales, tempérées, faiblement ou fortement anthropisées ? Existe-t-il une taille optimale des zones forestières à protéger pour assurer le maintien de leur richesse spécifique ? Y a-t-il des seuils de survie des espèces vis-à-vis d'interventions humaines et/ou naturelles ? Quelles sont les conséquences de la diffusion dans un groupement forestier d'une nouvelle espèce, d'un nouveau parasite ? Ces questions restent sans réponse, essentiellement parce que la dynamique forestière se déroule sur des échelles temporelles très longues comparée à l'échelle humaine.

Les modèles de simulation de la dynamique forestière permettent-ils de répondre à de telles questions ? La modélisation de la dynamique des systèmes biologiques s'est longtemps cantonnée dans une approche analytique ou probabiliste où les mathématiques

trouvaient une application des calculs différentiels et matriciels. Le développement récent des techniques informatiques a permis l'essor de concepts adaptés à l'étude de la dynamique des systèmes complexes. "Un système complexe est un système formé de nombreux éléments différents en interaction" (Weisbuch, 1989 page 15). De nombreux systèmes sont complexes : le système cérébral, les systèmes informatiques, les systèmes socio-économiques, et, bien sûr, les systèmes biologiques. L'effervescence autour de la modélisation de la dynamique des systèmes complexes a ouvert des perspectives grandissantes de nouvelles approches pour la modélisation de la dynamique des systèmes biologiques, telles que les réseaux d'automates cellulaires ou les systèmes multi-agents. De tels développements s'inscrivent dans le contexte de la révolution technologique et conceptuelle qui caractérise l'écologie depuis ces dernières années (Legay et Barbault, 1995).

Le projet est très ambitieux et dépasse largement le cadre d'une seule thèse de doctorat de trois années, mais pour l'initier, il s'agit d'abord d'étudier les potentialités et les limites respectives de tout un ensemble de modèles allant des modèles de dynamique des populations agrégés aux modèles individuels spatialisés. Ainsi, après avoir introduit le concept de modèle dans un cadre général, on se place dans le contexte de la modélisation de la dynamique des populations, puis plus spécifiquement dans celui de la modélisation de la dynamique forestière, au niveau de l'eco-unité d'abord, puis au niveau de la mosaïque forestière, au niveau du paysage, enfin. Le mémoire comporte six chapitres, dont les contenus vont à présent être détaillés.

Dans le chapitre 1, quelques éléments de réponse aux questions suivantes sont apportés : qu'est-ce qu'un modèle ? A quoi sert un modèle ? Quelle est la démarche à suivre dans une problématique de modélisation ?

Les premiers efforts de modélisation en dynamique des populations se sont concentrés vers des modèles où l'on manipule une variable agrégée caractéristique de la population considérée dans son ensemble, par exemple la densité. Ces modèles, que nous appelons modèles agrégés de dynamique des populations, sont analysés au chapitre 2. Ils s'appuient sur une équation différentielle ou sur plusieurs équations différentielles

couplées (modèle logistique, modèle de Lotka-Volterra), ou sur une matrice de transition (modèle markovien). Un pas vers le réductionnisme consiste à considérer différentes classes d'âge au sein d'une même population et conduit à un modèle matriciel de Leslie. L'espace est parfois introduit dans ces modèles, soit sous forme continue comme dans les modèles de réaction-diffusion, où les populations diffusent dans l'espace, soit sous forme discrète comme dans les modèles logistiques multisites, ou les matrices de Leslie multisites, où les phénomènes d'émigration et d'immigration entre les populations de différents sites sont considérés.

Des modèles plus mécanistes, où sont modélisés explicitement les objets de compétition (les ressources) et un mécanisme (l'utilisation de ces ressources par les individus, la réponse des organismes à ces ressources), ont ensuite été développés ("resource-response approach", ou approche ressource-réponse). Dans le cadre de la modélisation de la dynamique forestière, il s'agit des modèles par trouée. Les modèles par trouée sont plus connus sous leur nom anglo-saxon de "gap models" ou encore sous la classification de modèles type JABOWA-FORET, du nom des deux premiers modèles par trouée développés au cours des années 70. Il s'agit de modèles où l'individu est l'entité élémentaire manipulée. Ces modèles, que nous appelons modèles individuels de dynamique des populations, sont analysés au chapitre 3. Ils sont non spatialisés puisqu'ils modélisent la dynamique d'une parcelle forestière de petite taille où chaque individu interagit avec tous les autres. Un individu possède un certain nombre d'attributs (espèce, diamètre à hauteur de poitrine, hauteur, surface foliaire) qui sont utilisés pour déterminer la compétition entre les individus de la parcelle pour les ressources du milieu (lumière, eau, éléments nutritifs, espace). La dynamique modélisée est basée sur les processus de naissance, de croissance, de compétition et de mortalité des individus. Ces modèles ont donc, dès le départ, une base écophysiological, démographique et communautaire (Bazzaz, 1996 chapitres 2 et 13).

Deux approches différentes de spatialisation d'un modèle par trouée sont développées dans le chapitre 4. La première est une approche orientée espace qui consiste à discrétiser l'espace forestier en cellules régulières et à faire une association du type une cellule / un arbre. Chaque arbre est influencé par les arbres présents dans son voisinage.

Le voisinage d'un arbre est explicite puisqu'il s'agit simplement des arbres présents dans les cellules voisines. A chaque pas de temps, on balaye l'ensemble des cellules comme on balaye les éléments d'une matrice. L'état de chaque cellule au pas de temps $t + 1$ dépend de l'état des cellules dans son voisinage au pas de temps t et l'on a un système de type réseau d'automates cellulaires. La seconde est une approche orientée individu qui consiste à donner aux arbres des coordonnées spatiales au sein de l'espace forestier. On a alors une liste d'individus localisés. Pour chaque individu, on doit rechercher parmi cette liste quels sont les individus présents dans son voisinage par un calcul de distance. A chaque pas de temps, on balaye l'ensemble des individus et l'on a un système de type modèle centré individu spatialisé qui peut dériver facilement vers un système multi-agents. Puisqu'aucune des approches n'a semblé meilleure que l'autre a priori, les deux ont été mises en œuvre et cela a conduit à deux modèles spatialisés légèrement différents dont les résultats de simulation ont été comparés.

Cette spatialisation rend envisageable la simulation de la dynamique forestière à l'échelle du paysage. Une composante importante du paysage participe à l'hétérogénéité spatiale du milieu et doit raisonnablement être introduite : le relief. Dans ce sens sont développés au chapitre 5 un modèle de calcul du rayonnement solaire utile pour la photosynthèse et un modèle de calcul du bilan hydrologique - bilan hydrique, ces deux modèles étant spatialisés et prenant en compte la topographie. Le couplage avec le modèle de dynamique forestière est ensuite envisagé. Ce chapitre, même s'il n'occupe pas une place terminale, fait office dans ce mémoire de perspective d'ouverture du travail de spatialisation.

Une fois les modèles construits, il est important de tester leur sensibilité aux conditions initiales, aux valeurs des paramètres et aux conditions aux limites pour les modèles spatialisés. Il s'agit ensuite de savoir dans quelle mesure de tels modèles sont réellement validables. Les échelles de temps utilisées pour simuler la dynamique (plusieurs centaines d'années) rendent en pratique impossible la comparaison effective des résultats des modèles avec des données de terrain. Dans la mesure où les modèles individuels spatialisés construits s'appuient sur une description locale des interactions entre individus voisins, l'idée la plus forte de validation est d'observer l'émergence de

propriétés caractéristiques du peuplement à différentes échelles spatiales plus globales. Si ces propriétés sont en accord avec une connaissance établie dans la communauté écologiste, cela constitue un test de validation satisfaisant. Sensibilité et validation des modèles font l'objet du chapitre 6.

Il nous a semblé pertinent de terminer ce mémoire sur la phase de validation. Cette phase de validation est parfois négligée. Elle est pourtant cruciale si l'on veut ensuite utiliser le modèle avec quelque confiance pour simuler la réponse du système à différents scénarios et apporter des éléments de réponse aux questions évoquées au début de cette introduction.

1. Le concept de modélisation

1.1. Introduction

L'objectif de ce chapitre est d'introduire le concept de modèle et d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : Qu'est-ce qu'un modèle ? A quoi sert un modèle ? Quelle est la démarche à suivre dans une problématique de modélisation ?

1.2. Qu'est-ce qu'un modèle ?

La définition suivante du mot modèle a été proposée (Minsky, cité dans [Coquillard et Hill, 1997](#) page 7) : "To an observer B, an object A* is a model of an object A to the extent that B can use A* to answer questions that interest him about A". (Pour un observateur B, un objet A* est un modèle d'un objet A dans la mesure où B peut utiliser A* pour répondre à des questions qu'il se pose sur A). On voit donc qu'un modèle est une abstraction de la réalité : le modèle A* est une version simplifiée de l'objet A, parce que de nombreuses caractéristiques de A ne sont pas considérées dans A*, mais A* permet néanmoins de répondre à des questions qu'on se pose sur A.

Le modèle ne représente que certaines propriétés du réel ; il a une fonction sélective des propriétés du réel puisqu'il sépare le pertinent du non pertinent par rapport à la problématique considérée. En ce sens le modèle est un fictif réalisé ([Bachelard, 1979](#)). Dans son acception courante, le mot modèle suggère un être supérieur, plus élevé que l'être modélisé (ainsi en peinture, où le modèle en chair et en os est plus complet que sa reproduction picturale), mais ici il en va tout autrement puisqu'au contraire, le modèle est une image appauvrie du réel ([Thom, 1979](#)).

De la définition ci-dessus, nous pouvons tirer les enseignements suivants :

(i) un modèle n'est pas nécessairement mathématique ou informatique : un médecin établit un diagnostic d'après la représentation (modèle) qu'il se fait de son patient et de ses symptômes.

(ii) un modèle est adapté à une question, donc la question précède la construction du modèle.

(iii) pour un même objet et une même question, il peut exister plusieurs modèles : si un même patient consulte différents praticiens, il peut avoir plusieurs diagnostics.

1.3. A quoi sert un modèle ?

Un modèle peut être construit pour répondre à différents objectifs et constituer ainsi :

(i) un outil de recherche : dans une perspective de modélisation, il faut rechercher les mécanismes qui interviennent de façon essentielle dans la problématique étudiée ; cela nécessite de formuler un certain nombre d'hypothèses sur les phénomènes à considérer ou non, et la validité de ces hypothèses peut être testée au regard de la fidélité du modèle à la réalité ; le cas échéant, on peut aussi s'apercevoir des carences dans nos connaissances et définir alors des priorités dans la recherche.

(ii) un outil pédagogique : un modèle est une vision simplifiée de la réalité ; c'est donc une représentation synthétique de la réalité utile pour la faire plus facilement comprendre (modèles de simulateurs de vol ou de simulations boursières).

(iii) un outil de prévision : un modèle permet de prévoir le comportement du système modélisé dans différentes situations et constitue un outil d'aide à la décision (gestion de l'environnement, gestion d'accidents nucléaires).

Il faut remarquer qu'un modèle particulier n'est pas nécessairement à la fois un outil de recherche, un outil pédagogique et un outil de prévision. Ainsi un modèle peut être un outil de prévision très efficace sans apporter quoi que ce soit à la compréhension du système modélisé. Par exemple, on peut après observation d'une rue, simuler statistiquement sur ordinateur le trafic automobile de cette rue et prévoir des aménagements en conséquence sans aucunement comprendre les raisons du phénomène. De manière générale, les modèles numériques sont associés à des grandeurs physiques mesurables dans l'espace et le temps et concernent la prévision, donc l'action. Les modèles qualitatifs, eux, sont affranchis d'unité et s'adressent plutôt à l'intelligibilité (Thom, 1984).

1.4. Synopsis de la démarche à suivre

Dans une activité de modélisation, la démarche généralement suivie est résumée sur la Figure 1.1. Le modèle est construit comme une abstraction du système étudié. Il fournit des résultats à partir d'une analyse quantitative (analyse mathématique, simulation informatique) et/ou qualitative. Parallèlement, des informations de même nature sont récoltées sur le système étudié. Ces données sont comparées avec les résultats pour aboutir à la validation du modèle en cas d'adéquation numérique (données quantitatives) et/ou structurelle (données qualitatives).

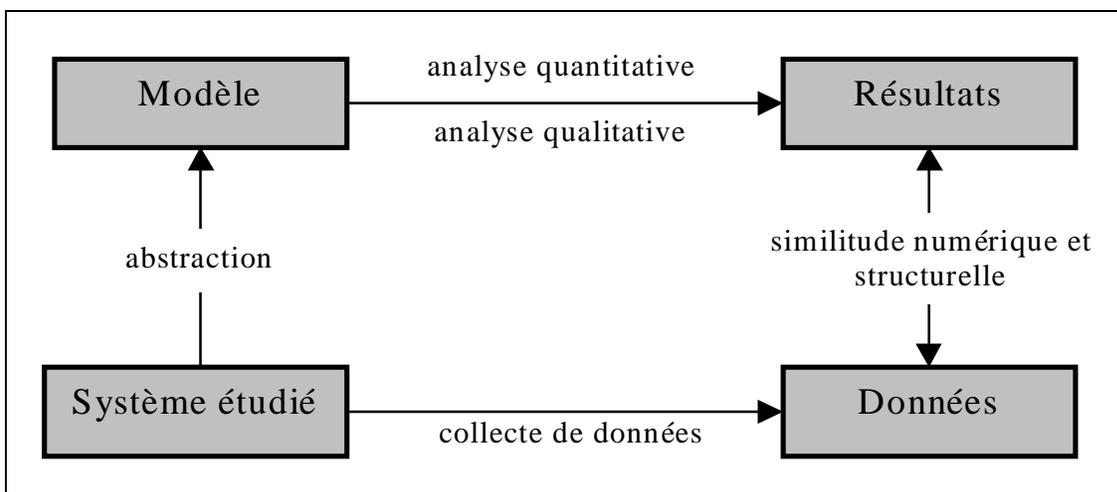


Figure 1.1 : Synopsis de la démarche à suivre dans une perspective de modélisation.

Prenons l'exemple qui nous intéresse de l'étude de la dynamique forestière. Le système étudié est un écosystème forestier. Le modèle construit est une abstraction de ce système : on modélise les processus jugés essentiels (les interactions entre les arbres pour les ressources du milieu) ; on regroupe des processus qu'on ne connaît pas suffisamment bien (par exemple la mortalité des arbres représente à la fois l'herbivorie des semis, la mort naturelle ou celle due à la foudre, au vent ou à une maladie) ; on choisit de ne pas considérer des facteurs jugés moins importants (par exemple le rôle des oiseaux dans la dissémination). L'analyse quantitative du modèle permet de tracer, par exemple, l'évolution dans le temps de la biomasse par espèce, qui peut être comparée avec des données de terrain (similitude numérique). L'analyse qualitative permet, par

exemple, de remarquer des structures dans la distribution spatiale des espèces qui seront aussi comparées aux relevés de terrain (similitude structurelle).

La validation est évidemment une phase cruciale pour que le modèle puisse être utilisé dans une perspective de prévision avec quelque confiance. Sur cette question, certains disent qu'un modèle ne peut en réalité jamais être validé, tout au plus peut-il ne pas être invalidé par l'expérience jusqu'à ce qu'un jeu de données vienne démontrer que le modèle ne résiste pas aux faits. Cela amène [de Marsily \(1997\)](#) à proposer de définir les contraintes d'utilisation d'un modèle, par analogie avec les contraintes auxquelles sont soumises les tragédies grecques : contraintes d'unité de lieu, d'unité d'action et d'unité de temps. Si un modèle satisfait à la contrainte d'unité de lieu, c'est qu'il est utilisé strictement pour un domaine d'espace particulier. C'est le cas par exemple pour le modèle de simulation du trafic automobile d'une rue : le modèle ne peut pas être utilisé pour une rue différente. La contrainte d'unité d'action spécifie que si l'action modélisée vient à changer, le modèle n'est plus valable. Si dans un modèle de simulation de la dynamique forestière, une nouvelle espèce est considérée dont le mode de reproduction essentiel est la reproduction végétative, et que ce processus n'est pas considéré dans le modèle, alors le modèle ne peut prétendre fournir des résultats valides. La contrainte d'unité de temps stipule que si le temps apporte des modifications notables au système, alors le modèle est de nouveau réduit au silence. Ainsi si un événement climatique ou anthropique vient modifier l'état du système modélisé, l'état du système simulé par le modèle sera nécessairement inadéquat.

1.5. Conclusion

Un modèle est une version simplifiée du système réel étudié. Il permet néanmoins de répondre à des questions qu'on se pose sur ce système. Une fois construit, analysé et validé, et selon la nature de ces questions, le modèle est utile comme outil de recherche, outil pédagogique et/ou outil de prévision.

2. Analyse des modèles agrégés de dynamique des populations

2.1. Introduction

Dans ce chapitre sont analysés ce que nous appelons les modèles agrégés de dynamique des populations. Il s'agit de modèles où l'on manipule une variable agrégée caractéristique de la population considérée dans son ensemble, par exemple la densité. Ils s'appuient sur une équation différentielle ou sur plusieurs équations différentielles couplées (modèles logistiques), ou sur une matrice de transition (modèles markoviens). Un pas vers le réductionnisme consiste à considérer différentes classes d'âge au sein d'une même population et conduit à un modèle matriciel de Leslie. L'espace est parfois introduit dans ces modèles, soit sous forme continue comme dans les modèles de réaction-diffusion, où les populations diffusent dans l'espace, soit sous forme discrète comme dans les modèles logistiques multisites, ou les matrices de Leslie multisites, où les phénomènes d'émigration et d'immigration entre les populations des différents sites sont considérés. Nous illustrerons par des exemples les potentialités des modèles agrégés de dynamique des populations et analyserons aussi leurs limites.

2.2. Les modèles logistiques

Les modèles logistiques ont été développés dans le cadre de la modélisation de la dynamique d'une population ou d'un peuplement animal. La variable agrégée qui est manipulée par ces modèles est N , qui est l'effectif de la population. Dans le cadre de la modélisation de la dynamique d'une population ou d'un peuplement végétal, N peut aussi représenter la biomasse spécifique ou la surface terrière spécifique, qui sont des variables qui reflètent mieux la dynamique de croissance que la densité.

2.2.1. La compétition

"Il y a compétition quand plusieurs organismes (de même espèce ou d'espèces différentes) utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée ou, si ces

ressources ne sont pas limitantes, quand, en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent" (Birch, cité dans [Barbault, 1992](#) page 65). Les ressources évoquées dans cette définition sont essentiellement d'ordre alimentaire ou d'ordre spatial. On parle de compétition intraspécifique lorsque les organismes appartiennent à la même espèce et de compétition interspécifique lorsqu'ils appartiennent à des espèces différentes. Lorsqu'il n'y a pas d'action directe entre les individus ou les populations en concurrence on parle de compétition par exploitation. Dans ce cas, la compétition résulte du fait que l'exploitation des ressources communes par l'un des concurrents diminue leur disponibilité pour l'autre. La compétition par interférence, elle, implique une interaction directe des concurrents, l'un interdisant à l'autre l'accès à la ressource recherchée ou nuisant à son développement. Cette interférence peut être active, lorsqu'un comportement de type agressif oppose les concurrents, mais aussi passive lorsque, les compétiteurs s'ignorant, elle se fait par l'intermédiaire de substances chimiques sécrétées par l'un d'eux.

Dans les ouvrages traitant d'écologie théorique ou d'écologie générale, on trouve une description du modèle logistique, appliqué dans le cadre de la simulation de la dynamique d'une population, où croissance et compétition intraspécifique sont modélisées ([May, 1981](#) page 6, [Ramade, 1994](#) page 158, [Barbault, 1997](#) page 63, [Frontier et Pichod-Viale, 1998](#) page 242) ou de celle d'un peuplement, où croissance, compétitions intraspécifique et interspécifique sont modélisées ([May, 1981](#) page 87, [Barbault, 1992](#) page 66, [Ramade, 1994](#) page 194, [Barbault, 1997](#) page 109, [Frontier et Pichod-Viale, 1998](#) page 272).

2.2.2. Modélisation de la dynamique d'une population

L'effectif d'une population varie en fonction de l'équilibre entre les processus de recrutement (natalité et immigration) et les processus de disparition (mortalité et émigration). Pour caractériser la croissance d'une population au cours d'intervalles successifs de même durée, on définit le taux de croissance par individu r de la manière suivante :

$$r = \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} \quad (2.1)$$

N_t et N_{t+1} étant les effectifs de la population au début et à la fin de l'intervalle de temps considéré.

Il vient alors :

$$N_{t+1} = N_t \cdot (1 + r) \quad (2.2)$$

et l'équation générale :

$$N_t = N_0 \cdot (1 + r)^t \quad (2.3)$$

Quand $r > 0$ (c'est à dire dès qu'il y a croissance) cette équation représente une croissance de type exponentielle infinie. Une culture bactérienne se développe exponentiellement en fonction du temps dans une première phase après son repiquage. Il en est de même pour toute population à deux conditions : que les nutriments soient surabondants et que le milieu ne réagisse pas. Dans des conditions optimales, en dehors de toute limitation spatiale et trophique, le taux de croissance r est en effet maximal. Cela peut se produire dans la nature lors de la phase de colonisation d'un nouveau milieu. Des relevés polliniques indiquent ainsi une croissance exponentielle du nombre d'arbres au cours de la colonisation des zones de hautes latitudes à la fin du Pléistocène ([Watkinson, 1997](#) page 359). Mais lorsque la densité de la population augmente, les ressources peuvent devenir insuffisantes pour chaque individu et r décroît. Il est alors d'usage de définir une relation linéaire entre r et N pour rendre compte du phénomène de compétition intraspécifique entre les individus :

$$r = r_m - C \cdot N_t \quad (2.4)$$

où r_m est le taux de croissance maximal et C une constante positive. Si on définit une densité limite K de la population, alors on obtient la valeur de la constante C pour que la série N_t se stabilise :

$$N_{t+1} = N_t = K \Rightarrow C = \frac{r_m}{K} \quad (2.5)$$

La série se met alors sous sa forme classique :

$$N_{t+1} = N_t + r_m \cdot N_t \cdot \left(\frac{K - N_t}{K} \right) \quad (2.6)$$

Le terme $r_m \cdot N_t \cdot \left(\frac{K - N_t}{K} \right)$ de l'équation discrète précédente représente l'incrément par unité de temps de l'effectif N de la population. Pour des pas de temps très petits, on peut donc écrire l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN}{dt} = r_m \cdot N \cdot \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (2.7)$$

dont l'intégration fournit la fonction

$$N(t) = \frac{N(0) \cdot K}{N(0) + [K - N(0)] \cdot \exp(-r_m \cdot t)} \quad (2.8)$$

où $N(0)$ est la valeur de N à $t = 0$. La représentation graphique de cette courbe (Figure 2.1, pointillés) est une courbe dite sigmoïde ou logistique.

L'étude de la dynamique discrète de ce système fait apparaître des comportements plus complexes que ne le laisse supposer la simplicité de la modélisation (Figure 2.1, traits pleins), en particulier des comportements chaotiques et des dynamiques transitoires : cet

aspect sera développé aux paragraphes 6.2.1.2 (page 174 et suivantes) et 6.2.2.1 (page 181 et suivantes).

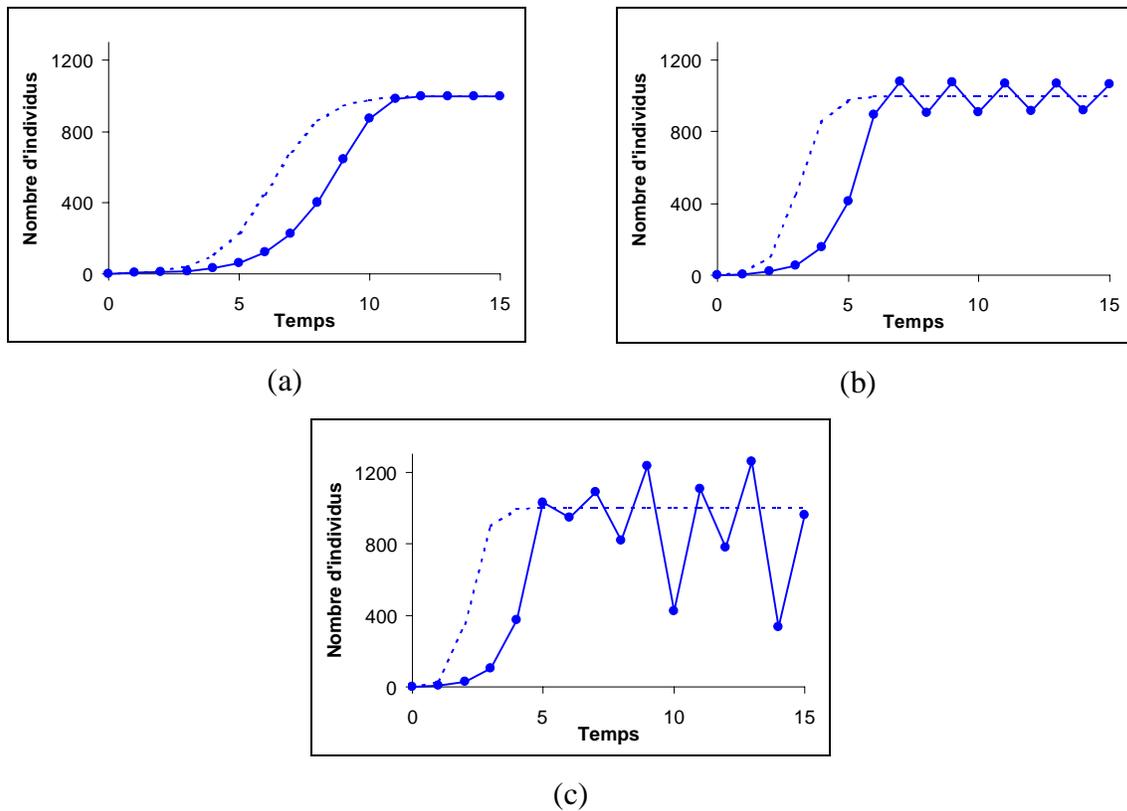


Figure 2.1 : Dynamique discrète de l'effectif d'une population modélisée par l'équation (2.6) (points reliés par des traits pleins) et dynamique continue modélisée par l'équation (2.7) (traits pointillés) pour trois valeurs différentes du taux de croissance maximal r_m . Paramètres du modèle : $N(0) = 2$; $K = 1000$; (a) $r_m = 1$ (b) $r_m = 2$ (c) $r_m = 2.8$.

L'estimation du taux de croissance maximal r_m est cependant difficile (et déterminante !); en effet, l'équation (2.1) n'en donne une valeur acceptable qu'au sein d'une population en phase de croissance exponentielle.

Le modèle peut être affiné en considérant une relation plus réaliste entre r et N que la relation linéaire de l'équation (2.4) (Figure 2.2).

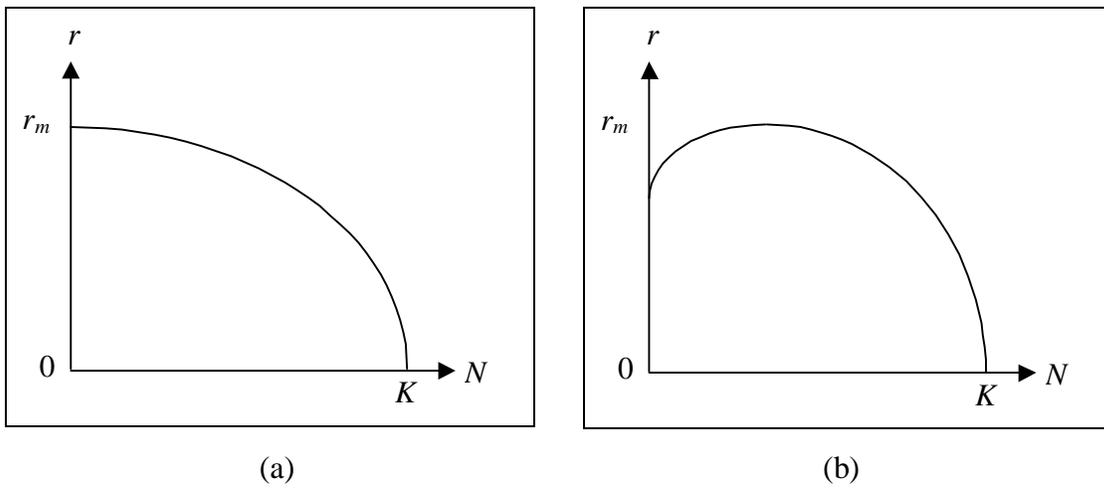


Figure 2.2 : D'autres relations que la relation linéaire de l'équation (2.4) pour relier le taux de croissance r et l'effectif N de la population. (a) l'augmentation de la densité a un effet négatif d'intensité croissante sur la croissance de la population. (b) l'augmentation de la densité a un effet positif d'intensité décroissante puis un effet négatif d'intensité croissante sur la croissance de la population (d'après Barbault, 1997 page 68).

2.2.3. Modélisation de la dynamique d'un peuplement

Une théorie mathématique des interactions au sein d'un peuplement s'est développée sur la base du modèle logistique de croissance des populations. Ainsi dans le cas de deux populations qui interagissent, le degré de réalisation du potentiel d'accroissement d'une espèce est influencé à la fois par sa propre densité et par celle de l'espèce concurrente. A la compétition intraspécifique s'ajoutent les interactions interspécifiques :

$$\frac{dN_1}{dt} = r_{m_1} \cdot N_1 \cdot \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha \cdot N_2}{K_1} \right) \quad (2.9)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_{m_2} \cdot N_2 \cdot \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta \cdot N_1}{K_2} \right) \quad (2.10)$$

où α et β sont appelés coefficients d'interactions interspécifiques ; α (respectivement β) mesure l'effet d'un individu de l'espèce 2 (respectivement 1), relativement à celui d'un individu de l'espèce 1 (respectivement 2), sur le taux de croissance de la population de l'espèce 1 (respectivement 2).

La généralisation des équations précédentes à un peuplement constitué de n populations est :

$$\frac{dN_i}{dt} = r_{m_i} \cdot N_i \cdot \left(\frac{K_i - \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} \cdot N_j)}{K_i} \right) \text{ pour tout } i \in \{1, \dots, n\} \quad (2.11)$$

La méthode la plus directe pour mesurer l'effet d'une espèce j sur l'espèce i consiste à retirer des individus de l'espèce j et à observer l'accroissement ou la diminution de N_i . Le rapport du nombre d'individus de l'espèce i en plus (respectivement en moins) sur le nombre d'individus de l'espèce j retirés donne α_{ij} (respectivement $-\alpha_{ij}$).

Ce système d'équations dit de Lotka-Volterra a fait l'objet de nombreuses études sur la nature de l'état d'équilibre qu'il atteint, les conditions nécessaires à la coexistence des espèces, les conditions et les conséquences de l'invasion d'une espèce nouvelle dans le système à l'équilibre, etc. (voir par exemple [Kawasaki et al., 1991](#)).

2.2.4. Compétition intraspécifique et compétition interspécifique

Ici on suppose que α et β sont tous les deux positifs. Le système composé des deux espèces 1 et 2 décrit alors une interaction de type compétition intraspécifique - compétition interspécifique. Ce système est en équilibre lorsque la croissance des deux populations est nulle, donc d'après (2.9) et (2.10):

$$K_1 - N_1 - \alpha \cdot N_2 = 0 \quad (2.12)$$

et

$$K_2 - N_2 - \beta \cdot N_1 = 0 \quad (2.13)$$

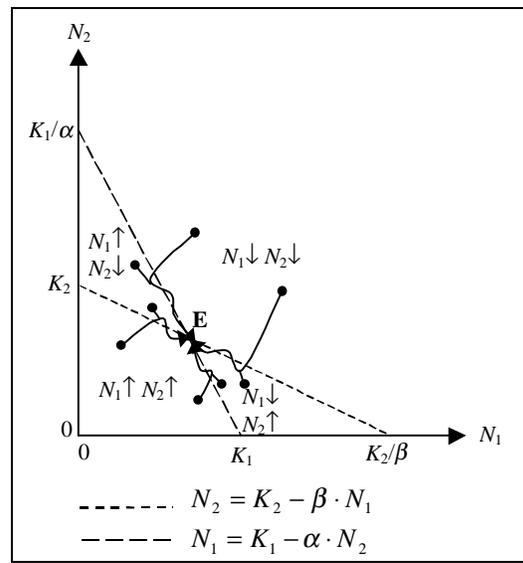
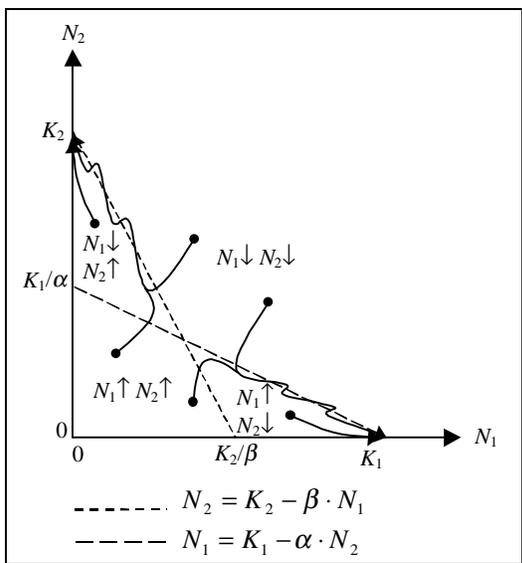
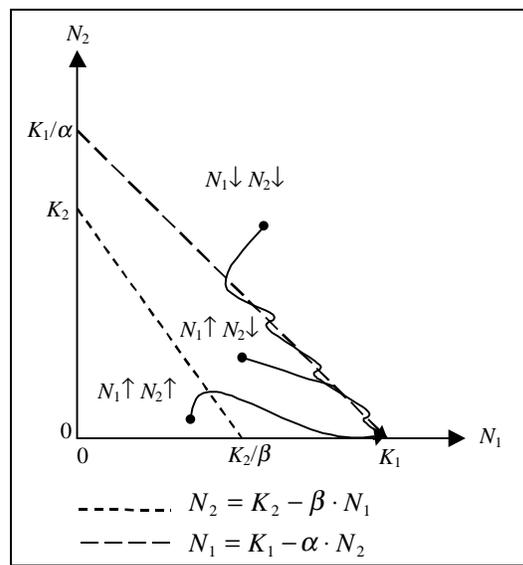
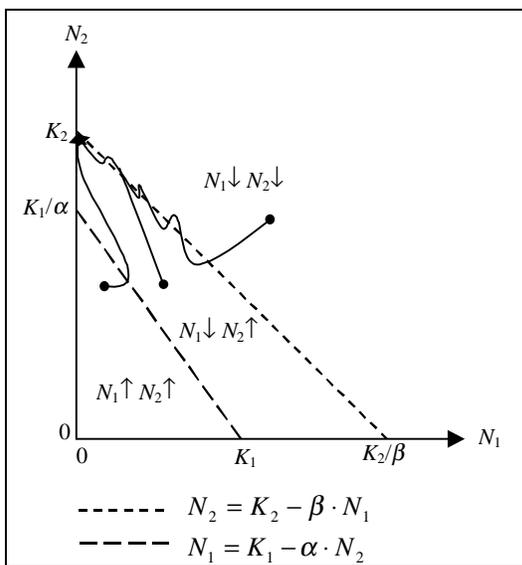


Figure 2.3 : Résolution graphique du système d'équations couplées (2.9) et (2.10) dans le cas où α et β sont tous les deux positifs. (a) l'espèce 1 disparaît. (b) l'espèce 2 disparaît. (c) l'espèce 1 ou 2 disparaît suivant la situation initiale. (d) un équilibre stable E apparaît avec coexistence des deux espèces.

On a affaire à un système d'équations linéaires dont la représentation graphique correspond à deux isoclines qui constituent le lieu géométrique des points pour lesquels les effectifs des populations des espèces 1 et 2 ne varient pas dans le temps. Quatre situations peuvent se rencontrer (Figure 2.3) et il n'y a possibilité de coexistence et d'équilibre stable que si :

$$K_1 < \frac{K_2}{\beta} \text{ et } K_2 < \frac{K_1}{\alpha} \quad (2.14)$$

c'est à dire quand la compétition intraspécifique exerce une pression plus forte que la compétition interspécifique. Cela sera d'autant plus facilement réalisé que les deux espèces différeront par la nature de leurs ressources.

On vérifie sur la Figure 2.4 que les valeurs d'équilibre de N_1 et N_2 sont inférieures aux valeurs des densités limites K_1 et K_2 .

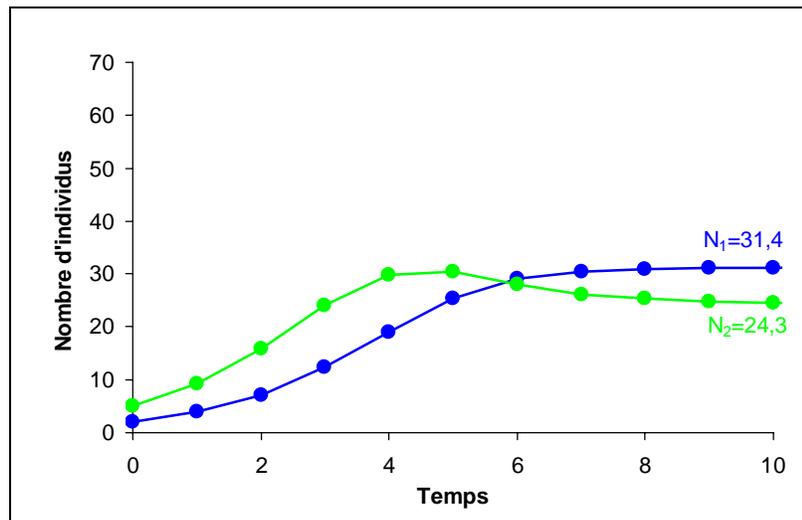


Figure 2.4 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par les équations couplées (2.9) et (2.10). Les interactions sont de type compétition intraspécifique et compétition interspécifique. Paramètres du modèle :

$$N_1(0) = 2; K_1 = 35; r_{m_1} = 1; \alpha = 0.15 \text{ et } N_2(0) = 5; K_2 = 40; r_{m_2} = 1; \beta = 0.5$$

En revanche, si les deux espèces utilisent les mêmes ressources et que l'environnement est stable, elles ne peuvent coexister et la plus apte élimine l'autre : c'est le principe d'exclusion compétitive.

Dans la réalité, la dynamique de la compétition est plus complexe, et pour comprendre son mécanisme, il faut introduire la notion de niche écologique. La niche écologique définit l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue une population. Cet espace écologique à n dimensions correspond à la niche potentielle de l'espèce. La niche

réelle est évidemment plus restreinte par suite des interactions de compétition entre la population considérée et les autres populations locales. En pratique, la niche écologique peut être appréhendée de façon partielle par projection sur un sous-espace de dimension réduite. On parle alors de niche alimentaire, de niche spatiale (espace à une dimension), de niche pluviothermique (espace à deux dimensions (Figure 2.5)), etc.

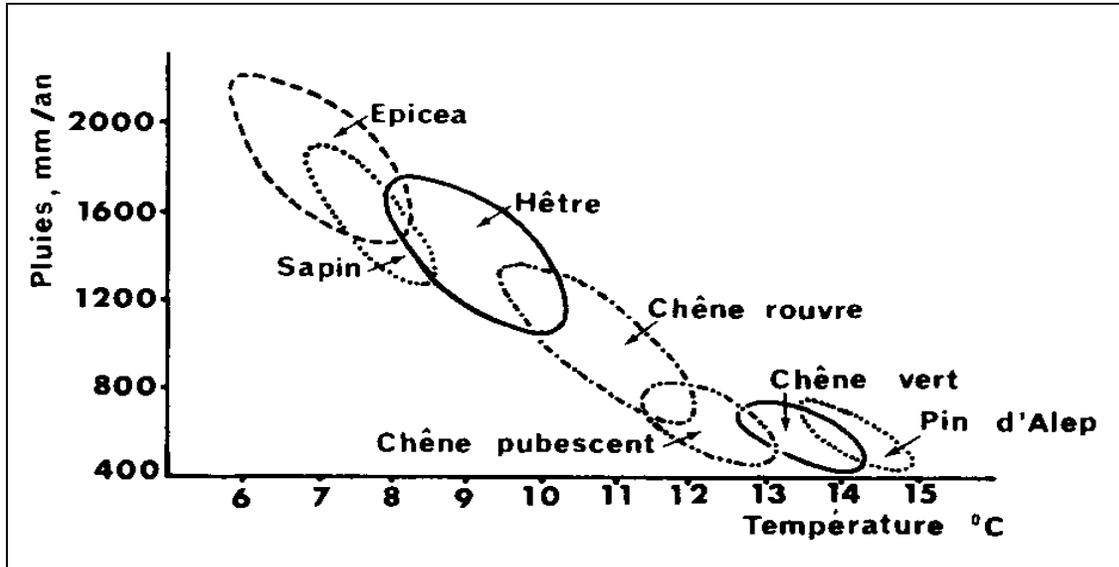


Figure 2.5 : Niche pluviothermique de quelques espèces arborées en France (d'après Barbault, 1997 page 79).

Il y a un équilibre dynamique entre la compétition intraspécifique et la compétition interspécifique parce que leurs effets sur la délimitation de la niche écologique des populations sont diamétralement opposés. Ainsi, sous l'action de la compétition intraspécifique, une population a tendance à occuper, aux fortes densités, les espaces marginaux de sa niche potentielle (accroissement de l'amplitude de la niche réelle). Au contraire, la compétition interspécifique tend à limiter la diversité des habitats ou des ressources utilisés (les niches réelles des deux espèces compétitrices se resserrent et se décalent) (Figure 2.6). Ainsi, il y a une autre solution possible que l'exclusion compétitive : le partage des ressources par suite d'une ségrégation des niches écologiques.

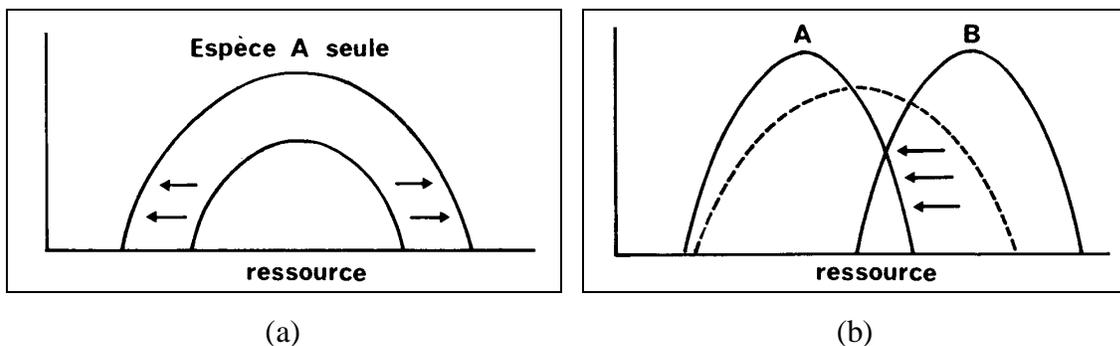


Figure 2.6 : Effets opposés (a) de la compétition intraspécifique et (b) de la compétition interspécifique sur l'amplitude de la niche (d'après Barbault, 1992 page 77).

Les effets immédiats de la compétition se prolongent par des effets à long terme : les populations en présence s'adaptent par une transformation de leur structure génétique et non plus par un simple ajustement de leurs spectres d'utilisation des ressources.

2.2.5. Stratégies biodémographiques et succession

Au-delà de la prodigieuse diversité des cycles de vie des espèces animales et végétales, divers auteurs ont tenté de distinguer quelques grands types, de définir quelques modèles généraux. L'initiative la plus marquante dans ce domaine, dans la continuité du modèle logistique de croissance et de compétition des populations, a été la distinction entre deux types de stratégies biodémographiques :

(i) la stratégie r , qui s'exerce dans les populations à faible densité, privilégie un taux de multiplication aussi élevé que possible (maximisation de r).

(ii) la stratégie K , qui prévaut en condition de densité élevée, favorise une meilleure utilisation des ressources (maximisation de K).

Les conditions d'intervention, les modes d'action et les effets des stratégies r et K sont représentés de manière schématique simplifiée sur la Figure 2.7.

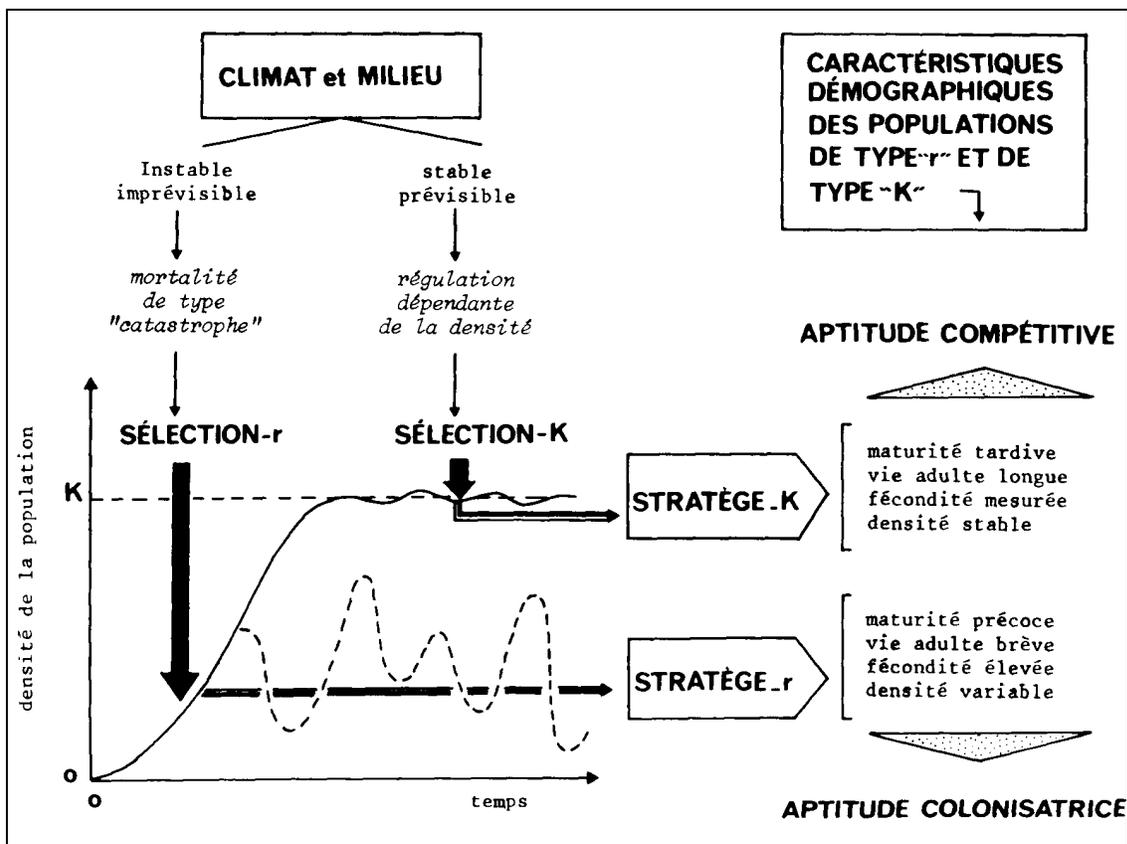


Figure 2.7 : Les stratégies biodémographiques r et K (d'après Barbault, 1997 page 96).

Les espèces à stratégie r sont plutôt des espèces de petite taille, à vie courte, à reproduction rapide et à progéniture nombreuse, et qui vivent dans un environnement où les ressources ne sont pas limitantes. A l'inverse, les espèces à stratégie K sont de grande taille, ont peu de descendants mais vivent longtemps ; elles sont particulièrement adaptées à un environnement dans lequel la pression exercée par la compétition est forte (Oldeman, 1990 page 325, Ramade, 1994 page 413, Barbault, 1997 page 93, Frontier et Pichod-Viale, 1998 page 318).

Un modèle de Lotka-Volterra à plusieurs espèces (2.11) peut être utilisé en fonction des stratégies définies ci-dessus pour illustrer le concept de succession en utilisant une relation inverse entre r et K , les espèces ayant une valeur de K élevée ont alors une valeur de r faible et vice versa de sorte qu'aucune espèce ne cumule les aptitudes colonisatrices et compétitives (Huston and Smith, 1987) (Figure 2.8).

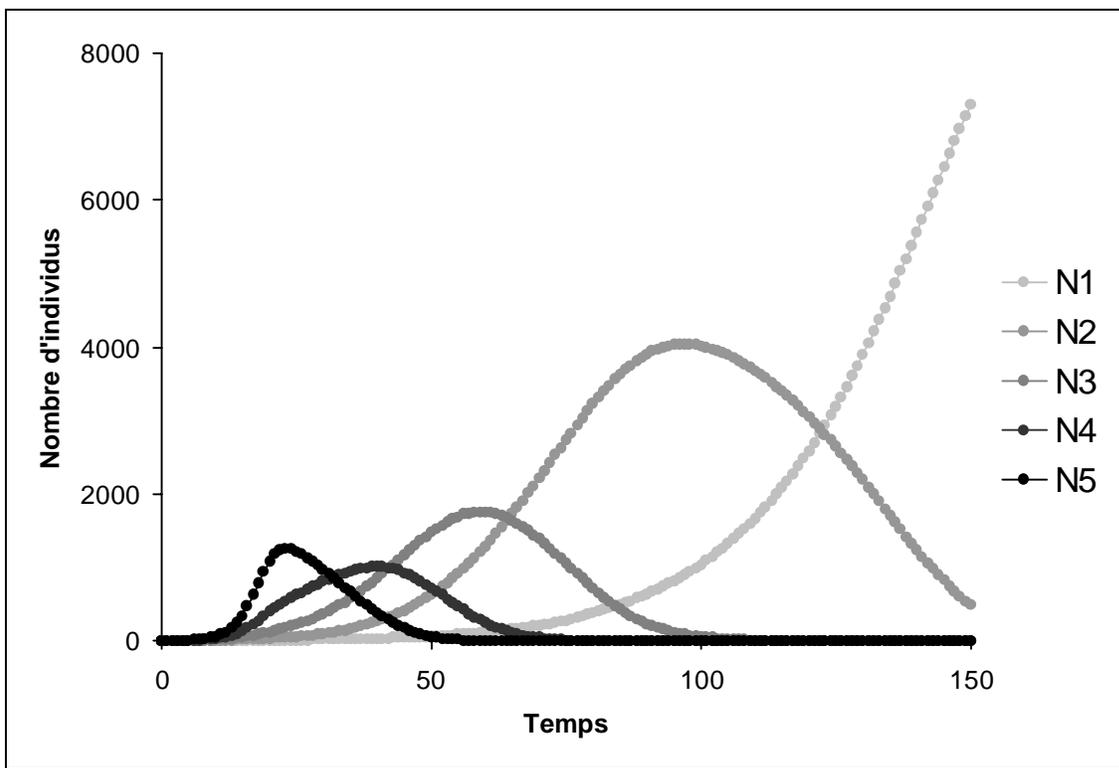


Figure 2.8 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par le système d'équations (2.11). Les interactions sont de type compétition intraspécifique et compétition interspécifique. Paramètres du modèle :

$$\forall i, j \in \{1,2,3,4,5\} \alpha_{ij} = 1; \forall i \in \{1,2,3,4,5\} N_i(0) = 1$$

$$r_{m_1} = 0.1; r_{m_2} = 0.2; r_{m_3} = 0.3; r_{m_4} = 0.4; r_{m_5} = 0.5; \forall i \in \{1,2,3,4,5\} K_i = 1000 / r_{m_i}$$

2.2.6. Compétition intraspécifique et mutualisme

Si les coefficients interspécifiques α et β sont tous les deux négatifs, alors le système constitué des équations (2.9) et (2.10) décrit une interaction de type compétition intraspécifique - mutualisme entre les espèces 1 et 2. Par une analyse graphique analogue à celle de la Figure 2.3, on peut montrer qu'il y a dans ce cas équilibre stable avec coexistence des deux espèces si :

$$\alpha\beta < 1 \tag{2.15}$$

On vérifie sur la Figure 2.9 que les valeurs d'équilibre de N_1 et N_2 sont cette fois supérieures aux valeurs des densités limites K_1 et K_2 .

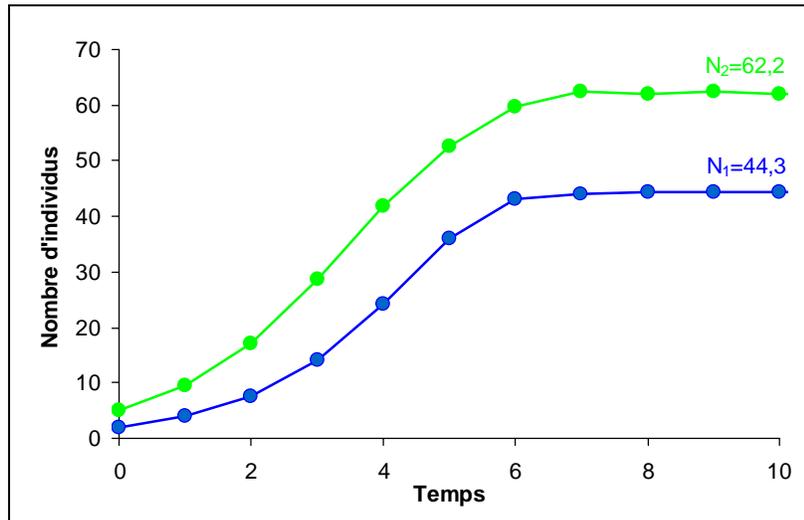


Figure 2.9 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par les équations couplées (2.9) et (2.10). Les interactions sont de type compétition intraspécifique et mutualisme. Paramètres du modèle :

$$N_1(0) = 2; K_1 = 35; r_{m_1} = 1; \alpha = -0.15 \text{ et } N_2(0) = 5; K_2 = 40; r_{m_2} = 1; \beta = -0.5$$

2.2.7. Compétition intraspécifique et prédation

Si α est positif et β négatif, le système constitué des équations (2.9) et (2.10) décrit cette fois une interaction de type compétition intraspécifique - prédation où l'espèce 1 représente la population des proies et l'espèce 2 celle des prédateurs (voir [May, 1981](#) page 78, [Frontier et Pichod-Viale, 1998](#) page 263 pour d'autres modèles proies-prédateurs basés sur des équations différentielles couplées). Par une analyse graphique analogue à celle de la Figure 2.3, on peut montrer qu'il y a dans ce cas équilibre stable avec coexistence des deux espèces si :

$$K_2 < \frac{K_1}{\alpha} \quad (2.16)$$

On vérifie sur la Figure 2.10 que la valeur d'équilibre de N_1 est inférieure à la valeur de la densité limite K_1 alors que la valeur d'équilibre de N_2 est supérieure à la valeur de la densité limite K_2 .

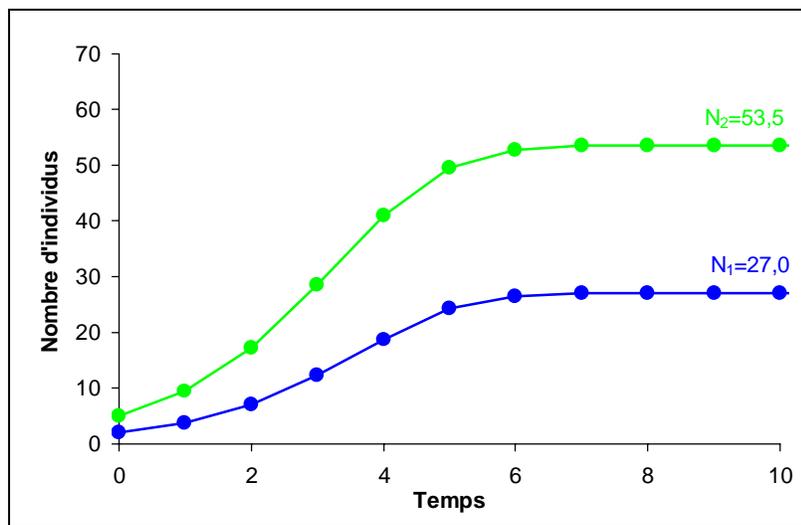


Figure 2.10 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par les équations couplées (2.9) et (2.10). Les interactions sont de type compétition intraspécifique et prédation. Paramètres du modèle :

$$N_1(0) = 2; K_1 = 35; r_{m_1} = 1; \alpha = 0.15 \text{ et } N_2(0) = 5; K_2 = 40; r_{m_2} = 1; \beta = -0.5$$

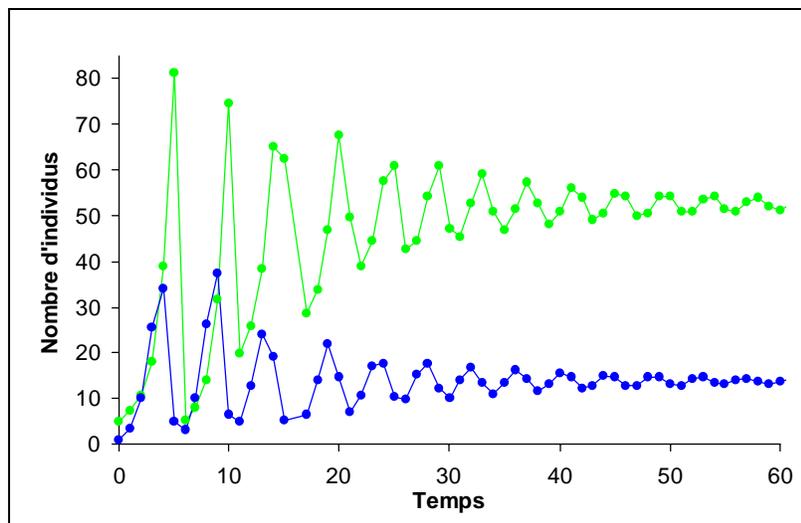


Figure 2.11 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par les équations couplées (2.9) et (2.10). Les interactions sont de type compétition intraspécifique et prédation. Paramètres du modèle :

$$N_1(0) = 1; K_1 = 40; r_{m_1} = 2.5; \alpha = 0.5 \text{ et } N_2(0) = 5; K_2 = 25; r_{m_2} = 0.5; \beta = -2$$

Ce système permet aussi d'obtenir des dynamiques classiques proies-prédateurs comme des oscillations amorties déphasées (Figure 2.11).

2.3. Les modèles markoviens

Après l'abandon d'une culture, un incendie, une coupe, le paysage se transforme. Sans intervention humaine, il s'y produit, de stade en stade, une succession de formes végétales aboutissant à la reconstitution de l'écosystème caractéristique de la zone climatique concernée. Il s'agirait donc d'une évolution ordonnée et prévisible, dont la formation terminale, de structure et de composition floristique stable dans les conditions définies par le climat régional, a pris le nom de climax.

La propriété la plus étonnante inhérente à ce paradigme succession-climax est la convergence de façon répétitive de l'écosystème vers l'état stationnaire terminal, quel que soit l'état de retour qu'il a subi à cause d'une perturbation. Cette propriété est partagée par les processus statistiques connus sous le nom de chaîne de Markov homogène (Horn, 1975b).

Dans le cadre de la modélisation de la dynamique d'une population ou d'un peuplement végétal, la variable agrégée qui est manipulée par les modèles markoviens est un vecteur V qui décrit la composition d'un peuplement constitué de différentes espèces ou bien la composition d'une population constituée de différentes classes d'âge.

2.3.1. Définition et propriétés des chaînes de Markov homogènes

Un processus aléatoire est une chaîne de Markov homogène à états finis d'ordre 1 si :

- (i) c'est un processus aléatoire discret à états finis.
- (ii) pour toute suite d'états $\{i_0, i_1, \dots, i_{k-1}, i, j\}$ se succédant dans le temps et pour

tout $k > 0$ on a :

$$P(X_{k+1} = j | X_0 = i_0, X_1 = i_1, \dots, X_{k-1} = i_{k-1}, X_k = i) = P(X_{k+1} = j | X_k = i) \quad (2.17)$$

Cette propriété se lit : la probabilité pour qu'à l'instant $k + 1$ le système X soit dans l'état j , sachant qu'à l'instant 0 il se trouvait dans l'état i_0 , à l'instant 1 dans l'état i_1 , ..., à l'instant $k - 1$ dans l'état i_{k-1} , à l'instant k dans l'état i , est égale à la probabilité pour qu'à l'instant $k + 1$ le système X soit dans l'état j , sachant qu'à l'instant k il se trouvait dans l'état i . De ceci il découle que le processus de Markov est sans mémoire, ou plus exactement que tout le passé est résumé dans l'instant présent, et que l'état futur du système n'est déterminé que par l'état qu'il occupe à cet instant présent.

Notons les probabilités conditionnelles de la façon suivante :

$$P_{ij} = P(X_{k+1} = j | X_k = i) \quad (2.18)$$

P_{ij} est la probabilité de transition du système de l'état i à l'état j au cours d'un pas de temps. La matrice P rassemblant l'ensemble des probabilités P_{ij} s'appelle matrice de transition. Si le système X peut prendre r états différents, P est une matrice carrée de dimension $r \times r$ et :

$$\forall i \in \{1, \dots, r\}: \sum_{j=1}^r P_{ij} = 1 \quad (2.19)$$

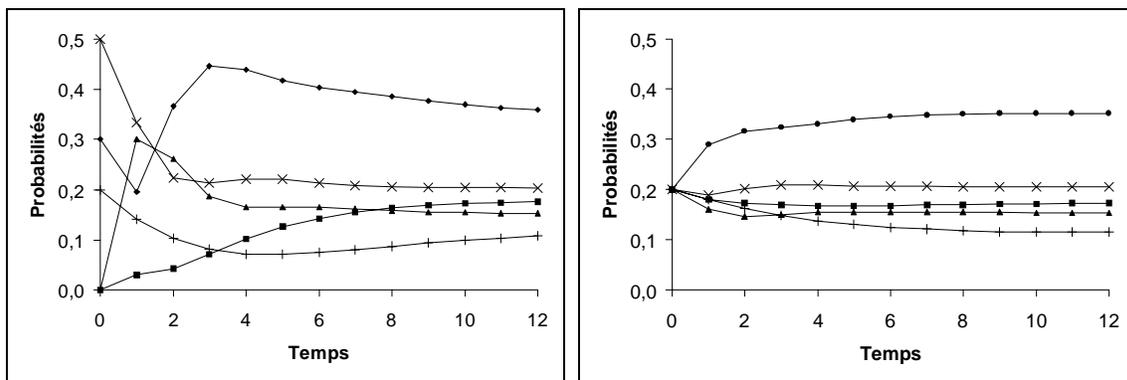
Soit $\pi_i, i \in \{1, \dots, r\}$, la probabilité que le système X se trouve dans l'état i . Soit V le vecteur colonne de dimension r dont les éléments sont les π_i . A partir du vecteur V_0 décrivant les valeurs initiales des probabilités, l'étude de l'évolution des valeurs successives de ces probabilités revient au calcul des puissances de la matrice P :

$$V_1 = P \cdot V_0 \quad (2.20)$$

et par récurrence :

$$V_n = P^n \cdot V_0 \quad (2.21)$$

Cela signifie que l'état du système lors de sa $n^{\text{ème}}$ transition ne dépend que du vecteur initial et de la matrice de transition. L'indépendance des probabilités de transition par rapport au temps constitue le fondement de l'analyse markovienne, qui est pour cette raison qualifiée de processus homogène. On peut alors montrer (voir [Coquillard et Hill, 1997](#) page 71) que la matrice P élevée à la puissance n contient les probabilités de transition de chacun des états vers tous les autres en exactement n itérations (équation de Chapman-Kolmogorov). Lorsque $n \rightarrow \infty$, en général (voir cependant le paragraphe 6.2.1.3 page 175 et suivantes), des valeurs stables apparaissent au sein de la matrice, qui évolue vers une situation limite unique et stationnaire : ses lignes deviennent identiques et chaque ligne contient les proportions de chacun des états du système lorsqu'il a atteint son équilibre. On vérifie cette propriété sur la Figure 2.12 à partir de deux situations initiales différentes.



$$V_0 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0,2 \\ 0,5 \\ 0 \\ 0,3 \end{pmatrix}, P = \begin{pmatrix} 0,8 & 0,2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,4 & 0,6 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,2 & 0,8 \\ 0,1 & 0 & 0,25 & 0 & 0,65 \end{pmatrix} \quad V_0 = \begin{pmatrix} 0,2 \\ 0,2 \\ 0,2 \\ 0,2 \\ 0,2 \end{pmatrix}, P = \begin{pmatrix} 0,8 & 0,2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,4 & 0,6 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,2 & 0,8 \\ 0,1 & 0 & 0,25 & 0 & 0,65 \end{pmatrix}$$

Figure 2.12 : Dynamique d'un modèle markovien modélisée par l'équation (2.21) à partir de deux situations initiales différentes.

Il est possible de calculer directement les valeurs d'équilibre sans passer par le calcul des puissances de la matrice P , en résolvant le système de r équations à r inconnues suivant :

$$V = P \cdot V \quad (2.22)$$

Cet état final stationnaire du système a été considéré comme l'analogie de l'état d'équilibre terminal d'un écosystème ou climax par les nombreux auteurs qui ont utilisé des modèles markoviens pour simuler la dynamique d'écosystèmes.

2.3.2. Quelques exemples d'application en dynamique forestière

Dans le cadre de la modélisation de la dynamique forestière, des modèles markoviens ont été utilisés. Dans ce cas P_{ij} représente la probabilité qu'une espèce j succède à une espèce i au pas de temps suivant. Le pas de temps en question utilisé est donc de l'ordre d'une génération. La façon la plus répandue de calculer ces probabilités de transition est de compter, sous l'ensemble des arbres dominants de l'espèce i , le nombre d'arbres dominés n_{ik} de chaque espèce k .

L'hypothèse d'équiprobabilité pour chacun des arbres dominés d'atteindre la canopée permet de calculer :

$$P_{ij} = \frac{n_{ij}}{\sum_k n_{ik}} \quad (2.23)$$

Cette hypothèse semble être raisonnable dans le cadre de schémas de succession autogénique : la succession après une perturbation (comme une trouée créée dans la canopée par la mort d'un arbre dominant) est assurée par les arbres dominés présents sur place avant l'événement.

Une seconde hypothèse réductrice est due, elle, au critère d'homogénéité des chaînes de Markov et suppose que les probabilités de transition ainsi calculées sont les mêmes en tout point de l'espace et à chaque pas de temps.

Enfin, notons que, par soucis de réalisme, le modèle doit prendre en compte les différences de longévité entre les espèces qui se succèdent. En général, cela est introduit par la multiplication d'un coefficient pondéral aux proportions de chaque espèce obtenues quand l'état stationnaire final est atteint.

Ainsi Horn ([Horn, 1975a](#)) prévoit l'évolution de parcelles à divers stades de succession d'une forêt de Princeton, New Jersey, vers la dominance du hêtre, et compare avec succès la composition floristique finale prévue avec celle d'une parcelle test effectivement sous dominance du hêtre.

[Brisson et al. \(1994\)](#) étudient les changements de dominance dans une érablière à hêtre située à la limite nord de la forêt tempérée décidue d'Amérique du Nord à l'aide de trois modèles markoviens. Ces trois modèles diffèrent dans la manière de calculer la matrice de transition. Le premier reprend la méthode expliquée ci-dessus ; le deuxième suppose que c'est l'arbre dominé le plus grand qui prendra la succession de l'arbre dominant à sa mort : n_{ij} devient alors le nombre d'arbres dominés le plus grand de l'espèce j sous un arbre dominant de l'espèce i . Ce nouveau mode de calcul a pour objectif de tenir compte de l'hétérogénéité spatiale de la zone d'étude, les endroits où la régénération est la plus nombreuse ayant tendance à influencer la succession dans celles où elle est faible avec la première méthode de calcul ; le troisième est basé sur l'observation des successions passées ; n_{ij} est cette fois le nombre d'arbres de l'espèce j qui ont effectivement remplacé un arbre de l'espèce i dans la canopée. Il est bon de noter que cette dernière méthode permet aussi de simuler des schémas de succession allogénique où la succession qui suit une perturbation est assurée par des arbres qui s'installent après l'événement. Sa faiblesse est que les probabilités de transition ne sont basées que sur un petit échantillon d'observations.

Les trois modèles prédisent une forte croissance de la proportion de hêtre aux dépens de l'érable à sucre lors de la génération suivante. Cette similitude dans les résultats serait plus représentative de la forte potentialité du hêtre à remplacer l'érable à sucre en succession tardive que de la précision de la modélisation.

D'autres auteurs tentent d'utiliser des processus markoviens homogènes pour simuler des systèmes écologiques et concluent à l'échec (dans [Coquillard et Hill, 1997](#) page 80) : d'abord parce que le comportement des systèmes écologiques n'est pas indépendant du temps ; ensuite parce qu'ils ne présentent pas, en général, de caractère d'isotropie. Le premier point peut être résolu par le biais de chaînes de Markov non homogènes, où les probabilités de transition sont dépendantes du temps (la matrice de transition est réévaluée à chaque itération) : la probabilité de transition P_{ij} est alors une fonction f de l'effectif N_j de l'espèce j ([Horn, 1975b](#) ; [Acevedo 1981](#)). Il faut alors avoir recours à des simulations informatiques pour étudier l'évolution du système dès que le nombre d'espèces devient grand, ou quand la fonction f prend une forme complexe. La modélisation y perd donc un de ses principaux intérêts : la simplicité. En ce qui concerne la non isotropie des phénomènes modélisés, nous verrons au paragraphe 2.4.3 que les matrices de Leslie multisites sont un bon exemple de premier pas vers l'introduction de l'hétérogénéité de l'espace modélisé.

2.3.3. Les matrices de Leslie

Les matrices de Leslie sont des modèles démographiques dérivés de l'analyse de Markov, développés essentiellement pour examiner des structures de population. Il s'agit en effet de prendre en compte le fait que la natalité et la mortalité (au sens large la fertilité) d'une population varient en fonction de l'âge des individus, de sorte que l'entité élémentaire manipulée ici n'est pas la population dans son ensemble mais la classe d'âge. Ces sont des modèles classiques présentés dans de nombreux ouvrages ([Ramade, 1994](#) page 165, [Coquillard et Hill, 1997](#) page 82, [Frontier et Pichod-Viale, 1998](#) page 261).

Une matrice de Leslie est une matrice de transition qui a une forme particulière. La formulation générale d'une telle matrice pour r classes d'âge est la suivante :

$$P = \begin{pmatrix} s_1 \cdot f_1 & s_1 \cdot f_2 & \cdots & s_1 \cdot f_i & \cdots & s_1 \cdot f_{r-1} & s_1 \cdot f_r \\ s_2 & 0 & \cdots & & & \cdots & 0 \\ 0 & s_3 & \ddots & & & & \vdots \\ \vdots & 0 & \ddots & 0 & & & \\ & & \ddots & s_{i+1} & \ddots & & \\ \vdots & & & 0 & \ddots & 0 & \vdots \\ 0 & \cdots & & \cdots & \ddots & s_r & 0 \end{pmatrix} \quad (2.24)$$

où f_i est le nombre de nouveaux-nés par individu de la classe d'âge i et s_i la probabilité pour qu'un individu d'une classe d'âge $i-1$ soit vivant dans la classe d'âge suivante i au pas de temps suivant ($s_1 \cdot f_i$ est donc le nombre de nouveaux-nés par individu de la classe d'âge i qui survivent dans la classe d'âge 1). Le pas de temps utilisé ici est le temps de passage d'une classe d'âge à la suivante.

Comme pour les modèles markoviens, si le vecteur colonne V_0 décrit le nombre d'individus occupant initialement chacune des r classes d'âge, le vecteur colonne V_n décrivant le nombre d'individus occupant chacune des r classes d'âge après n pas de temps est calculé par :

$$V_n = P^n \cdot V_0 \quad (2.25)$$

2.4. L'espace dans les modèles agrégés

2.4.1. Les modèles de réaction-diffusion

Le modèle de dynamique d'une population décrit par l'équation (2.7) dans le paragraphe 2.2.2 peut être modifié afin de prendre en compte les phénomènes de diffusion de la population dans l'espace :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \cdot \nabla^2 N + r_m \cdot N \cdot \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (2.26)$$

Cette fois l'effectif N de la population est fonction du temps t et des variables d'espace, par exemple $N(t, x, y)$ si la diffusion s'effectue dans un espace à deux dimensions, D est une constante qui contrôle une diffusion plus ou moins rapide dans l'espace et :

$$\nabla^2 N = \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \quad (2.27)$$

L'équation (2.26) est l'équation de Fisher qui peut être étudiée analytiquement, ou par simulation sur un espace discret, par exemple un plan quadrillé où chaque cellule est repérée par ses coordonnées (i, j) :

$$\begin{aligned} N_{t+1,i,j} = & N_{t,i,j} + r_m \cdot N_{t,i,j} \cdot \left(\frac{K - N_{t,i,j}}{K} \right) \\ & + D \cdot (N_{t,i+1,j} + N_{t,i,j+1} + N_{t,i-1,j} + N_{t,i,j-1} - 4N_{t,i,j}) \end{aligned} \quad (2.28)$$

La population croît à la manière d'une vague qui se répand dans l'espace avec une vitesse qui dépend des valeurs de D et r_m (Tilman et al., 1997). Aux endroits où la vague est déjà passée, l'effectif de la population a atteint la capacité limite K ; aux endroits que la vague n'a pas encore atteints, il a une valeur nulle ; l'effectif de la population a une valeur comprise entre 0 et K aux endroits où la vague est en train de passer.

De manière similaire, le modèle de dynamique d'un peuplement constitué de n populations décrit par l'équation (2.11) dans le paragraphe 2.2.3 peut être modifié afin de prendre en compte les phénomènes de diffusion de chaque population dans l'espace :

$$\frac{\partial N_i}{\partial t} = D_i \cdot \nabla^2 N_i + r_{m_i} \cdot N_i \cdot \left(\frac{K_i - \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} \cdot N_j)}{K_i} \right) \text{ pour tout } i \in \{1, \dots, n\} \quad (2.29)$$

2.4.2. Les modèles logistiques multisites

Le modèle de dynamique d'une population décrit par l'équation (2.7) dans le paragraphe 2.2.2 peut être modifié afin de prendre en compte la possibilité de migration des individus d'un site P vers un site Q :

$$\frac{dN_P}{dt} = r_{m_P} \cdot N_P \cdot \left(\frac{K_P - N_P}{K_P} \right) + k_{PQ} \cdot N_Q \quad (2.30)$$

$$\frac{dN_Q}{dt} = r_{m_Q} \cdot N_Q \cdot \left(\frac{K_Q - N_Q}{K_Q} \right) + k_{QP} \cdot N_P \quad (2.31)$$

k_{PQ} (respectivement k_{QP}) est le taux de colonisation du site Q vers le site P (respectivement du site P vers le site Q). Dans le cas du modèle logistique classique décrit par l'équation (2.7), l'effectif de la population tend vers 0 dès que $r_m < 0$. Dans le cas du modèle logistique multisites, [de Angelis et al. \(1979\)](#) montrent que même dans le cas où $r_{m_P} < 0$ et $r_{m_Q} < 0$, la population ne s'éteint pas si :

$$r_{m_P} \cdot r_{m_Q} < k_{PQ} \cdot k_{QP} \quad (2.32)$$

De manière similaire, le modèle de dynamique d'un peuplement constitué de n populations décrit par l'équation (2.11) dans le paragraphe 2.2.3 peut être modifié afin de prendre en compte la possibilité de migration des individus d'un nombre quelconque v de sites :

$$\frac{dN_{ip}}{dt} = r_{m_{ip}} \cdot N_{ip} \cdot \left(\frac{K_{ip} - \sum_{j=1}^n (\alpha_{ijp} \cdot N_{jp})}{K_{ip}} \right) + \sum_{\substack{q=1 \\ q \neq p}}^v (k_{ipq} \cdot N_{iq}) \quad (2.33)$$

pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$ et tout $p \in \{1, \dots, v\}$

k_{ipq} est le taux de colonisation de l'espèce i du site q vers le site p ; si les k_{ipq} ont des valeurs positives, il y a une interaction de type mutualisme entre les individus d'une même espèce situés dans différents sites.

α_{ijp} est le coefficient d'interaction interspécifique entre les espèces i et j au site p ; selon les signes de α_{ijp} et α_{jip} , il y a une interaction de type compétition (paragraphe 2.2.4), mutualisme (paragraphe 2.2.6) ou proie-prédateur (paragraphe 2.2.7) entre les individus d'espèces différentes situés dans un même site.

2.4.3. Les matrices de Leslie multisites

La forme de la matrice de Leslie décrite dans le paragraphe 2.3.3 peut être généralisée dans le cas où on considère v sites différents, avec possibilité de migration des individus d'un site p vers un site q (Lebreton, 1996). C'est alors une version matricielle du modèle logistique multisites présenté au paragraphe 2.4.2 mais on s'intéresse ici à l'effectif de la classe d'âge et pas à l'effectif de la population dans son ensemble :

$$P = \begin{pmatrix} S_1 \cdot F_1 & S_1 \cdot F_2 & \cdots & S_1 \cdot F_i & \cdots & S_1 \cdot F_{r-1} & S_1 \cdot F_r \\ S_2 & 0 & \cdots & & & \cdots & 0 \\ 0 & S_3 & \ddots & & & & \vdots \\ \vdots & 0 & \ddots & 0 & & & \\ & & \ddots & S_{i+1} & \ddots & & \\ \vdots & & & 0 & \ddots & 0 & \vdots \\ 0 & \cdots & & \cdots & \ddots & S_r & 0 \end{pmatrix} \quad (2.34)$$

Cette fois les S_i et les F_i sont des matrices $v \times v$ dont les éléments en ligne p et colonne q sont respectivement la probabilité pour qu'un individu de la classe d'âge $i-1$ au site p soit vivant dans la classe d'âge suivante i au site q au pas de temps suivant, et le nombre de nouveau-nés dans le site p par individu de la classe d'âge i dans le site q (les matrices F_i sont en général des matrices diagonales, la migration ne s'effectuant qu'après la naissance).

2.4.4. Les modèles d'occupation de sites

Les modèles d'occupation de site ("patch-occupancy models") considèrent aussi des espèces qui vivent dans un espace constitué d'un ensemble de sites. L'hypothèse que chaque site interagit de manière équivalente avec tous les autres sites permet de manipuler ici une nouvelle variable : la proportion des sites occupés par une espèce donnée (Caswell and Etter, 1993). Cela simplifie beaucoup les expressions manipulées et l'étude analytique des conditions de coexistence des espèces.

2.4.4.1. Le modèle de Levins

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i \cdot p_i \cdot \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j\right) - \left(m_i + \sum_{j=1}^{i-1} (c_j \cdot p_j)\right) \cdot p_i \quad (2.35)$$

Ici p_i est la proportion de l'ensemble des sites qui sont occupés par l'espèce i . Le premier terme de cette somme représente le recrutement et le second terme la mortalité.

Dans le premier terme, l'expression entre parenthèse est la proportion de l'ensemble des sites inoccupés ou occupés par des espèces de rang inférieur. Le recrutement est proportionnel à ce terme, à la proportion p_i de l'ensemble des sites qui sont occupés par l'espèce i et au taux de colonisation c_i de l'espèce i . Dans le second terme, l'expression entre parenthèse est le taux de mortalité de l'espèce i , qui est la somme du taux de mortalité intrinsèque m_i et du taux de mortalité lié à la colonisation des espèces des rangs supérieurs.

Dans ce modèle, la hiérarchie compétitive des espèces est exprimée de manière explicite : les espèces sont rangées de sorte que plus une espèce est compétitive (c'est à dire plus son rang est élevé) plus son indice i est petit. Dans l'équation (2.35) les espèces d'indice supérieur à i n'ont aucun effet sur l'espèce d'indice i . Les taux de colonisation c_i et les taux de mortalité m_i dépendent de l'espèce mais sont constants au cours du temps.

Lehman and Tilman (1997) montrent que ce modèle conduit à la coexistence d'un grand nombre d'espèces si un compromis entre les capacités compétitrice et colonisatrice est réalisé (c'est à dire plus le rang d'une espèce est élevé, plus son taux de colonisation est faible). Cette coexistence est rendue possible parce qu'à l'équilibre il reste constamment une proportion de sites inoccupés qui peuvent servir de refuge aux espèces éliminées localement par des espèces plus compétitives.

2.4.4.2. Le modèle de loterie

$$\frac{dp_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^k (\delta_j \cdot p_j) \right) \cdot \left(\frac{\beta_i^* \cdot p_i}{\sum_{j=1}^k (\beta_j^* \cdot p_j)} \right) - \delta_i \cdot p_i \quad (2.36)$$

Ici p_i est la proportion de l'ensemble des sites occupés qui sont occupés par l'espèce i de sorte qu'on a nécessairement :

$$\sum_{i=1}^k p_i = 1 \quad (2.37)$$

où k est le nombre total d'espèces.

Cette fois le taux de reproduction $\beta_i^*(t)$ et le taux de mortalité $\delta_i(t)$ dépendent à la fois de l'espèce i et du temps.

Le premier terme dans la somme de l'équation (2.36) représente le recrutement et le second terme la mortalité. Le premier terme est le produit de deux expressions. La première est la proportion des sites occupés libérés par la mort d'individus. La seconde est le système de loterie : le recrutement des nouveaux individus de l'espèce i s'effectue proportionnellement à leur nombre par rapport au nombre total de nouveaux individus pour l'ensemble des espèces.

Dans le cas d'un système à deux espèces, [Chesson and Warner \(1981\)](#) introduisent le terme suivant :

$$\rho(t) = \beta_1^*(t) \cdot \delta_2(t) - \beta_2^*(t) \cdot \delta_1(t) \quad (2.38)$$

Ils montrent que la coexistence est impossible dans le cas déterministe où $\rho(t)$ est constant, mais que cette coexistence est possible dans le cas stochastique si :

$$\begin{aligned} E\{\log(1 + \delta_1(t) \cdot |\rho(t) - 1|)\} &> 0 \\ E\{\log(1 + \delta_2(t) \cdot |\rho(t)^{-1} - 1|)\} &> 0 \end{aligned} \quad (2.39)$$

où E est la moyenne de la variable aléatoire qui se trouve entre accolades.

Un modèle de loterie a permis à [Hatfield et al. \(1996\)](#) d'expliquer la coexistence naturelle en forêt d'altitude de deux espèces d'arbres hawaïens, coexistence mise en danger par la reforestation d'une seule de ces deux espèces.

2.5. Limites des modèles agrégés

Le développement des modèles agrégés a été réalisé dans le cadre de l'étude de l'évolution d'un écosystème vers un état final stationnaire (le climax). Or l'existence même d'un tel état stationnaire a été grandement remise en cause, pour au moins trois raisons (voir [Shugart, 1984](#) page 9). D'abord, la stabilité d'un paysage vis-à-vis de son couvert végétal dépend de l'échelle spatiale considérée. Par exemple, la canopée d'une surface de quelques centaines de mètres carrés sera régulièrement perturbée par la chute d'un arbre dominant et le nouveau recrutement qui la suivra, et ne sera donc jamais en équilibre. La notion même de perturbation est très liée à celle d'échelle spatiale puisque différents types de perturbations n'agissent pas sur des surfaces de même superficie (mort d'un arbre, feu, tempêtes). Ensuite, l'évolution des écosystèmes est sujette aux changements climatiques, et des relevés polliniques montrent que la répartition géographique des espèces a changé au cours du temps. Enfin, on peut considérer que la

plupart des écosystèmes sont effectivement en déséquilibre, à cause de l'action anthropique (sylviculture, agriculture) ou de fléaux.

Plutôt que de prendre comme hypothèse de base l'existence d'un état final stationnaire, il est plus intéressant qu'un tel état émerge éventuellement des interactions individuelles. Or [Ferber \(1997\)](#) constate que les modèles agrégés s'intéressent à des variables qui se situent toutes au même niveau d'analyse, qu'il s'agisse de la population ou de la classe d'âge, et il n'est pas possible de faire correspondre la valeur d'une variable au niveau agrégé à des comportements individuels : les niveaux d'analyse sont étanches. [Looijen \(1998, page 184\)](#) résume cela en disant que les modèles agrégés sont des modèles phénoménologiques au sens où ils décrivent que les populations interagissent mais pas comment. Nous verrons plus loin (paragraphe 3.3 page 56 et suivantes) que les modèles par trouée, au contraire, sont des modèles mécanistes puisqu'ils s'intéressent à la fois à la modélisation des ressources et aux mécanismes d'utilisation de ces ressources.

2.6. Conclusion

Les modèles agrégés de dynamique des populations n'ont pas qu'un intérêt historique et méritent une analyse plus détaillée qu'une simple revue bibliographique. Ils sont suffisamment généraux pour s'appliquer en première approximation à de nombreuses situations. Ils ont aussi l'avantage de pouvoir être étudiés analytiquement et de bénéficier d'une solide base théorique en calcul différentiel ou en calcul matriciel. Enfin, de tels modèles présentent des comportements plus complexes que ne le laisse supposer la simplicité de la modélisation, en particulier des comportements chaotiques et des dynamiques transitoires. En conclusion, ce sont d'excellents outils pédagogiques parce qu'ils permettent d'illustrer de nombreux types d'interactions et de dynamiques différentes à partir de très peu d'équations et de paramètres. Mais ces modèles ont aussi leurs limites. En particulier, ils ne permettent pas d'aborder les phénomènes d'émergence de propriétés au niveau de la population à partir des interactions locales entre les individus, contrairement aux modèles individuels de dynamique des populations qui vont être analysés au chapitre suivant.

3. Analyse des modèles individuels de dynamique des populations

3.1. Introduction

Dans ce chapitre sont analysés ce que nous appelons les modèles individuels de dynamique des populations. Il s'agit de modèles où l'individu est l'entité de base manipulée. Dans le cadre de la modélisation de la dynamique forestière, les modèles par trouée sont des modèles de ce type. Ces modèles sont plus connus sous leur nom anglo-saxon de "gap models" ou encore sous la classification de modèles type JABOWA-FORET. Ils sont non spatialisés puisqu'ils modélisent la dynamique d'une parcelle forestière de petite taille où chaque individu interagit avec tous les autres. Un individu possède un certain nombre d'attributs (espèce, diamètre à hauteur de poitrine, hauteur, surface foliaire) qui sont utilisés pour déterminer la compétition entre les individus de la parcelle pour les ressources du milieu (lumière, eau, éléments nutritifs, espace). La dynamique modélisée est basée sur les processus de naissance, de croissance, de compétition et de mortalité des individus. Nous verrons quelles sont les potentialités et les limites des modèles par trouée.

3.2. Pourquoi utiliser un modèle centré individu ?

Deux arguments majeurs sont avancés pour justifier le choix de l'individu comme entité de base à manipuler dans les modèles de dynamique des populations plutôt que tout autre choix (Lomniki, 1992).

Le premier argument est pragmatique. La population ou l'écosystème sont des entités bien plus difficiles à définir que l'individu. Sur le terrain, on voit les individus mais on a besoin d'hypothèses et de connaissances théoriques pour déterminer les frontières et les caractéristiques d'une population ou d'un écosystème.

Le second argument est génétique. Entre tous les niveaux hiérarchiques d'organisation du vivant, la cellule, le tissu, l'organe, l'individu, la population, le peuplement, l'écosystème, la biosphère, l'individu possède une propriété fondamentale qui le rend unique : l'individu est l'unité de sélection. En-dessous du niveau de l'individu et jusqu'à

la cellule, nous avons des entités génétiquement identiques. Au-dessus du niveau de l'individu jusqu'à la biosphère, nous avons des entités constituées d'éléments de génotypes différents. [Gross et al. \(1992\)](#) font de la possibilité d'introduire des phénomènes de sélection naturelle et d'évolution l'un des atouts majeurs des modèles centrés individus. Cette possibilité a été déjà largement explorée dans le domaine de la vie artificielle ([Floreano and Nolfi, 1997](#), [Ventrella, 1996](#)) : les individus cherchent à optimiser une fonction d'adaptation ("fitness function"), et seuls les individus les mieux adaptés à leur environnement vivent suffisamment longtemps pour se reproduire.

Ces deux arguments sont un peu à tempérer dans la mesure où la définition d'un individu est en réalité beaucoup moins simple qu'il n'y paraît dans le domaine végétal (reproduction végétative, forêt constituée d'un seul individu). Les arguments qui suivent me semblent encore plus convaincants.

Les modèles présentés jusqu'à présent, qu'ils s'intéressent à la dynamique d'une population ou d'un peuplement, ont recours à deux hypothèses qui violent deux principes fondamentaux de la biologie ([Huston et al., 1988](#)).

Puisque ces modèles utilisent une variable agrégée, par exemple le nombre d'individus d'une population, la première hypothèse implicite est que tous les individus au sein de cette population sont identiques. Or chaque individu est unique, et son comportement et sa physiologie résultent de caractéristiques génétiques modulées par l'influence de son environnement.

Comme la localisation des individus n'est pas prise en compte dans ces modèles, la seconde hypothèse est que chaque individu interagit de façon identique avec l'ensemble des individus de sa propre population et avec tous les individus des autres populations (hypothèse appelée "mixing"). Or un individu est essentiellement influencé par les individus dans son entourage, donc les interactions entre individus sont locales.

L'hypothèse de "mixing" peut aussi s'effondrer à cause de l'hétérogénéité spatiale du milieu. Si cette hétérogénéité résulte de phénomènes exogènes à la dynamique de la population, par exemple l'existence de conditions environnementales différentes suivant les endroits, alors des modèles agrégés de type multisites peuvent encore être utilisés. Mais lorsque l'hétérogénéité spatiale résulte de phénomènes endogènes à la dynamique

de la population, ce qui est le cas quand les conditions environnementales changent à cause des interactions locales entre les individus, alors seuls les modèles centrés individus restent envisageables (Caswell and John, 1992).

Les modèles centrés individu ont un grand intérêt synthétique puisqu'ils tentent d'intégrer les connaissances acquises à d'autres échelles et ainsi de faire le lien entre plusieurs disciplines, autécologie, écologie des populations et des peuplements, écologie écosystémique : les réponses des individus à leur environnement local sont basées sur des études physiologiques et comportementales ; l'étude des interactions entre individus d'une même espèce relève du domaine de la dynamique des populations ; les interactions entre plusieurs populations ont été étudiées en dynamique des peuplements ; enfin, l'étude des flux d'énergie au sein d'un écosystème a aussi fait l'objet de modélisations (modèles à compartiments qui considèrent les transferts d'énergie, de biomasse, etc., entre populations, voir Coquillard et Hill, 1997 page 106).

La construction et l'analyse des modèles centrés individus peuvent permettre d'accroître les connaissances sur le système d'étude, parce qu'ils utilisent une description des mécanismes en jeu qui nécessite de faire un certain nombre d'hypothèses sur les phénomènes essentiels à modéliser et ceux qu'on peut laisser de côté. Ce sont donc des modèles qui ont un caractère assez général. Comme ces modèles manipulent l'individu qui est une entité observable sur le terrain, ils promettent d'être aussi relativement facilement testables. De tels modèles combinent donc testabilité et généralité, deux propriétés qui ont d'ordinaire plutôt tendance à s'exclure l'une l'autre (Murdoch et al., 1992).

Cependant, justement parce que ces modèles s'intéressent aux individus et aux mécanismes réels, et qu'une abstraction de la réalité n'est jamais aisée, ils tendent à être complexes et gourmands en paramètres. Ces deux caractéristiques risquent de réduire à néant les capacités de généralité et testabilité. Un modèle qui comprend de nombreux processus modélisés couplés et de nombreuses espèces en interaction risque en effet d'échapper à toute compréhension de l'impact d'un processus particulier parmi la foule des autres mécanismes. Un modèle utilisant de nombreux paramètres risque aussi de

conduire à n'importe quel résultat simplement en faisant varier la valeur de quelques paramètres, d'où l'obligation d'avoir une paramétrisation très précise nécessitant de lourdes campagnes de mesures de terrain.

Pour éviter cette situation, le modélisateur doit forcer le thématicien à synthétiser au maximum ses connaissances du système étudié. Le modèle lui-même, puisqu'il manipule des entités et des mécanismes qui ont un sens pour le thématicien comme pour le modélisateur, peut servir de médiateur et faciliter le dialogue entre les deux.

3.3. Modèles par trouée en dynamique forestière

En dynamique forestière, les modèles par trouée sont des modèles centrés individu qui aboutissent à une réelle synthèse de connaissances. Ces modèles sont plus connus sous leur nom anglo-saxon de "gap models" ou encore sous la classification de modèles type JABOWA-FORET, du nom des deux premiers modèles par trouée développés au cours des années soixante-dix ([Botkin et al., 1972](#), [Shugart and West, 1977](#)).

3.3.1. Des modèles hybrides

[Botkin \(1993, page 13 et page 17\)](#) constate les différences importantes dans les premiers efforts de développements théoriques en écologie végétale et animale. Les premières recherches en écologie végétale ont mis l'accent sur les relations complexes entre la végétation et son environnement. En écologie animale, les études ont surtout concerné la dynamique d'une ou deux populations en dehors de leur environnement. En dynamique forestière, les modèles par trouée, et le modèle JABOWA en tête ([Botkin et al., 1972](#)), ont constitué la première tentative de synthèse de ces deux approches dans une modélisation hybride : il s'agit avant tout de modèles de dynamique des populations, mais ils prennent en compte explicitement les relations végétation-environnement, les variations temporelles des variables environnementales et les interactions de compétition entre les individus de nombreuses espèces différentes.

Dans les modèles par trouée, la croissance des individus et leurs interactions biotiques de compétition entraînent une modification des conditions abiotiques (lumière ou éléments nutritifs disponibles) ; ces changements de conditions environnementales impliquent à leur tour une modification des taux de croissance, de mortalité et de régénération des espèces présentes. Cette co-évolution des facteurs biotiques et abiotiques permet de faire le lien entre les modèles de dynamique démographiques et les modèles écosystémiques (Shugart, 1984 page 22).

3.3.2. La dynamique des trouées ("gap phase dynamics")

3.3.2.1. Stratégies biodémographiques et traits biologiques

Nous avons vu au paragraphe 2.2.5 (page 33 et suivantes) la distinction entre les stratégies biodémographiques r et K . Cette dichotomie forcément simplificatrice et abusive révèle néanmoins le souci des écologues de regrouper les espèces qui ont le même type de stratégie biodémographique et de traits biologiques en une entité écologique commune. Ainsi il est d'usage, en écologie forestière, de distinguer trois types de comportements relativement à l'utilisation de la lumière : les espèces tolérantes à l'ombrage (encore appelées forestières ou sciaphiles en français, "shade-tolerant", "late successor" ou "climax" en anglais) régénèrent et survivent plusieurs années sous l'ombrage de la canopée en attendant l'opportunité d'un apport de lumière dû à une trouée pour accélérer leur croissance (croissance lente et par palier, espèces compétitives de stratégie K) ; les espèces intermédiaires (encore appelées post-pionnières en français, "half-tolerant", "intermediate", "early successor" ou "late secondary" en anglais) qui supportent quelques années un ombrage modéré mais ont rapidement besoin de lumière pour croître ; et les espèces intolérantes à l'ombrage (encore appelées pionnières ou héliophiles en français, "light-demanding", "shade-intolerant", "pioneer" ou "secondary" en anglais) qui ont besoin de lumière à la fois pour la germination et la croissance (croissance rapide, espèce colonisatrice de stratégie r) (Oldeman, 1990 page 329). Ces trois catégories ("tolerant", "intermediate" et "intolerant") sont utilisées par Botkin pour le modèle JABOWA-II (Botkin, 1993 page 69). Whitmore (1989) considère les espèces intermédiaires ("late secondary species") comme des espèces pionnières longévives

("long-lived pioneers") et ne fait donc la distinction qu'entre espèces pionnières et non-pionnières ("pioneer / non pioneer species"). Seules ces deux catégories ("tolerant" et "intolerant") sont utilisées par Botkin pour le modèle JABOWA-I (Botkin et al., 1972). Shugart, lui, classe les espèces en quatre catégories, selon la nécessité ou pas d'une trouée dans la canopée pour que l'espèce s'installe, et selon que la mort d'un individu dominant de l'espèce crée une trouée ou pas (Shugart, 1984 page 120). Shugart fait donc explicitement de la trouée le moteur de la dynamique forestière. Nous allons revenir là-dessus dès le prochain paragraphe.

Comme c'est le cas pour la lumière, il existe des comportements adaptatifs des espèces vis-à-vis d'autres ressources : tolérance ou intolérance par rapport au manque d'eau ou au manque d'éléments nutritifs dans le sol. L'ensemble de ces comportements forme les traits biologiques spécifiques. L'avantage de cette démarche est de pouvoir regrouper des espèces dont les comportements sont semblables en une classe commune dont on étudie le comportement (par exemple la classe des arbres tolérants au manque d'azote disponible dans le sol). L'inconvénient, c'est qu'elle est nécessairement simplificatrice : d'une part, parce qu'au sein d'une même espèce, les individus sont génétiquement différents, et leurs caractéristiques phénotypiques, qui résultent de l'expression du génotype modulée par les interactions avec l'environnement, sont donc elles aussi différentes (ceci est d'autant plus vrai si on considère les différences d'environnement qu'un arbre doit affronter au cours de sa croissance de la strate herbacée jusqu'à la canopée) ; d'autre part parce que les facteurs (lumière, eau, teneur en azote, etc.) ne sont pas indépendants entre eux (dans un sol saturé en eau, l'altération chimique provoque la perte en éléments nutritifs) et qu'ils sont partiellement interchangeables (si un arbre reçoit peu de lumière, il peut quand même avoir une bonne croissance si le sol est très fertile).

3.3.2.2. Rôle des trouées dans la dynamique forestière

3.3.2.2.1. Qu'est-ce qu'une trouée ?

On trouve dans Van der Maar et al. (1994) trois définitions différentes de la trouée ("gap"), celles de Brokaw, Runkle et Riéra. Brokaw définit une trouée comme "a hole in the canopy extending through all levels down to an average height of 2 m above ground" (un trou dans la canopée, dans lequel toute végétation a une hauteur inférieure à 2 m). La définition de Runkle est "the ground area under a canopy opening extending to the bases of the canopy trees surrounding the canopy opening" (la surface au sol sous une ouverture dans la canopée, s'étendant jusqu'à la base des arbres en bordure d'ouverture) et Runkle ne considère parmi les arbres en bordure en question que ceux qui ont une hauteur supérieure à 10–20 m et un diamètre de plus de 25 cm. Celle de Riéra est "the liberation of a biovolume in which regeneration is possible" (zone où un biovolume est libéré, rendant la régénération possible). Ces différentes définitions conduisent à des estimations de la surface d'une trouée très différentes (Figure 3.1).

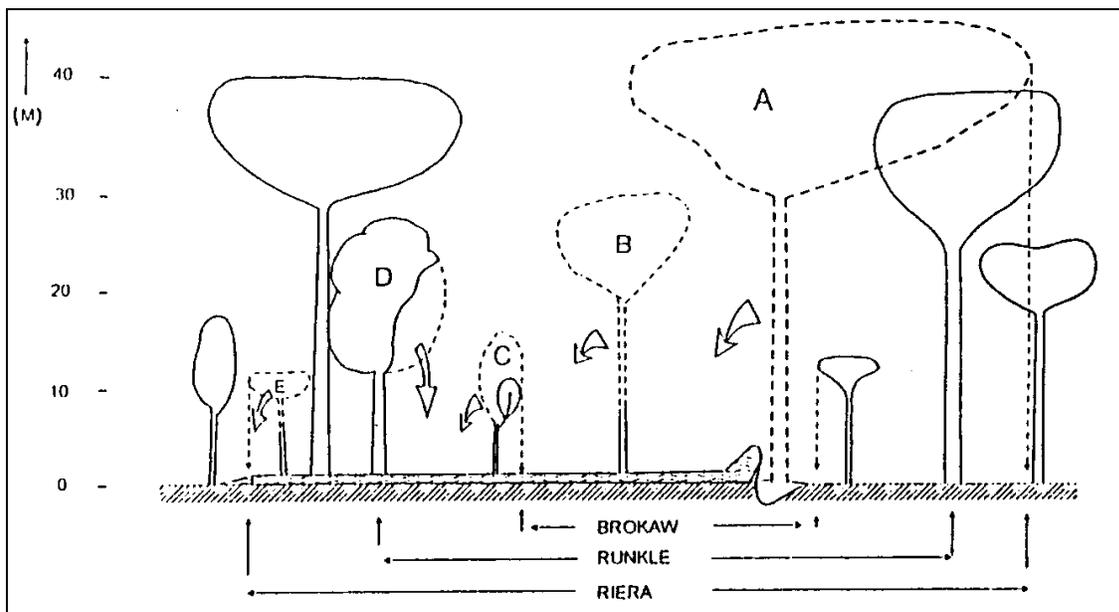


Figure 3.1 : Les arbres A et B tombent, endommageant les arbres C, D et E. Les bords de la trouée sont indiqués, selon les définitions proposées par Brokaw, Runkle et Riéra (d'après Van der Meer et al., 1994).

Oldeman (1990, page 160) constate que le terme trouée ne décrit que le résultat de l'événement qui l'a créée mais pas l'événement lui-même. Il préfère ainsi employer les termes français de chablis et volis : "chablis : the uprooting of a tree, the uprooted tree, the inaccessible heap of broken or surviving vegetation and branches, the opening (gap) in the forest canopy" (dans le cas d'un arbre déraciné, le chablis est l'arbre déraciné lui-même, la masse de végétation et de branchage cassés ou survivants, l'ouverture (trouée) dans la couverture forestière) ; "volis : the breaking of a tree-trunk (most often by storm), the broken and fallen upper part of the tree, the mass of vegetation and branches and the gap" (dans le cas d'un arbre dont le tronc est cassé (le plus souvent à cause d'une tempête), le volis est la partie supérieure cassée et tombée de l'arbre, la masse de végétation et de branchage ainsi que la trouée).

3.3.2.2.2. Trouée et succession

Pourquoi s'intéresser autant aux trouées ? Simplement en constatant que régénération forestière et présence d'une trouée sont très liées, comme dans le schéma simplifié classique de succession primaire - succession secondaire au sein d'un écosystème forestier (voir par exemple [Crawley, 1997](#) page 521). Sur un substrat minéral brut (laves, moraines, dunes) ou sur des substrats complètement décapés de leurs sols (suite à des feux répétés par exemple), une succession d'organismes (mousses, lichens, herbes) créent (ou recréent) les conditions nécessaires à l'apparition (ou la réapparition) de la forêt : c'est la succession primaire. Des espèces arborées pionnières profitent alors d'un espace largement ouvert pour s'installer en premier : c'est la phase pionnière de la succession secondaire. Ces espèces créent l'ombrage nécessaire à l'installation des espèces arborées forestières. Ces dernières, plus longévives, succèdent aux espèces pionnières : c'est la phase forestière de la succession secondaire. Lorsque de gros individus meurent finalement, la trouée ainsi créée entraîne un apport de lumière qui permet aux espèces pionnières de se réinstaller à nouveau et un cycle de succession se met alors en place (Figure 3.2).

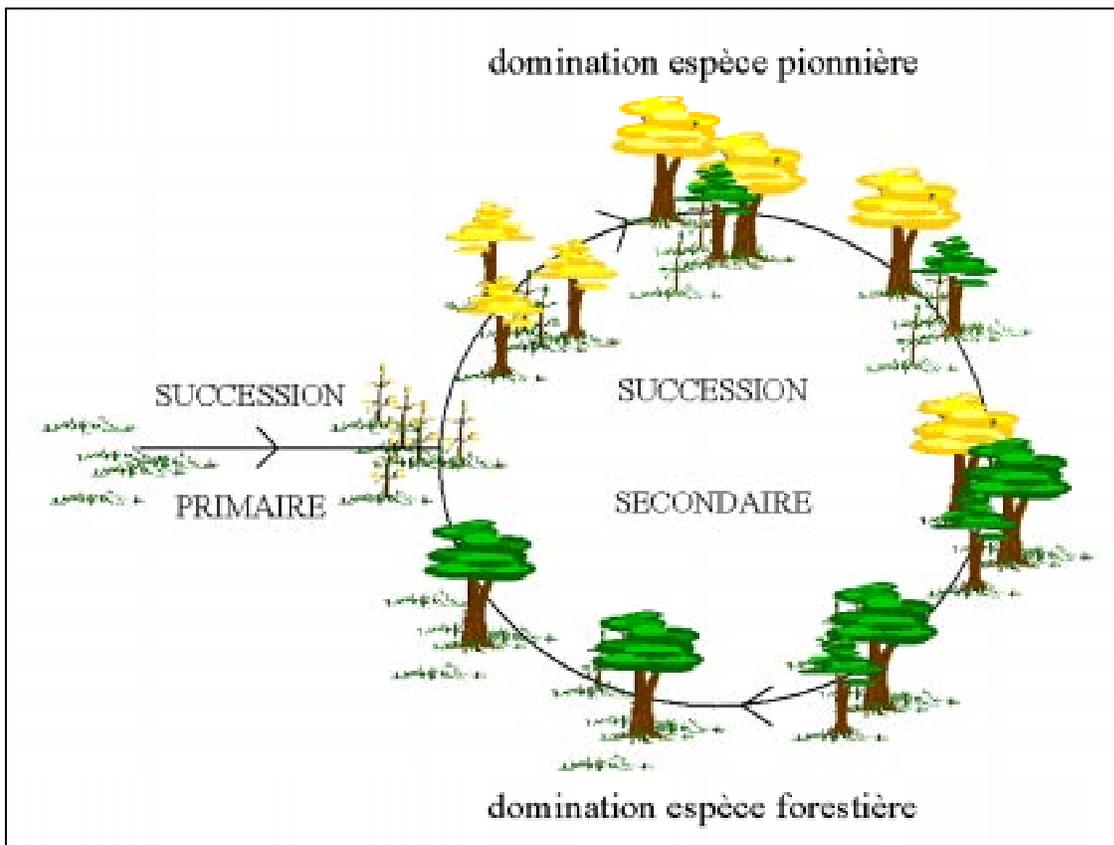


Figure 3.2 : Schéma simplifié de succession primaire - succession secondaire cyclique. L'apparition d'une trouée à la fin de la phase de domination de l'espèce forestière joue un rôle déterminant puisqu'elle permet à l'espèce pionnière de se réinstaller et le cycle de succession secondaire recommence.

Ce schéma de base peut être complexifié en ajoutant de multiples états et passages d'un état à un autre selon les conditions rencontrées. Par exemple, si la trouée créée par la mort de l'individu de l'espèce forestière est petite, la régénération des espèces pionnières est peu probable et on aura plutôt une régénération des espèces forestières et une nouvelle phase de domination de ces espèces.

3.3.2.2.3. Trouée, éco-unité et mosaïque forestière

Une trouée n'est pas uniquement le résultat de phénomènes endogènes comme la chute ou la cassure d'un arbre, mais aussi de phénomènes exogènes naturels tels que le feu, le vent, les inondations. [Oldeman \(1990, page 159\)](#) regroupe ces événements sous le terme de "zero-events" (événements zéro) qu'il préfère à des termes anthropocentriques

du type "disturbance" (perturbation) ou "catastrophe" (catastrophe), soulignant que ces événements ne constituent une catastrophe qu'à un niveau économique. Cette notion mène tout droit à celle d'"eco-unit" (éco-unité) : "the unit of vegetation which started its development at the same moment on the same surface" (une unité de végétation qui a commencé son développement au même moment et au même endroit) (Oldeman, 1990 page 155), le moment en question étant le moment auquel l'événement zéro a eu lieu, et l'endroit la trouée qu'il a créé. La composition floristique et la dynamique d'une l'éco-unité sont très fortement dépendantes de la taille de la trouée. Si une nouvelle trouée vient à apparaître, l'éco-unité initiale se fragmente. Si deux trouées apparaissent dans un même voisinage, les deux éco-unités créées peuvent fusionner en une seule éco-unité. L'ensemble des éco-unités forme la "silvatic mosaic" (mosaïque forestière). La dynamique spatio-temporelle des trouées a donc un rôle très important dans la dynamique de la mosaïque forestière (Platt and Strong, 1989).

La notion de climax, ou "steady state", a été renouvelée (Bormann et Likens, 1979) et a abouti à celle de "shifting mosaic steady state" qui reflète mieux qu'un écosystème considéré dans sa totalité en état d'équilibre est en fait composé d'un ensemble d'éléments dynamiques. Cette idée n'est d'ailleurs pas sans lien avec la théorie de l'équilibre dynamique des peuplements insulaires.

3.3.2.3. Dynamique des trouées et dynamique des peuplements insulaires

Quand on s'interroge sur la mise en place des peuplements, on en vient très logiquement à considérer le cas typique des milieux insulaires (Barbault, 1992 page 43) ; on convient traditionnellement d'appeler île tout espace écologiquement isolé de territoires similaires par un environnement inhabitable pour les espèces considérées. Développée par MacArthur et Wilson dans les années soixante, la théorie de l'équilibre dynamique est centrée sur la richesse spécifique des peuplements insulaires. Son hypothèse de base est que cette richesse spécifique dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration et le taux d'extinction. Le taux d'immigration décroît à mesure qu'augmente le nombre d'espèces déjà présentes et qu'on se rapproche du maximum

théorique constitué par la richesse spécifique observée sur le continent-source ; parce que certaines espèces sont meilleures colonisatrices que d'autres, la courbe de décroissance est à pente de plus en plus faible. Le taux d'extinction croît avec le nombre d'espèces déjà présentes, et parce que les interactions et la prédation augmenteraient avec la richesse spécifique, la courbe de croissance est à pente de plus en plus forte. Le point d'intersection entre ces deux courbes donne la richesse spécifique d'équilibre S (Figure 3.3). On parle d'équilibre dynamique car si S est bien une constante, les espèces elles-mêmes sont l'objet d'un renouvellement incessant lié à la dynamique compensatoire des extinctions et des immigrations. Les taux d'immigration et d'extinction varient avec la distance au continent-source et avec la surface de l'île, de sorte que la richesse spécifique à l'équilibre est d'autant plus élevée et voisine de la valeur limite que l'île est plus grande et proche du continent.

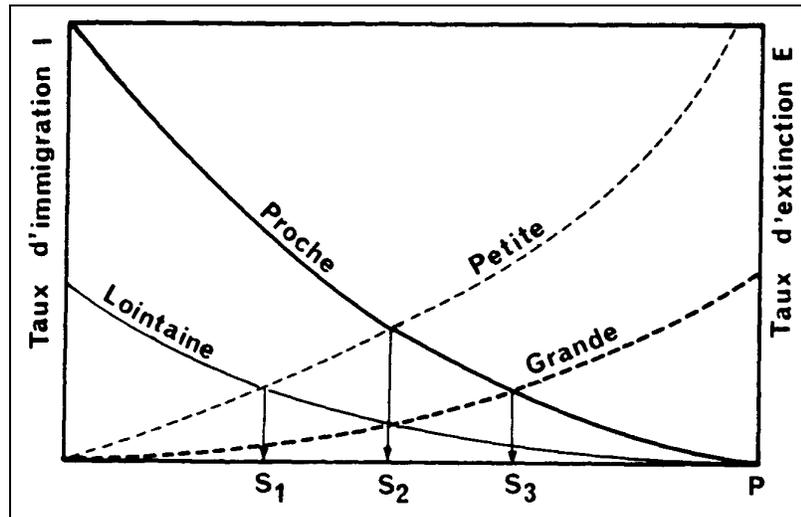


Figure 3.3 : Modèle de l'équilibre dynamique des peuplements insulaires (d'après Barbault, 1992 page 45).

Ainsi une trouée dans la canopée crée localement les conditions nécessaires (en matière de lumière) pour que des espèces intolérantes à l'ombrage puisse s'y installer, alors que l'environnement qui entoure la trouée leur est défavorable : pour ces espèces, c'est donc une île au sens de la définition ci-dessus. On peut alors voir dans un paysage forestier une mosaïque d'îles en équilibre dynamique, chaque île étant à un stade de succession qui dépend de sa taille et de son âge (c'est à dire le temps qui s'est écoulé depuis la

"formation" de l'île après une perturbation), et aussi de la distance qui la sépare des autres îles colonisatrices.

3.3.3. Structure commune aux modèles par trouée

Les modèles par trouée diffèrent par la précision des mécanismes modélisés et l'écosystème forestier d'intérêt mais partagent une structure de modélisation commune.

Ainsi, un arbre y est représenté par : l'espèce à laquelle il appartient, qui détermine un certain nombre de paramètres qui dépendent des traits biologiques de l'espèce en question ; son diamètre à hauteur de poitrine, à partir duquel on peut calculer sa hauteur, sa biomasse et sa surface foliaire grâce à des relations d'allométrie.

La compétition entre les individus est locale et s'effectue à l'intérieur d'une parcelle de petite taille, celle du houppier d'un individu dominant, ou de façon équivalente, celle de la trouée créée par un individu dominant dans la canopée à sa mort (quelques centaines de m^2). On comprend alors tout le sens du terme "gap model", puisque c'est la mort de l'arbre dominant la parcelle, et la création consécutive d'une trouée dans la canopée qui est le moteur de la dynamique observée au cours de différents stades de succession.

Cette parcelle est considérée homogène horizontalement (la position exacte des individus au sein de la parcelle n'est pas spécifiée) mais hétérogène verticalement (un arbre n'ombrage que les arbres plus petits que lui).

Les processus démographiques de naissance, croissance et mort des individus sont déterminés en conditions optimales (pas de compétition). Le calcul des interactions locales de compétition entre les individus modifie ce résultat pour tenir compte des conditions réelles imposées à l'individu par son environnement.

Le pas de temps utilisé est généralement l'année. [Huston and Smith \(1987\)](#) justifient ce choix : "For certain processes and properties, such as leaf area or net primary production, the resolution of an individual-based or even a species-based models is

unnecessary, and more highly aggregated functional groups are appropriate. For understanding species replacements during forest succession, we argue that the appropriate functional unit is the individual tree, and a yearly time-step is adequate." (Pour certains processus et certaines propriétés, comme la surface foliaire ou la production primaire nette, un modèle à la résolution de l'individu ou de l'espèce n'est pas nécessaire, et un modèle à la résolution d'un groupe fonctionnel plus agrégé est approprié. Pour comprendre le remplacement d'espèces au cours d'une succession forestière, nous soutenons que l'unité fonctionnelle appropriée est l'individu, et qu'un pas de temps annuel est adéquat.).

3.3.4. Les modèles JABOWA-I et JABOWA-II

Ce sont tous les deux des modèles de simulation de la dynamique forestière par trouée. Leur description exhaustive, ainsi que les différents tests qu'ils ont encouru et les applications pour lesquelles ils ont été employés se trouvent dans le livre de [Botkin \(1993\)](#).

3.3.4.1. Croissance des arbres en conditions optimales

Considérons un arbre qui pousse dans des conditions optimales, c'est à dire quand les ressources dont il a besoin (quantité de lumière, d'eau, température, éléments nutritifs du sol) ne sont pas limitantes. L'ensemble de son feuillage utilise l'énergie solaire pour la photosynthèse de substances organiques complexes à partir de substances inorganiques simples (production de molécules de glucose et d'oxygène à partir de gaz carbonique et d'eau). Une partie de l'énergie fixée par la photosynthèse est utilisée par les feuilles elles-mêmes pour la respiration, et il reste le taux de photosynthèse net ; l'énergie qui subsiste est alors utilisée par les autres tissus vivants non photosynthétiques de l'arbre ; s'il en reste encore, elle sera utilisée pour la croissance de l'arbre. L'énergie disponible pour la croissance volumique de l'arbre est donc directement proportionnelle à la production nette de matière organique par les feuilles (donc à l'abondance de feuilles, qui peut être mesurée par la surface foliaire), et inversement proportionnelle à la quantité de tissus vivants non photosynthétiques. Ces derniers se trouvent dans une

étroit cylindre au cœur de l'écorce de l'arbre : l'épaisseur de ce cylindre est à peu près fixe et très petite devant le diamètre du tronc de l'arbre de sorte que son volume est proportionnel à la surface du tronc. L'équation fondamentale de la croissance volumique annuelle en condition optimale s'écrit donc :

$$\delta(D^2 \cdot H) = R \cdot LA \cdot \left(1 - \frac{D \cdot H}{D_{\max_i} \cdot H_{\max_i}} \right) \quad (3.1)$$

où les variables sont la surface foliaire LA de l'arbre, son diamètre à hauteur de poitrine D , sa hauteur H , et les paramètres le diamètre et la hauteur maximale que peut atteindre un arbre de son espèce i D_{\max_i} et H_{\max_i} , et une constante de proportionnalité R .

Dans le but d'obtenir une équation donnant l'accroissement diamétrique, il faut en outre supposer que la surface foliaire est proportionnelle à la masse foliaire, que la masse foliaire est proportionnelle au carré du diamètre du tronc, et qu'il existe une relation entre la hauteur d'un arbre et son diamètre du type :

$$H(D) = 137 + b_2 \cdot D - b_3 \cdot D^2 \quad (3.2)$$

où H et D sont en cm, 137 étant la hauteur (en cm) à laquelle le diamètre à hauteur de poitrine est mesuré.

L'accroissement diamétrique annuel optimal s'écrit alors :

$$\delta D_{opt} = \frac{G_i \cdot D \cdot [1 - D \cdot (137 + b_2 \cdot D - b_3 \cdot D^2) / (D_{\max_i} \cdot H_{\max_i})]}{274 + 3b_2 \cdot D - 4b_3 \cdot D^2} \quad (3.3)$$

Si on suppose en plus qu'un arbre de l'espèce i atteint sa taille maximale en même temps que son diamètre maximal, on obtient l'expression des coefficients b_2 et b_3 :

$$\begin{cases} H = H_{\max_i} \\ D = D_{\max_i} \\ dH / dD = 0 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} b_{2_i} = \frac{2 \cdot (H_{\max_i} - 137)}{D_{\max_i}} \\ b_{3_i} = \frac{H_{\max_i} - 137}{D_{\max_i}^2} \end{cases} \quad (3.4)$$

On peut alors tracer la fonction $D(t+1) = D(t) + \delta D_{opt}$, et on obtient une sigmoïde d'asymptote D_{\max_i} .

Dans JABOWA-I, le coefficient de proportionnalité G_i est calculé pour que chaque arbre atteigne les 2/3 de son diamètre maximal à la moitié de son âge : toutes les espèces ont alors la même forme de courbe de croissance diamétrique annuelle. Dans JABOWA-II, G_i est calculé suivant la valeur du rapport D / D_{\max_i} à mi-âge ; ce rapport va de 2/9 à 8/9 suivant que les espèces considérées sont connues pour avoir une croissance plus forte en fin de vie ou en début de vie.

3.3.4.2. Facteurs limitant la croissance

3.3.4.2.1. La lumière

Si on assimile la canopée à un milieu homogène qui absorbe la lumière, l'atténuation de la lumière à travers le couvert végétal est donnée par la loi de Beer-Bouguer :

$$AL(h) = AL_0 \cdot \exp \left[-k \cdot \int_{h'=h}^{+\infty} (LA(h') \cdot dh') \right] \quad (3.5)$$

$AL(h)$ étant la quantité de lumière disponible à une hauteur h dans la canopée, AL_0 l'intensité lumineuse incidente au-dessus de la canopée, $LA(h')$ la distribution de surface foliaire (ou de masse foliaire, si on suppose que ces deux grandeurs sont proportionnelles) en fonction de la hauteur, et k une constante appelée coefficient d'extinction de la lumière.

Dans JABOWA, c'est la masse foliaire qui est utilisée ; elle est représentée par une valeur scalaire ($W = C_i \cdot D^2$, C_i étant une constante (densité de masse) dépendant de l'espèce) et ne possède donc pas de distribution verticale : le feuillage est supposé être concentré au sommet de l'arbre, ce qui revient à dire que toutes les feuilles d'un arbre donné ombragent les arbres de la parcelle qui sont plus petits que lui, et qu'aucune de ses feuilles n'ombrage les arbres qui sont plus grands que lui. L'intégration revient alors à une simple sommation des masses foliaires des arbres de la parcelle plus grands que l'arbre considéré, qui fournit la masse foliaire ombrageant SLA , et alors :

$$AL = AL_0 \cdot \exp(-k \cdot SLA) \quad (3.6)$$

La valeur de la constante k est fixée à $k = 1/6000$ et AL_0 est fixée à 1.

Les espèces considérées dans les modèles JABOWA sont séparées en trois catégories suivant leur tolérance à l'ombre (espèces tolérantes, intermédiaires, intolérantes). Deux fonctions sont définies pour quantifier l'effet du manque de lumière comme facteur limitant la croissance.

Pour les espèces intermédiaires et intolérantes :

$$f(AL)_{1-2} = 2.24 \cdot \{1 - \exp[-1.136 \cdot (AL - 0.08)]\} \quad (3.7)$$

Pour les espèces tolérantes :

$$f(AL)_3 = 1 - \exp[-4.64 \cdot (AL - 0.05)] \quad (3.8)$$

(voir [Botkin, 1993](#) page 68 pour les courbes correspondantes)

A faible intensité de la lumière, les deux courbes ont une forte croissance qui représente l'augmentation du taux de photosynthèse net quand la lumière augmente. A forte intensité, les courbes tendent vers une asymptote : un apport de lumière supplémentaire n'a plus alors d'effet sur la croissance (saturation lumineuse). Les espèces tolérantes à l'ombre sont plus efficaces que les espèces intolérantes dans l'utilisation de la lumière lorsqu'elle est en faible quantité mais elles atteignent la saturation à des intensités de lumière plus faibles.

3.3.4.2.2. La température

La croissance des arbres ne s'effectue que si la température est supérieure à un minimum (l'énergie accumulée par la photosynthèse est alors supérieure à celle dépensée pour la respiration). Ce seuil est dépendant de l'espèce, mais il est d'usage de le fixer à 40°F (4°C) pour l'ensemble des espèces présentes dans les forêts tempérées et boréales. La caractéristique thermique de l'environnement la plus importante pour la croissance des arbres n'est pas la température mais le cumul des températures supérieures à ce seuil ("growing degree-days" ou nombre de degré-jours de croissance). Si on ne possède pas les températures quotidiennes du site d'étude, on peut supposer un profil sinusoïdal de température ; une approximation du nombre de degré-jours de croissance peut alors être calculée avec les seules températures moyennes des mois de janvier T_{ja} et juillet T_{ju} (exprimées en °F) :

$$DEGD = \frac{365}{2\pi} \cdot (T_{ju} - T_{ja}) - \frac{365}{2} \cdot \left(40 - \frac{T_{ju} + T_{ja}}{2} \right) + \frac{365}{\pi} \cdot \left[\frac{\left(40 - \frac{T_{ju} + T_{ja}}{2} \right)^2}{T_{ju} - T_{ja}} \right] \quad (3.9)$$

Des études en laboratoire ont montré que le taux de photosynthèse décroît de manière parabolique en-deça et au-delà d'un maximum. La fonction traduisant l'influence du nombre de degré-jours de croissance sur la croissance annuelle d'un arbre de l'espèce i est donc définie de la manière suivante :

$$TF_i = \max[0, TDEGD_i] \quad (3.10)$$

où

$$TDEGD_i = \frac{4 \cdot (DEGD - DEGD_{\min_i}) \cdot (DEGD_{\max_i} - DEGD)}{(DEGD_{\max_i} - DEGD_{\min_i})^2} \quad (3.11)$$

(voir [Botkin, 1993](#) page 71 pour les courbes correspondantes,

$$TF_i = 1 \text{ pour } DEGD = \frac{DEGD_{\min_i} + DEGD_{\max_i}}{2}$$

$DEGD_{\min_i}$ et $DEGD_{\max_i}$ sont respectivement les valeurs de $DEGD$ aux limites géographiques nord et sud de l'espèce i . Leurs valeurs sont calculées à partir des courbes isothermes.

[Schenk \(1996\)](#) a dressé une étude comparative très intéressante des différentes approches utilisées dans les modèles de dynamique forestière pour modéliser les effets de la température sur la croissance et la survie des arbres.

3.3.4.2.3. L'eau

Vis-à-vis de l'eau, un arbre réagit à la fois au manque d'eau et à l'excès d'eau. D'une part, si l'apport d'eau sous forme de pluie ou de fonte de neige est insuffisant, l'évapotranspiration réelle de l'arbre est inférieure à l'évapotranspiration potentielle, et l'arbre doit puiser dans ses propres réserves en eau ; si cela dure longtemps, ses feuilles flétrissent et finalement l'arbre meurt. D'autre part, si le sol devient saturé en eau, les racines n'ont plus d'oxygène pour respirer ; elles ne croissent plus et ne peuvent plus puiser dans le sol les éléments nutritifs nécessaires à la croissance de l'arbre.

Les deux modèles JABOWA-I et JABOWA-II tiennent compte de l'eau en tant que facteur limitant, mais il n'y a que dans le second modèle qu'un calcul d'un bilan hydrique

complet est mené. Ce bilan hydrique nécessite comme données d'entrée les enregistrements mensuels des températures et des précipitations, ainsi qu'un certain nombre de paramètres concernant le sol (réserve utile, distance au toit de la nappe phréatique, etc.). Les équations définies originellement par Thornthwaite permettent alors de calculer l'évapotranspiration potentielle mensuelle et l'évapotranspiration réelle mensuelle, puis en sommant sur l'année, l'évapotranspiration potentielle annuelle E_0 et l'évapotranspiration réelle annuelle E . Botkin définit alors deux facteurs limitants, le premier, WiF_i , étant un facteur de flétrissement ("Wilt") en rapport avec le manque d'eau, et le second, WeF_i , un facteur d'humidité ("Wetness") en rapport avec l'excès d'eau :

$$WILT = \frac{E_0 - E}{E_0} \Rightarrow WiF_i = \max \left[0, 1 - \left(\frac{WILT}{WILT_{\max_i}} \right)^2 \right] \quad (3.12)$$

$WILT_{\max_i}$ représente la capacité de l'espèce i à supporter le manque d'eau ($WILT_{\max_i}$ a une valeur comprise entre 0 et 1, et cette valeur est déterminée relativement aux espèces qui sont connues pour occuper des sites très secs ou très humides).

$$WeF_i = \max \left[0, 1 - \frac{DT_{\min_i}}{DT} \right] \quad (3.13)$$

DT est la distance entre la surface et la nappe phréatique et DT_{\min_i} est le minimum de distance nécessaire à la croissance d'un individu de l'espèce i .

3.3.4.2.4. Les éléments chimiques

Chaque organisme est constitué de composés chimiques, et au cours de sa croissance, il doit puiser dans son environnement les éléments chimiques qui lui sont nécessaires. Il y a 24 éléments chimiques utilisés par au moins certains organismes dont 6 sont indispensables en grande quantité pour tous les organismes vivants : le carbone, l'hydrogène, l'azote, l'oxygène, le phosphore et le soufre. La croissance n'est pas la

réponse directe à la concentration en un élément chimique dans le sol, mais la réponse à la concentration dans l'organisme lui-même.

Dans JABOWA-II, seule la réponse à la concentration en azote est considérée (dans JABOWA-I, il n'y a pas de réduction de la croissance par manque d'éléments chimiques disponibles). Si le manque d'azote dans le sol réduit la croissance, il n'y a pas, en retour, d'action des arbres sur la concentration en azote du sol (ni sous forme de prélèvement par les racines, ni sous forme de ravitaillement par la chute des feuilles) : la quantité d'azote disponible dans le sol pour la croissance n'est donc pas un facteur dynamique, mais une constante tout au long de la simulation. Il est d'ailleurs très délicat de mesurer cette valeur : pour devenir biologiquement utilisable, l'azote N_2 doit être fixé sous forme de molécules inorganiques comme l'ammoniac NH_3 et les nitrates NO_3 . Cette fixation résulte de processus physico-chimiques (énergie lumineuse ou décharges électriques des orages) mais surtout de processus biologiques, qui sont le fait de bactéries et de certains champignons.

Comme pour la lumière, Botkin répartit les espèces en trois catégories relativement à leur tolérance aux faibles concentrations du sol en azote : espèces tolérantes, intermédiaires et intolérantes. Il calcule alors la concentration en azote dans les feuilles λ_N pour chaque catégorie de tolérance N , en fonction de la quantité d'azote disponible dans le sol $AVAILN$:

$$\lambda_N = \alpha_1 \cdot \left[1 - 10^{-\alpha_2 \cdot (AVAILN + \alpha_3)} \right] \quad (3.14)$$

puis le facteur réducteur de croissance NF_i en fonction de cette concentration λ_N :

$$NF_i = \frac{\alpha_4 + \alpha_5 \cdot \lambda_N}{\alpha_6} \quad (3.15)$$

$\alpha_1, \dots, \alpha_6$ étant des constantes dont les valeurs sont définies pour chacune des trois classes de tolérance.

3.3.4.2.5. L'espace

Le dernier facteur réducteur de croissance représente la proportion inoccupée de l'espace potentiellement occupable par le peuplement :

$$s(BAR) = 1 - \frac{BAR}{SOILQ} \quad (3.16)$$

BAR est la surface terrière totale du peuplement (somme des surfaces des troncs à hauteur de poitrine), et $SOILQ$ est la surface terrière totale maximale. Dans JABOWA, la densité de surface terrière maximale est fixée à $200 \text{ cm}^2/\text{m}^2$; puisque la parcelle considérée à une taille de 100 m^2 , $SOILQ = 20000$.

3.3.4.2.6. Effet de l'ensemble des facteurs limitants sur la croissance

Connaissant l'effet individuel de chaque facteur limitant sur la croissance de l'arbre, quel est l'effet de l'ensemble de ces facteurs ? Si on a N facteurs limitants, et que f_i , $i = \{1, \dots, N\}$, représente le facteur de réduction de la croissance due au facteur limitant i , il y a mathématiquement deux alternatives pour relier l'incrément diamétrique annuel réel δD à l'incrément diamétrique annuel optimal δD_{opt} :

La première est une approche additive :

$$\delta D = \delta D_{opt} \cdot \min\{f_1, \dots, f_N\} \quad (3.17)$$

La seconde est une approche multiplicative :

$$\delta D = \delta D_{opt} \cdot f_1 \cdot \dots \cdot f_N \quad (3.18)$$

C'est l'approche multiplicative qui a été retenue par Botkin, d'abord parce que c'est la seule qui permet d'étudier les effets combinés de plusieurs facteurs limitants sur la croissance, ensuite parce qu'elle nécessite un effort de synthèse pour ne garder que les facteurs limitants les plus importants (la présence de 20 facteurs limitants donnant chacun un facteur réducteur de 0.5 donnerait un facteur réducteur global de 0.5^{20} qui rendrait toute croissance impossible), enfin parce qu'elle s'est avérée donner des résultats quantitativement plus réalistes au cours de l'utilisation du modèle.

Finalement, l'équation qui régit l'accroissement diamétrique annuel est donc :

$$\delta D = \delta D_{opt} \cdot f_i(AL) \cdot TF_i \cdot WiF_i \cdot WeF_i \cdot NF_i \cdot s(BAR) \quad (3.19)$$

3.3.4.3. Mortalité

Dans JABOWA-I et II, la mort d'un arbre apparaît de deux manières.

La première représente un risque permanent de mort : quelles que soient sa santé, la pression exercée par ses compétiteurs ou la qualité de son environnement, un arbre peut mourir à tout moment à cause de la foudre, d'une tempête, d'un feu, etc. Cette probabilité de mort est supposée être une constante ε_i qui dépend de l'espèce de sorte que la probabilité pour qu'un individu de l'espèce i soit vivant la $n^{\text{ème}}$ année est $P_n = (1 - \varepsilon_i)^n$, qui est une fonction exponentielle négative de n . Si on suppose qu'une fraction α de la population atteint l'âge maximal AGE_{\max_i} , alors ε_i devient dépendante de AGE_{\max_i} :

$$\alpha = P_{AGE_{\max_i}} \Rightarrow \alpha = (1 - \varepsilon_i)^{AGE_{\max_i}} \Rightarrow \varepsilon_i = 1 - \exp\left(\frac{\ln(\alpha)}{AGE_{\max_i}}\right) \approx \frac{\ln(\alpha)}{AGE_{\max_i}} \quad (3.20)$$

La seconde est une mort liée au manque de croissance. En effet, un arbre qui croît peu est moins capable de lutter contre les maladies ou les attaques des insectes, et il est

fragilisé à l'égard des forts coups de vent. Si on suppose qu'une fraction β des arbres dont l'incrément diamétrique annuel a été inférieur à un seuil donné *AINC* pendant 10 années consécutives survit, alors chaque arbre dont l'incrément diamétrique annuel est inférieur à *AINC* à la probabilité annuelle $1 - \beta^{1/10}$ de mourir.

Il apparaît donc trois paramètres qui déterminent les deux modes de mortalité des arbres : la fraction α des individus d'une population qui atteint l'âge maximal, le seuil de croissance minimal *AINC* et la fraction β des individus d'une population qui survit à un accroissement diamétrique annuel inférieur au seuil 10 ans de suite. Ces trois paramètres sont théoriques et, de façon certaine pour les deux derniers, non mesurables. Dans JABOWA-I et II, ils ont été fixés de manière arbitraire en fonction de l'expérience et du bon sens $\alpha = 0.02$, $AINC = 0.01$ cm et $\beta = 0.01$ indépendamment de l'espèce considérée.

3.3.4.4. Régénération

La régénération des arbres peut être divisée en plusieurs étapes : production de graines par les arbres reproducteurs ; dispersion des graines ; germination ; survie des plantules ; recrutement des jeunes tiges.

Comme les arbres produisent de nombreuses graines, les modèles JABOWA font l'hypothèse simplificatrice qu'il y a toujours une graine disponible de chaque espèce pour la régénération. Les graines (ou les fruits) produits par les arbres se dispersent selon différents moyens : par l'eau (hydrochorie) par exemple pour la noix de coco ; par le vent (anémochorie) pour les fruits (tilleul, frêne, orme, charme) et les graines (pin) qui ont une grande surface portante ou pour les fruits très légers (bouleau) ; par les animaux (zoochorie) : les écureuils et la plupart des rongeurs véhiculent des graines lourdes (hêtre, chêne), les oiseaux avalent les fruits charnus tandis que les graines traversent intactes leur tube digestif (merisier, gui). Ces différents moyens de transport ne sont évidemment pas exclusifs l'un de l'autre (ainsi hydrochorie et anémochorie se combinent pour les fruits du saule). D'autre part, les graines diffèrent aussi grandement dans leur temps de survie. Les conditions de germination sont elles aussi très spécifiques (par

exemple la nécessité d'avoir un type de substrat particulier), de même que les conditions de survie des plantules.

Tout cela ne facilite pas l'utilisation de concepts généraux. Par conséquent, la partie du modèle traitant de la régénération est plus empirique et moins satisfaisante intellectuellement que les parties concernant la croissance et la mortalité. C'est aussi la partie qui a été la plus modifiée de JABOWA-I à JABOWA-II. L'absence ou la présence de régénération ainsi que le nombre d'arbres recrutés dépendent à la fois de la tolérance de l'espèce considérée vis-à-vis de l'ombrage et de l'ensemble des conditions environnementales. Pour cela, un indice de qualité du site est introduit :

$$Q_i = TF_i \cdot WiF_i \cdot WeF_i \cdot NF_i \quad (3.21)$$

Pour les espèces intolérantes à l'ombrage, la régénération est possible si la lumière disponible au sol est supérieure ou égale à 99% de la lumière incidente ($AL \geq 0,99$) et si $Q_i > 0$. Dans ce cas le nombre de nouveaux individus introduits est :

$$E_i = \xi \cdot S_i \cdot f(AL)_1 \cdot Q_i \quad (3.22)$$

où ξ est un nombre aléatoire généré de façon uniforme entre 0 et 1, et S_i est le nombre maximal d'individus de l'espèce i qui peuvent être ajoutés.

Pour les espèces intermédiaires, la lumière disponible au sol doit être comprise dans un intervalle dont la borne inférieure dépend de l'espèce ($\Gamma_i < AL < 0,99$). L'espèce i régénère alors à condition que

$$\xi < f(AL)_2 \cdot Q_i \quad (3.23)$$

et le nombre de nouveaux arbres est :

$$E_i = \xi \cdot S_i \quad (3.24)$$

Pour les espèces tolérantes, il suffit que :

$$\xi < f(AL)_3 \cdot Q_i \quad (3.25)$$

et le nombre de nouveaux arbres est donné par le même calcul que pour les espèces intermédiaires.

3.3.5. Le modèle FORET

Directement issu du modèle JABOWA-I, le modèle FORET ([Shugart and West, 1977](#) ; le code informatique est fourni dans [Shugart, 1984](#) pages 226–234) a été développé pour simuler la succession forestière dans les Appalaches. FORET présente cependant quelques différences avec JABOWA-I : une augmentation du nombre d'espèces considérées (33 contre 13), une augmentation de la taille de la parcelle (parcelle circulaire de 1/12 ha contre parcelle carrée de 1/100 ha), et plusieurs changements concernant les trois étapes du modèle : croissance, naissance et mort.

Pour calculer le facteur limitant la croissance dû au manque de lumière, la surface foliaire est calculée de la façon suivante :

$$LA = 1.9283295 \cdot 10^{-4} \cdot D^{2.129} \quad (3.26)$$

Cette formule vient du calcul classique de la surface foliaire $LA = 0.16094 \cdot D^{2.129}$, où LA est en m^2 et D en cm, divisé par la surface de la parcelle (1/12 ha) : c'est donc en fait un indice foliaire qui est utilisé, même s'il n'est jamais mentionné comme tel (c'est

clairement le cas dans le modèle JABOWA aussi : la surface de la parcelle (100 m²) est intégrée dans la constante $k = 1/6000$).

Dans le modèle FORET c'est donc la surface foliaire ombrageante qui est envisagée plutôt que la masse foliaire ombrageante comme dans JABOWA, mais surtout ici, la surface foliaire ne dépend que du diamètre à hauteur de poitrine et pas de l'espèce. La valeur du coefficient d'extinction exponentielle de la lumière retenue est $k = 0.25$.

Pour calculer le facteur limitant dû à la densité du peuplement, c'est ici la biomasse totale qui est calculée (surface terrière totale dans JABOWA). La biomasse d'un individu (en kg) est donnée par la relation :

$$BIO = 0.1193 \cdot D^{2.393} \quad (3.27)$$

BIO remplace *BAR* dans l'équation (3.16) et *SOILQ* est cette fois la biomasse totale maximale atteinte par le peuplement, fixée à 50833.33333 kg (densité de biomasse de 610 t/ha).

Pour la naissance, quatre facteurs booléens sont envisagés : présence/absence de sol minéral, présence/absence de litière, année plus chaude que la moyenne ou pas, année de forte prédation des graines et herbivorie des semis ou pas. Les deux premiers facteurs sont définis par seuillage de la valeur de la biomasse totale (si celle-ci est supérieure à un premier seuil, il y a absence de sol minéral ; si elle est supérieure à un second seuil, il y a présence de litière), le troisième en comparant le *DEGD* de l'année à une valeur moyenne, le quatrième par tirage au sort. Les valeurs prises par ces facteurs déterminent la liste des espèces qui sont capables de régénérer dans ces conditions. Parmi celles-ci, le modèle choisit aléatoirement l'espèce élue (ce processus est effectué entre une et trois fois) et de 0 à 7 nouveaux individus sont ajoutés. Le procédé est différent pour six espèces qui produisent peu de graines, et dont la régénération est liée à la présence sur la parcelle d'un arbre disséminateur. Si un tel arbre n'est pas présent, ces espèces sont exclues de régénération pendant un certain temps (20 ou 30 ans).

Le processus de reproduction végétative (rejets de souche ou de racine) est lui aussi pris en compte. Quand un arbre meurt, s'il est capable de se reproduire de façon végétative, et si son diamètre est compris entre un minimum et un maximum dépendants de l'espèce, alors un nombre dépendant de l'espèce de nouveaux individus est introduit.

Enfin, 1% seulement des individus sont supposés atteindre l'âge maximal ($\alpha = 0.01$ contre $\alpha = 0.02$ dans JABOWA).

FORET a été construit pour comparer la composition de la forêt obtenue par simulation avec et sans le châtaignier avec des données concernant la forêt des Appalaches avant et après que le châtaignier soit parasité au début du 20^{ème} siècle.

3.3.6. Limites des modèles par trouée

Les modèles par trouée de simulation de la dynamique forestière partagent une structure semblable (faire naître, grandir et mourir des arbres à l'intérieur d'une parcelle de petite taille, de l'ordre de la taille du houppier d'un arbre dominant). Cependant, les règles qui régissent l'évolution du peuplement sont souvent différentes, et les modèles sont par conséquent difficilement comparables entre eux. D'ailleurs, les ouvrages qui traitent de manière plus ou moins exhaustive de l'ensemble de ces modèles ([Shugart, 1984](#) ; [Urban and Shugart, 1992](#)) se contentent de décrire les petites améliorations qui ont été apportées aux modèles d'origine pour pouvoir les utiliser dans un contexte particulier. Ainsi pour simuler correctement la dynamique des forêts de conifères de haute latitude, en Suède, il a fallu prendre en compte la distribution verticale de la surface foliaire (modèle FORSKA : [Leemans and Prentice, 1987](#)). Se pose alors la question du choix d'un modèle plutôt qu'un autre, qui conditionne l'utilisation d'un jeu de paramètres spécifique pour ce modèle.

On trouve dans [Bugmann et al. \(1996\)](#) une étude assez complète de tests comparatifs qualitatifs et quantitatifs entre plusieurs modèles. La comparaison qualitative des modèles montre le remplacement progressif d'une équation simple par une approche plus

détaillée des mécanismes mis en jeu (pour la croissance ou les effets des facteurs limitants), bien que cette substitution ne soit que rarement justifiée par l'amélioration qu'elle entraîne en terme de dynamique du système. Les tests quantitatifs étudient la sensibilité vis-à-vis des conditions environnementales (comment réagissent les modèles à un changement de climat, par exemple), l'importance relative des facteurs pris en compte dans la modélisation (dans les modèles complexes, certains facteurs semblent jouer un rôle dérisoire), et la capacité d'un modèle à simuler la dynamique d'une forêt située en dehors de la zone géographique pour laquelle il a été construit. Les résultats font apparaître que la dynamique simulée pour une même zone géographique par deux modèles différents n'est en général pas la même, ou, quand c'est le cas, que les résultats divergent quand on introduit un changement climatique. D'autre part, ils montrent que la complexification d'un modèle se fait aux dépens de sa généralisation : les modèles fins sont uniquement capables de simuler la dynamique d'une forêt locale.

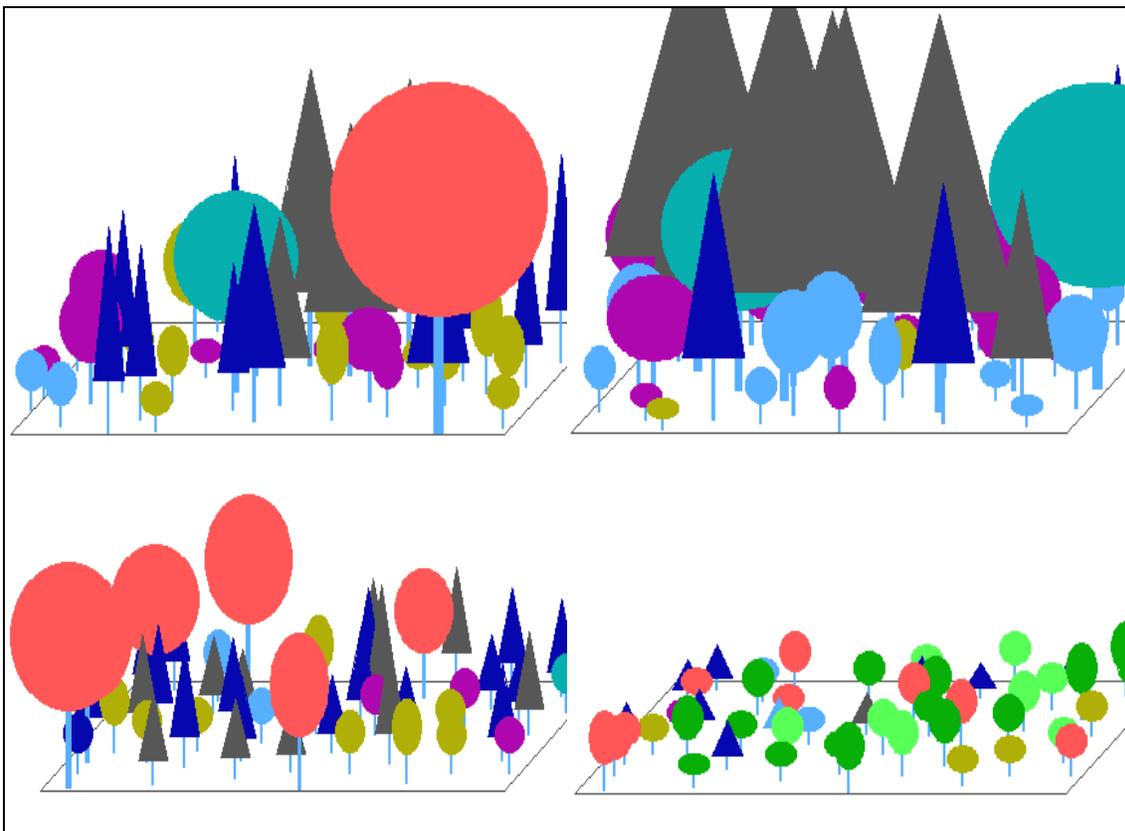


Figure 3.4 : La mosaïque forestière vue comme un assemblage de cellules sans interaction dans les modèles par trouée.

Enfin, ces modèles souffrent de l'incapacité de simuler des phénomènes spatiaux comme la propagation de chablis ou de maladies. En effet, les résultats qu'ils fournissent proviennent de simulations de Monte-Carlo, où l'hétérogénéité spatiale de la forêt est simulée grâce à l'utilisation d'un processus stochastique : concrètement, cela revient à répéter un grand nombre de fois la simulation de la dynamique de la parcelle forestière de petite taille, qui, compte-tenus des processus stochastiques qui interviennent dans la modélisation (concernant la régénération et la mortalité), sera différente à chaque exécution, et à effectuer un certain nombre de statistiques (en général le calcul de la moyenne et d'un intervalle de confiance) sur les résultats obtenus. Si on revient au concept de mosaïque, cela revient donc à considérer que le comportement de chaque cellule de la mosaïque forestière (de la taille du houppier d'un arbre dominant) ne dépend que de la dynamique locale créée par l'apparition d'une trouée et les différents stades de succession qui la suivent, mais pas de ce qui se passe autour (Figure 3.4).

3.4. Quelques modèles de dynamique forestière spatialisés

Quelques modèles de simulation de la dynamique forestière spatialisés largement influencés par les modèles par trouée ont été développés.

Ainsi, le modèle ZELIG ([Smith and Urban, 1988](#)) simule la dynamique d'une grille de cellules de type JABOWA-FORET où le comportement de chaque cellule est influencé par celui des cellules voisines. Une étude de la structure du peuplement permet alors de mettre en contraste l'équilibre de l'ensemble du peuplement modélisé et le déséquilibre de chaque cellule (rythme cyclique recommencé à chaque nouvelle trouée), mais le modèle ne s'intéresse pas à la composition floristique.

Le modèle SPACE, ([Busing, 1991](#)), est une version spatialisée du modèle FORET ([Shugart and West, 1977](#), [Shugart, 1984](#)) où l'espace modélisé est discrétisé en cellules régulières carrées de 0.25 m^2 . Chaque cellule peut contenir un arbre au maximum. Les relations de voisinage sont déterminées au sein d'une zone circulaire de rayon $R = 10 \text{ m}$. Les procédures de croissance, mortalité et régénération utilisent les principes mis au point dans le cadre du modèle FORET. La spatialisation permet à l'auteur de faire une

analyse de la distribution spatiale des individus pour calculer la taille des structures spatiales émergeant de la dynamique modélisée (0.007–0.2 ha). Ces structures sont en général plus grandes que la taille du voisinage employé (0.03 ha), ce qui montre que la spatialisation ne résulte pas en une simple juxtaposition de zones circulaires de rayon $R = 10$ m. C'est pourtant cette démarche qui est employée dans les modèles par trouée non spatialisés.

Le modèle DRYADES (Mailly, 1998 chapitre 6) est directement issu du modèle SPACE modifié pour simuler l'influence de différents régimes de perturbations exogènes (feu, vent) et de pratiques sylvicoles sur la dynamique de forêts à Sapins de Douglas / Thuya Occidental en Colombie Britannique.

Les deux modèles spatialisés suivants sont un peu moins proches des modèles par trouée.

Le premier (Pascal et al., 1997, Moravie et al., 1997) est différent dans la mesure où c'est la croissance du houppier des individus qui est le moteur de la dynamique modélisée, et pas la croissance du diamètre du tronc. L'originalité de la démarche réside aussi dans une modélisation asymétrique du houppier puisque sa croissance est calculée dans huit directions. L'objectif de l'étude est de tester un certain nombre d'hypothèses expliquant l'organisation circulaire des arbres "en bulle" (de petits individus en couronne autour du houppier d'un grand individu) observée dans un peuplement de la forêt d'Uppangala dans les Ghâts Occidentaux de l'Inde.

Le second, le modèle SORTIE (Pacala et al., 1993, Pacala et al., 1996), est différent dans la mesure où il a été entièrement paramétré à partir de mesures de terrain. Le modèle comporte en outre une représentation plus proche de la réalité des individus qui ont un houppier cylindrique. Pour calculer la lumière reçue au sol et en un point quelconque de la canopée, le modèle utilise un module qui constitue un véritable modèle de transfert radiatif intégrant les traversées par les rayons du couvert végétal. Les coefficients d'extinction de la lumière utilisés ont été au préalable estimés pour chaque espèce à partir d'une reconstruction tridimensionnelle des parcelles d'étude, du modèle de transfert radiatif et de mesures terrain du rayonnement photosynthétique actif

(Canham et al., 1994). Le module de recrutement a été lui aussi modifié pour prendre en compte les phénomènes de dispersion. Chaque individu disperse un certain nombre d'"individus viables" à une certaine distance de lui-même selon une loi de type gaussienne qui dépend du diamètre de l'individu en question et de son espèce. Le développement d'une interface graphique élaborée, l'accès au code source et à des fichiers vidéos retraçant la dynamique modélisée via le réseau Internet (Deutschman et al., 1997) font sans doute de ce modèle l'exemple le plus accompli de projet de modélisation de la dynamique forestière allant des mesures de terrain à la mise à disposition des résultats pour la communauté scientifique.

3.5. Conclusion

Les modèles individuels de dynamique des populations, et en particulier les modèles par trouée dans le cadre de la simulation de la dynamique forestière, conduisent à une formidable synthèse de connaissances préalablement disséminées au sein de différentes disciplines. Une telle synthèse nécessite de choisir les phénomènes à considérer, puis de les simplifier, choix et simplifications étant justifiés a posteriori au regard de la confrontation des résultats du modèle à la réalité. Les modèles constituent alors de véritables outils de recherche. Une fois paramétrés, les modèles par trouée sont très bien adaptés à la prévision de la dynamique de la composition floristique d'écosystèmes forestiers dans des conditions très diverses de lumière, de température, d'humidité, et de fertilité. Cette dynamique émerge des interactions entre les différents individus modélisés. Mais les modèles par trouée ont aussi leurs limites. D'abord parce qu'il en existe beaucoup et qu'ils sont difficilement comparables : les premiers modèles par trouée ont posé les grands principes qui ont été repris ensuite par une multitude de modèles avec chacun leurs petites spécificités. Ensuite parce qu'ils restent difficiles à paramétrer, surtout s'il y a peu de données de terrain sur le système particulier étudié. Certains paramètres simplificateurs sont aussi très théoriques, sans doute non mesurables, et requièrent une estimation au bon sens. Enfin, les modèles par trouée sont à la base non spatialisés donc inutilisables pour considérer des phénomènes qui se propagent dans l'espace comme les chablis ou les maladies. Nous pensons que pour étudier de façon systématique les contraintes d'ordre spatial qui influencent la

dynamique forestière, il faut avoir recours à des architectures adaptées : si on veut construire un modèle de mosaïque avec interaction spatiale, on pense naturellement aux réseaux d'automates cellulaires (Houllier, 1995).

4. Spatialisation d'un modèle par trouée

4.1. Introduction

Deux approches différentes de spatialisation d'un modèle par trouée sont développées dans ce chapitre. La première est une approche orientée espace qui consiste à discrétiser l'espace forestier en cellules régulières et à faire une association du type une cellule / un arbre. Chaque arbre est influencé par les arbres présents dans son voisinage. Le voisinage d'un arbre est explicite puisqu'il s'agit simplement des arbres présents dans les cellules voisines. A chaque pas de temps, on balaye l'ensemble des cellules comme on balaye les éléments d'une matrice. L'état de chaque cellule au pas de temps $t + 1$ dépend de l'état des cellules dans son voisinage au pas de temps t et on a un système de type réseau d'automates cellulaires. La seconde est une approche orientée individu qui consiste à donner aux arbres des coordonnées spatiales au sein de l'espace forestier. On a alors une liste d'individus localisés. Pour chaque individu, on doit rechercher parmi cette liste quels sont les individus présents dans son voisinage par un calcul de distance. A chaque pas de temps, on balaye l'ensemble des individus et on a un système de type modèle centré individu spatialisé qui peut dériver facilement vers un système multi-agents. Chaque approche a été mise en œuvre et cela a conduit à deux modèles spatialisés légèrement différents dont les résultats de simulation sont comparés.

Il nous a semblé utile de commencer ce chapitre par une présentation du concept de réseau d'automates cellulaires suivie par une étude de quelques applications à des domaines variés, mais plus particulièrement à la modélisation de la dynamique forestière.

4.2. Les réseaux d'automates cellulaires

4.2.1. Définition formelle

Il s'agit de modèles dynamiques où espace, temps et états sont discrets : l'espace est divisé en cellules (ou automates) considérées comme des entités individuelles qui

peuvent prendre un nombre limité d'états possibles, et qui sont susceptibles de changer d'états à des moments fixes selon une règle de transition fondée sur la configuration des états des cellules d'un voisinage donné.

Un réseau d'automates cellulaires peut être défini plus précisément par deux types de caractéristiques : structurelles et fonctionnelles ([Langlois et Phipps, 1997](#) page 17).

Les caractéristiques structurelles concernent l'aspect topologique du réseau cellulaire (forme, nombre et arrangement des cellules) : système cellulaire linéaire (une seule rangée de cellules), système à deux dimensions à maillage carré, hexagonal ou triangulaire (Figure 4.1), système à trois dimensions. Elles concernent aussi la définition du voisinage, c'est à dire l'ensemble des cellules qui interagissent avec une cellule donnée u : voisinage comprenant uniquement des cellules contiguës à u (voisinage de von Neumann ou voisinage de Moore, Figure 4.2), ou voisinage pouvant inclure des cellules qui ne sont pas nécessairement en contact (l'interaction entre une cellule du voisinage et u peut être variable selon la position relative des deux cellules, et notamment la distance qui les sépare). Elle concernent enfin les conditions aux bords du réseau : pour que le voisinage soit défini pour toutes les cellules, les cellules aux bords du réseau sont généralement connectées entre elles (recouvrement torique, voir Figure 4.2).

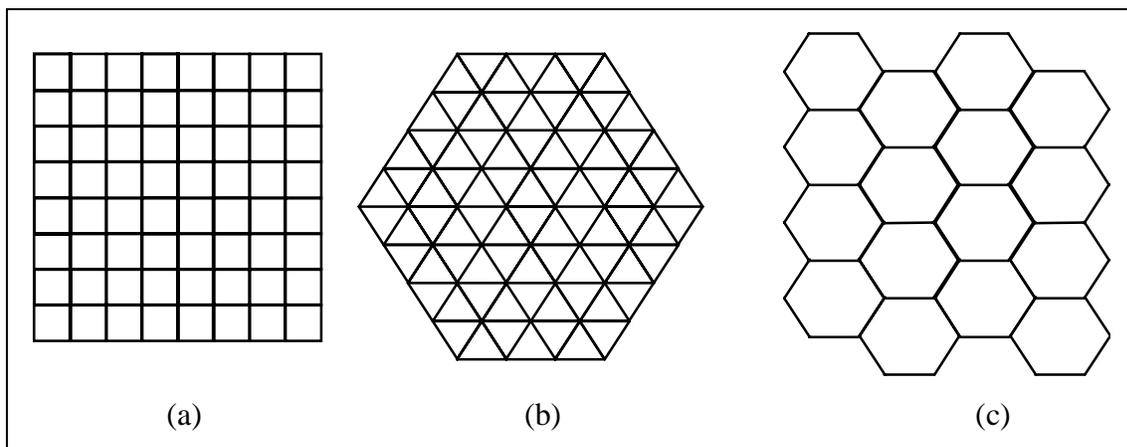


Figure 4.1 : Réseaux d'automates cellulaires à deux dimensions et à mailles (a) carrées (b) triangulaires ou (c) hexagonales (d'après [Weisbuch, 1989](#)).

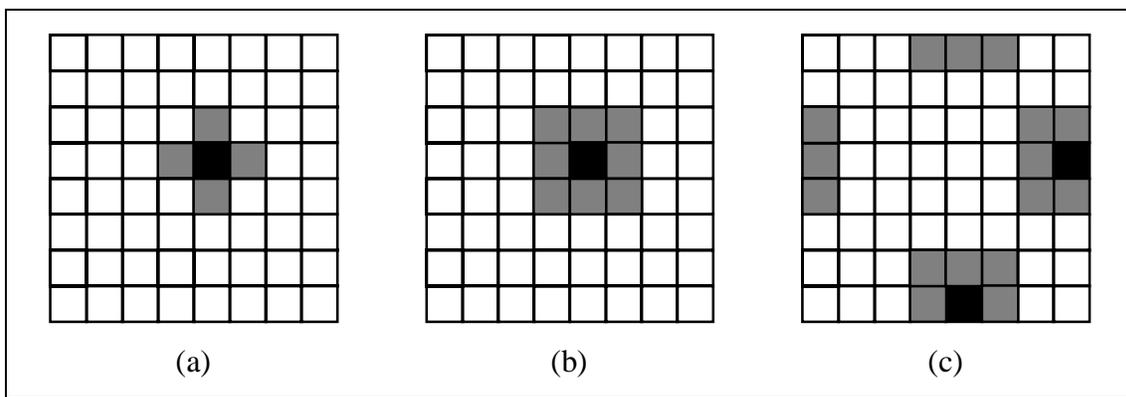


Figure 4.2 : (a) voisinage de Von Neumann, (b) voisinages de Moore, (c) voisinage de Moore pour deux cellules au bord du réseau dans le cas d'un recouvrement torique.

Les caractéristiques fonctionnelles concernent la liste des états que peuvent prendre les cellules. De nombreux systèmes simples utilisent deux états qui, souvent, représentent la présence ou l'absence du phénomène considéré (par exemple, automate vivant ou mort). Rigoureusement, les automates ne peuvent prendre qu'un nombre fini d'états (les variables associées ne prenant que des valeurs discrètes). Elles concernent aussi la configuration initiale du réseau. Elles concernent enfin la règle de transition d'état de l'automate : de manière générale, cette règle d'évolution d'une cellule d'un état à un autre se fonde sur l'état actuel de la cellule et sur les états réalisés dans les cellules de son voisinage ; cette règle de transition peut être déterministe, ou stochastique si elle fait intervenir un changement d'état relativement à une fonction de probabilité.

4.2.2. Quelques exemples

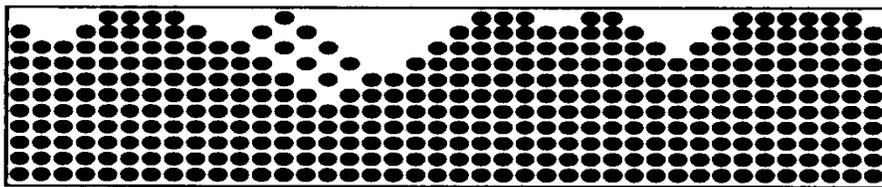
4.2.2.1. Réseau d'automates cellulaires déterministes à une dimension, deux états, et de voisinage de rayon 1

A une dimension, le réseau est simplement une chaîne d'automates. La structure de voisinage de rayon 1 comprend l'automate lui-même et ses deux plus proches voisins (les automates des deux extrémités de la chaîne sont reliés entre eux pour qu'ils aient aussi deux voisins). Chaque automate pouvant prendre deux états (0 ou 1), une configuration d'entrée de l'automate est représentée par un triplet de bits, le premier figurant l'état du voisin de gauche, le second celui de l'automate, le troisième l'état du

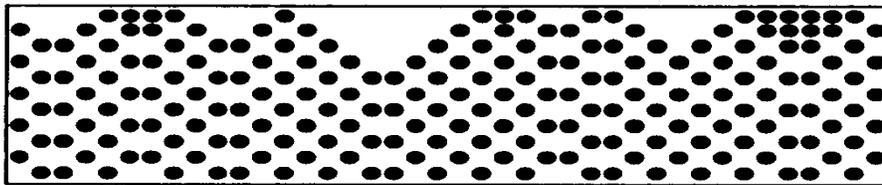
voisin de droite ; il existe donc $2^3 = 8$ configurations d'entrée différentes et $2^8 = 256$ règles de transition. Ces 256 règles sont numérotées de 0 à 255, nombres codant en notation décimale les huit bits de sortie correspondant aux huit configurations d'entrée (de 000 pour le bit le moins significatif à 111 pour le plus significatif). Ainsi la fonction 178, qui se code 10110010 en notation binaire, donne 1 en sortie pour les entrées 111, 101, 100 et 001, et donne 0 en sortie pour les entrées 110, 011, 010 et 000.



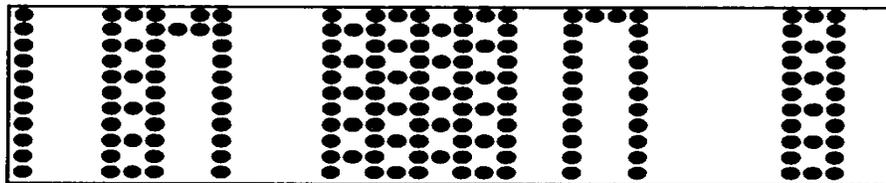
Fonction 128 (10000000)



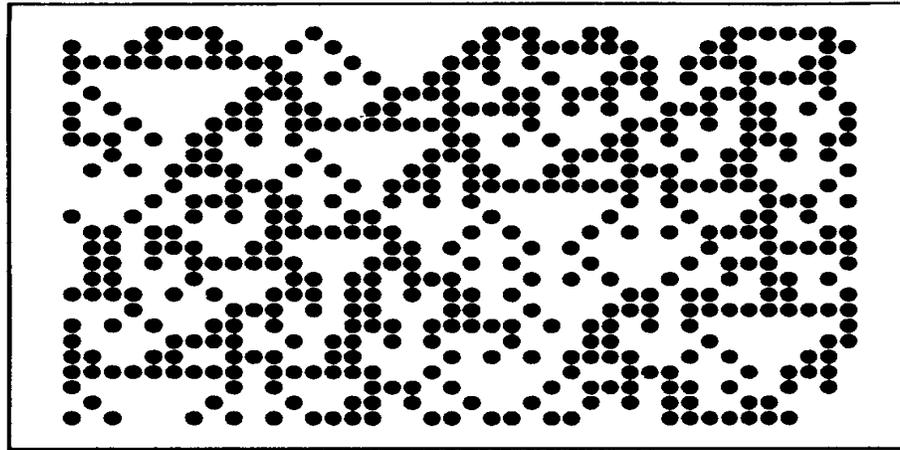
Fonction 250 (11111010)



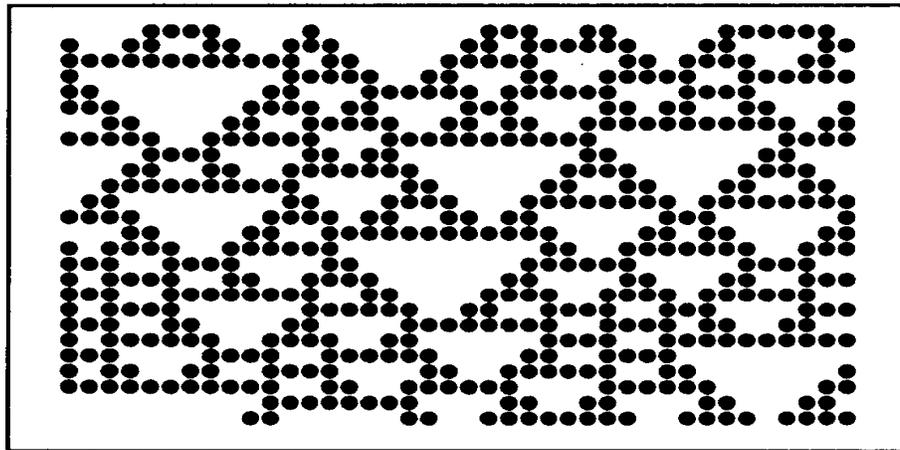
Fonction 178 (10110010)



Fonction 108 (01101100)



Fonction 90 (01011010)



Fonction 126 (01111110)

Figure 4.3 : Exemples de dynamiques de réseaux d'automates cellulaires déterministes à une dimension, deux états, et de voisinage de rayon 1 (d'après [Weibuch, 1989](#) pages 39–40).

Une manière simple de visualiser la dynamique de ces réseaux consiste à utiliser une représentation où chaque ligne figure l'état du réseau à un instant donné, le temps croissant d'une ligne à la suivante (voir [Wolfram, 1994](#) pour une étude exhaustive de la dynamique de ces systèmes). Les figures qui suivent montrent l'évolution temporelle de plusieurs réseaux cellulaires (la configuration initiale représentée sur la première ligne est choisie par tirage au sort donnant pour chaque automate un état 0 ou 1 avec une probabilité égale). Elles font apparaître trois types de comportement ([Weibuch, 1989](#) page 41) (Figure 4.3) : évolution rapide du système vers un état invariant composé de 0

(règle 128) ou de 1 (règle 250) ; évolution vers des attracteurs de période courte, 1 ou 2 (règles 178 et 108) ; évolution de période trop longue pour être facilement observable (règles 90 et 126), mais où on peut repérer l'apparition de structures spatio-temporelles (sur les figures, la seconde dimension représente le temps) : ici des triangles.

4.2.2.2. Réseau d'automates cellulaires stochastiques à une dimension, deux états, et de voisinage de rayon 1

Le réseau est défini de la même manière que précédemment, mais cette fois la règle de transition est stochastique (Langlois et Phipps, 1997 page 28) : elle repose sur le paramètre λ qui détermine la probabilité des transitions "non quiescentes". Ici l'état 0 (blanc) est l'état quiescent : cela signifie que 000 en entrée donne 0 en sortie et que les autres configurations d'entrée donnent 1 en sortie avec la probabilité λ et 0 avec la probabilité $1 - \lambda$. Pour l'exemple de la Figure 4.4, $\lambda = 0.35$. Cette figure frappe par son caractère peu géométrique et paraît, par conséquent "plus naturelle". Ces formes dendritiques évoquent assez fidèlement des formes naturelles physiques ou biologiques, et on conçoit que la plupart des applications cherchant à mimer des phénomènes naturels aient recours à des automates stochastiques.

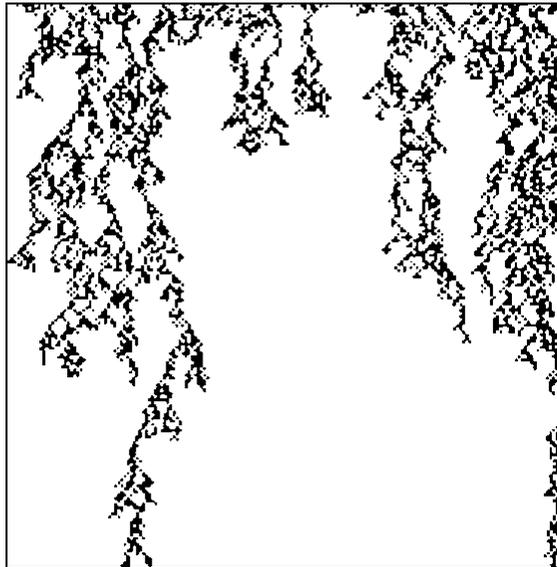


Figure 4.4 : Exemple de dynamique d'un réseau d'automates cellulaires stochastiques à une dimension, deux états, et de voisinage de rayon 1 (d'après Langlois et Phipps, 1997 page 28).

4.2.2.3. Réseau d'automates cellulaires déterministes à deux dimensions, deux états, et de voisinage de Moore : le "jeu de la vie" de Conway

Ce système est présenté dans la plupart des publications où il est question d'automates cellulaires ([Weisbuch, 1989](#) page 52, [Coquillard et Hill, 1997](#) page 146, [Langlois et Phipps, 1997](#) page 29, [Auger, 1995](#)). En voici les règles de transition : un automate à l'état 0 passe à l'état 1 (il "naît") si trois de ses voisins sont à l'état 1 ; un automate à l'état 1 reste à l'état 1 (il "survit") si deux ou trois de ses voisins sont à l'état 1, et il passe à 0 (il "meurt" d'isolement ou d'étouffement) dans les autres cas.

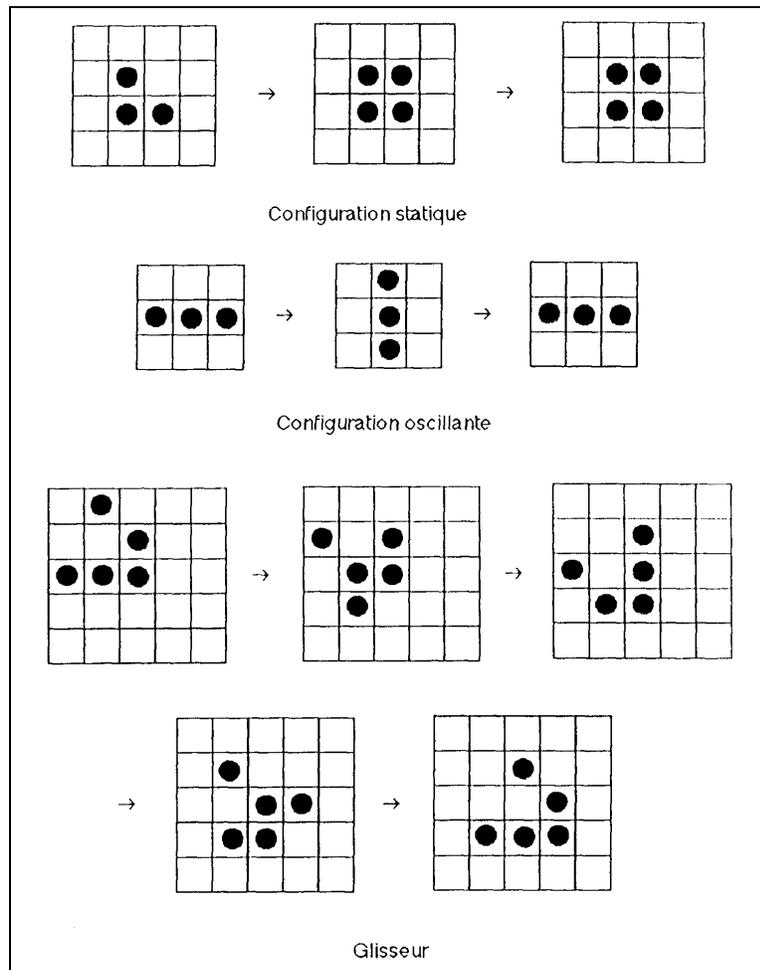


Figure 4.5 : Quelques structures remarquables apparaissant dans la dynamique du réseau d'automates cellulaires déterministes à deux dimensions, deux états, et de voisinage de Moore dit "jeu de la vie" de Conway (d'après [Auger, 1995](#)).

La simulation de ce jeu sur ordinateur a permis de mettre en évidence une grande diversité de structures spatio-temporelles (Figure 4.5) : des configurations statiques, c'est-à-dire des structures spatiales permanentes et immobiles ; des configurations oscillantes, c'est-à-dire des structures spatiales qui se répètent périodiquement dans le temps sans déplacement sur le réseau ; des configurations mouvantes, comme le glisseur, qui se répètent périodiquement dans le temps tout en se déplaçant sur le damier ; des configurations plus complexes, comme le canon à glisseur, lui-même constitué d'un amas de 13 glisseurs, qui se reproduit identique à lui-même en passant par 30 états intermédiaires et qui éjecte un glisseur exactement tous les 30 coups ; il existe également des configurations avalant d'autres configurations, ou en éjectant d'autres, ou qui se reproduisent telles des cellules vivantes en se scindant en deux périodiquement.

Nous venons de voir dans les exemples précédents qu'à chaque fois, des règles de transition très simples sont suffisantes pour engendrer une grande diversité de structures spatio-temporelles. Un réseau d'automates cellulaires est donc bien un "système de cellules interagissant localement de manière simple qui manifeste un comportement global complexe" (Wolfram, cité dans [Langlois et Phipps, 1997](#) page 17).

4.2.3. Analogie réseau d'automates cellulaires - équation de diffusion discrétisée ²

Nous avons déjà évoqué brièvement les équations de diffusion au paragraphe 2.4.1 (page 44 et suivantes) et nous allons développer ici les analogies profondes qui existent entre équations de diffusions discrétisées en temps et espace et réseaux d'automates cellulaires.

La forme la plus générale d'une équation de diffusion est :

² Une partie des réflexions et des résultats présentés dans ce paragraphe a fait l'objet du travail de stage de Oren-Mickael RECHT, élève de l'École Nationale Supérieure de Physique de Marseille, que j'ai co-cadré avec Marcel RAFFY en 1997.

$$C(u, P, t) \cdot \frac{\partial u(P, t)}{\partial t} - \text{div}[K(u, P, t) \cdot \text{grad } u(P, t)] = f(u, P, t) \quad (4.1)$$

où u est la variable qui diffuse par exemple sur une surface \bullet de 3^2 , P est un point appartenant à \bullet , t est la variable de temps, C contrôle la diffusion au niveau temporel, K contrôle la diffusion au niveau spatial, f est une fonction source, div et grad sont les opérateurs divergence et gradient.

Un exemple d'équation de diffusion est fourni par l'équation de la chaleur :

$$\rho \cdot C \cdot \frac{\partial T(P, t)}{\partial t} - \text{div}[K \cdot \text{grad } T(P, t)] = f(T, P, t) \quad (4.2)$$

T est le champ de température (répartition spatiale et évolution dans le temps), ρ , C et K sont trois constantes du corps dans lequel la chaleur diffuse, respectivement sa masse volumique, sa capacité calorifique et son coefficient de conductivité thermique, f la fonction source de chaleur (soit le corps en question est capable de céder de l'énergie calorifique par réaction chimique exothermique ou réaction nucléaire, par exemple, soit il y a apport extérieur de chaleur).

Si on discrétise le temps en intervalles Δt , une approximation de l'équation (4.1) au $j+1^{\text{ème}}$ pas de temps en un point P s'écrit :

$$C(u, P, j \cdot \Delta t) \cdot \frac{u(P, (j+1) \cdot \Delta t) - u(P, j \cdot \Delta t)}{\Delta t} - \text{div}[K(u, P, j \cdot \Delta t) \cdot \text{grad } u(P, j \cdot \Delta t)] = f(u, P, j \cdot \Delta t) \quad (4.3)$$

Si on discrétise l'espace sous forme d'une grille régulière au pas Δh , nous allons montrer qu'une approximation de l'expression $\text{div}[K(u, P, t) \cdot \text{grad } u(P, t)]$ s'écrit comme combinaison linéaire de valeurs de $u(P, t)$ et de points voisins sur la grille (points à l'ouest, à l'est, au nord et au sud) c'est à dire que si le point P a des coordonnées x_p et y_p , alors :

$$\begin{aligned} \operatorname{div} [K(u, P, t) \cdot \operatorname{grad} u(P, t)] \approx & \alpha_P \cdot u(x_P, y_P, t) + \alpha_E \cdot u(x_P + \Delta h, y_P, t) \\ & + \alpha_O \cdot u(x_P - \Delta h, y_P, t) + \alpha_S \cdot u(x_P, y_P + \Delta h, t) + \alpha_N \cdot u(x_P, y_P - \Delta h, t) \end{aligned} \quad (4.4)$$

où α_P , α_E , α_O , α_S et α_N sont les coefficients de la combinaison linéaire.

Si on discrétise à la fois le temps et l'espace, une approximation de l'équation (4.1) au $j+1^{\text{ème}}$ pas de temps au point P s'écrit donc :

$$\begin{aligned} C \cdot \frac{u(x_P, y_P, (j+1) \cdot \Delta t) - u(x_P, y_P, j \cdot \Delta t)}{\Delta t} = & f + \alpha_P \cdot u(x_P, y_P, j \cdot \Delta t) + \alpha_E \cdot u(x_P + \Delta h, y_P, j \cdot \Delta t) \\ & + \alpha_O \cdot u(x_P - \Delta h, y_P, j \cdot \Delta t) + \alpha_S \cdot u(x_P, y_P + \Delta h, j \cdot \Delta t) + \alpha_N \cdot u(x_P, y_P - \Delta h, j \cdot \Delta t) \end{aligned} \quad (4.5)$$

et l'on voit que la valeur de la variable u au $j+1^{\text{ème}}$ pas de temps au point P est entièrement déterminée par les valeurs de la variable u au $j^{\text{ème}}$ pas de temps au point P et aux points voisins de P (points à l'ouest, à l'est, au nord et au sud). C'est aussi ce qui se passe dans les réseaux d'automates cellulaires déterministes à voisinage de Von Neumann. Pour trouver une solution analytique ou numérique à une équation de diffusion, il est nécessaire d'imposer des conditions initiales et des conditions aux limites du domaine spatial considéré. Là encore, on retrouve des caractéristiques qui sont aussi présentes dans les réseaux d'automates cellulaires.

Prenons l'exemple de l'équation de la chaleur (4.2) en une dimension et sans fonction source. On peut l'écrire :

$$\frac{\partial T(x, t)}{\partial t} = \frac{K}{\rho \cdot C} \cdot \frac{\partial^2 T(x, t)}{\partial x^2} \quad (4.6)$$

où x est la variable d'espace, x est bornée, par exemple $x \in [0,1]$.

Des conditions aux limites du domaine de type recouvrement torique décrivent l'égalité des températures et l'égalité des flux aux limites du domaines :

$$\begin{cases} T(0,t) = T(1,t) \\ \frac{\partial T(0,t)}{\partial x} = \frac{\partial T(1,t)}{\partial x} \end{cases} \quad (4.7)$$

L'équation (4.6) peut d'ailleurs s'intégrer, et on obtient le produit d'une fonction trigonométrique cosinus ou sinus en x par une fonction exponentielle décroissante de t , donc une fonction trigonométrique dont l'amplitude décroît au cours du temps.

Cependant, la différence entre équation de diffusion discrétisée en temps et espace et réseau d'automates cellulaires, c'est que dans le premier cas, la variable reste continue, alors que dans le second cas, il y a un nombre fini d'états discrets. Si nous discrétisons en espace et en temps une équation de diffusion nous aboutissons donc plus exactement à un modèle de dynamique spatiale discrétisé (modèle DSD, [Auger, 1995](#)). Le problème inverse est aussi intéressant. Si nous sommes capables de construire une équation de diffusion (ou plusieurs équations de diffusion couplées) qui résulte(nt) en la même dynamique qu'un modèle DSD donné, ou qu'un réseau d'automates cellulaires donné, nous serons peut-être capables d'interpréter les règles présentes dans ces modèles en terme physique au regard de leur rôle dans l'équation de diffusion. La construction d'une telle équation de diffusion est théoriquement possible, ne serait ce qu'en prenant une fonction source $f(u, P, t)$ qui corrige pour chaque point de l'espace, à chaque pas de temps et pour chaque valeur de la variable, la valeur obtenue dans l'équation de diffusion par rapport à celle attendue dans le modèle DSD. Une telle fonction n'aurait évidemment un sens physique que pour un modèle dont la dynamique serait proche d'une diffusion.

Pour le problème de modélisation de la dynamique forestière qui nous intéresse ici, dans quelle mesure une équation de diffusion peut-elle être utilisée ? Il convient d'abord de remarquer que si un certain nombre de phénomènes comme la dispersion des graines, la propagation de feux de forêt, de chablis ou de maladies, sont bien adaptés à une modélisation par une équation de diffusion, le phénomène essentiel qui nous intéresse ici, la compétition, est au contraire plutôt mal adapté. En effet, la compétition, et notamment la compétition pour la lumière, entraîne une accentuation des différences : si parmi un groupe d'individus il y en a un qui a une taille un peu supérieure à ses voisins, il va priver

ceux-ci de lumière, et cette différence de taille va avoir tendance à s'accroître pour conduire finalement à un individu dominant parmi un groupe de dominés. Au contraire, un phénomène de diffusion entraîne une uniformisation des conditions. Dans le cas de l'équation de la chaleur décrite par l'équation (4.2), un point chaud entouré de points froids se refroidit au profit de ses voisins, en l'absence de fonction source, dès que $K > 0$. Que se produit-il si on choisit $K < 0$? Cela revient à changer t en $-t$ c'est à dire que le système va "remonter le temps" pour revenir vers la condition initiale, les points chauds devenant de plus en plus chauds et les points froids de plus en plus froids. On a donc cette fois une accentuation des différences. En conclusion, il semble possible d'utiliser une équation de diffusion à $K < 0$ (ce type d'équation est en fait plutôt une équation de rétrodiffusion) pour modéliser le phénomène de compétition pour la lumière, la variable diffusant (ou plutôt rétrodiffusant) étant, par exemple, la potentialité à devenir un individu dominant.

Voyons à présent la démonstration de (4.4).

$$\text{grad } u(P, t) = \begin{pmatrix} \frac{\partial u(P, t)}{\partial x} \\ \frac{\partial u(P, t)}{\partial y} \end{pmatrix} \quad (4.8)$$

et

$$\text{div}[K(u, P, t) \cdot \text{grad } u(P, t)] = \frac{\partial}{\partial x} \left(K(u, P, t) \cdot \frac{\partial u(P, t)}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(K(u, P, t) \cdot \frac{\partial u(P, t)}{\partial y} \right) \quad (4.9)$$

si x et y sont les variables d'espace.

Par un développement en série à l'ordre 2, on obtient en un point P de coordonnées x_P et y_P :

$$\left\{ \begin{array}{l} u(x_p + \Delta h, y_p, t) = u(x_p, y_p, t) + \Delta h \cdot \frac{\partial u}{\partial x}(x_p, y_p, t) + \frac{\Delta h^2}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x_p, y_p, t) + \Delta h^2 \cdot \varepsilon(h) \\ u(x_p - \Delta h, y_p, t) = u(x_p, y_p, t) - \Delta h \cdot \frac{\partial u}{\partial x}(x_p, y_p, t) + \frac{\Delta h^2}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x_p, y_p, t) + \Delta h^2 \cdot \varepsilon(h) \\ u(x_p, y_p + \Delta h, t) = u(x_p, y_p, t) + \Delta h \cdot \frac{\partial u}{\partial y}(x_p, y_p, t) + \frac{\Delta h^2}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(x_p, y_p, t) + \Delta h^2 \cdot \varepsilon(h) \\ u(x_p, y_p - \Delta h, t) = u(x_p, y_p, t) - \Delta h \cdot \frac{\partial u}{\partial y}(x_p, y_p, t) + \frac{\Delta h^2}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(x_p, y_p, t) + \Delta h^2 \cdot \varepsilon(h) \end{array} \right. \quad (4.10)$$

et si K ne dépend pas de u alors d'après (4.9) :

$$\begin{aligned} & \text{div}[K(u, P, t) \cdot \text{grad } u(P, t)] = \\ & K(P, t) \cdot \left(\frac{\partial u^2(P, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial u^2(P, t)}{\partial y^2} \right) + \frac{\partial K(P, t)}{\partial x} \cdot \frac{\partial u(P, t)}{\partial x} + \frac{\partial K(P, t)}{\partial y} \cdot \frac{\partial u(P, t)}{\partial y} \end{aligned} \quad (4.11)$$

donc avec (4.10) et (4.11) on trouve (4.4) avec :

$$\left\{ \begin{array}{l} \alpha_E = \frac{2K(x_p, y_p, t) + \Delta h \cdot \frac{\partial K}{\partial x}(x_p, y_p, t)}{2\Delta h^2} \approx \frac{K(x_p, y_p, t) + K(x_p + \Delta h, y_p, t)}{2\Delta h^2} \\ \alpha_O = \frac{2K(x_p, y_p, t) - \Delta h \cdot \frac{\partial K}{\partial x}(x_p, y_p, t)}{2\Delta h^2} \approx \frac{K(x_p, y_p, t) + K(x_p - \Delta h, y_p, t)}{2\Delta h^2} \\ \alpha_S = \frac{2K(x_p, y_p, t) + \Delta h \cdot \frac{\partial K}{\partial y}(x_p, y_p, t)}{2\Delta h^2} \approx \frac{K(x_p, y_p, t) + K(x_p, y_p + \Delta h, t)}{2\Delta h^2} \\ \alpha_N = \frac{2K(x_p, y_p, t) - \Delta h \cdot \frac{\partial K}{\partial y}(x_p, y_p, t)}{2\Delta h^2} \approx \frac{K(x_p, y_p, t) + K(x_p, y_p - \Delta h, t)}{2\Delta h^2} \\ \alpha_P = \frac{-4K(x_p, y_p, t)}{\Delta h^2} \end{array} \right. \quad (4.12)$$

Si K ne dépend ni de u ni de P alors :

$$\operatorname{div}[K(u, P, t) \cdot \operatorname{grad} u(P, t)] = K(t) \cdot \left(\frac{\partial u^2(P, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial u^2(P, t)}{\partial y^2} \right) \quad (4.13)$$

et on a :

$$\begin{cases} \alpha_E = \alpha_O = \alpha_S = \alpha_P = \frac{K(t)}{\Delta h^2} \\ \alpha_P = \frac{-4K(t)}{\Delta h^2} \end{cases} \quad (4.14)$$

4.2.4. Utilisation des réseaux d'automates cellulaires dans des domaines variés

Un réseau d'automates cellulaires a été utilisé pour simuler les structures de brousse tigrée observées sur des photos aériennes (d'Herbès et al., 1997, Thiéry et al., 1995) (Figure 4.6) et un autre pour simuler les structures de pigmentation de la coquille de certains mollusques (Markus and Kusch, 1995) (Figure 4.7).

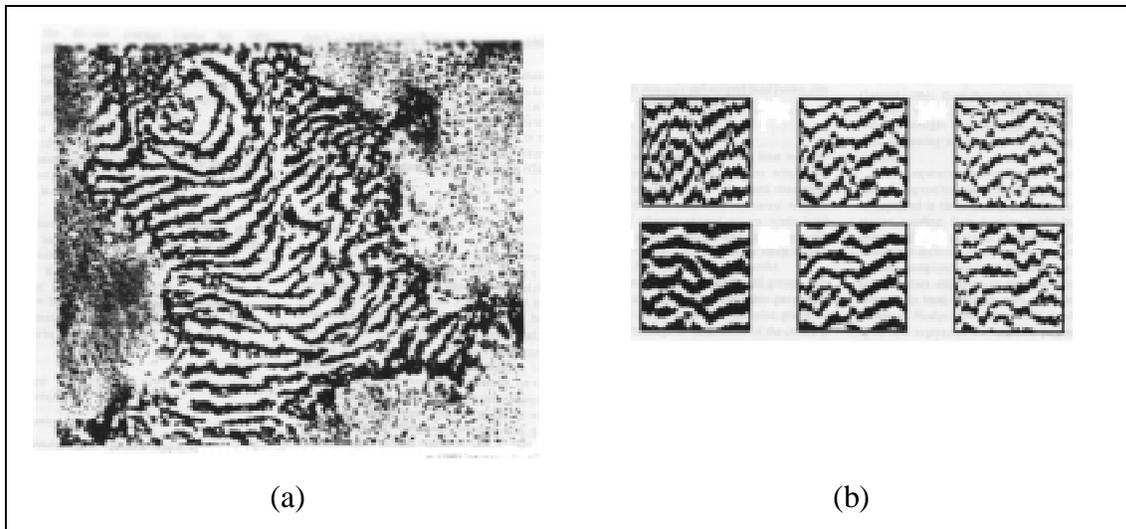


Figure 4.6 : Structure de brousse tigrée (a) observée sur photo aérienne et (b) simulée grâce à un réseau d'automates cellulaires (d'après Thiéry et al., 1995).

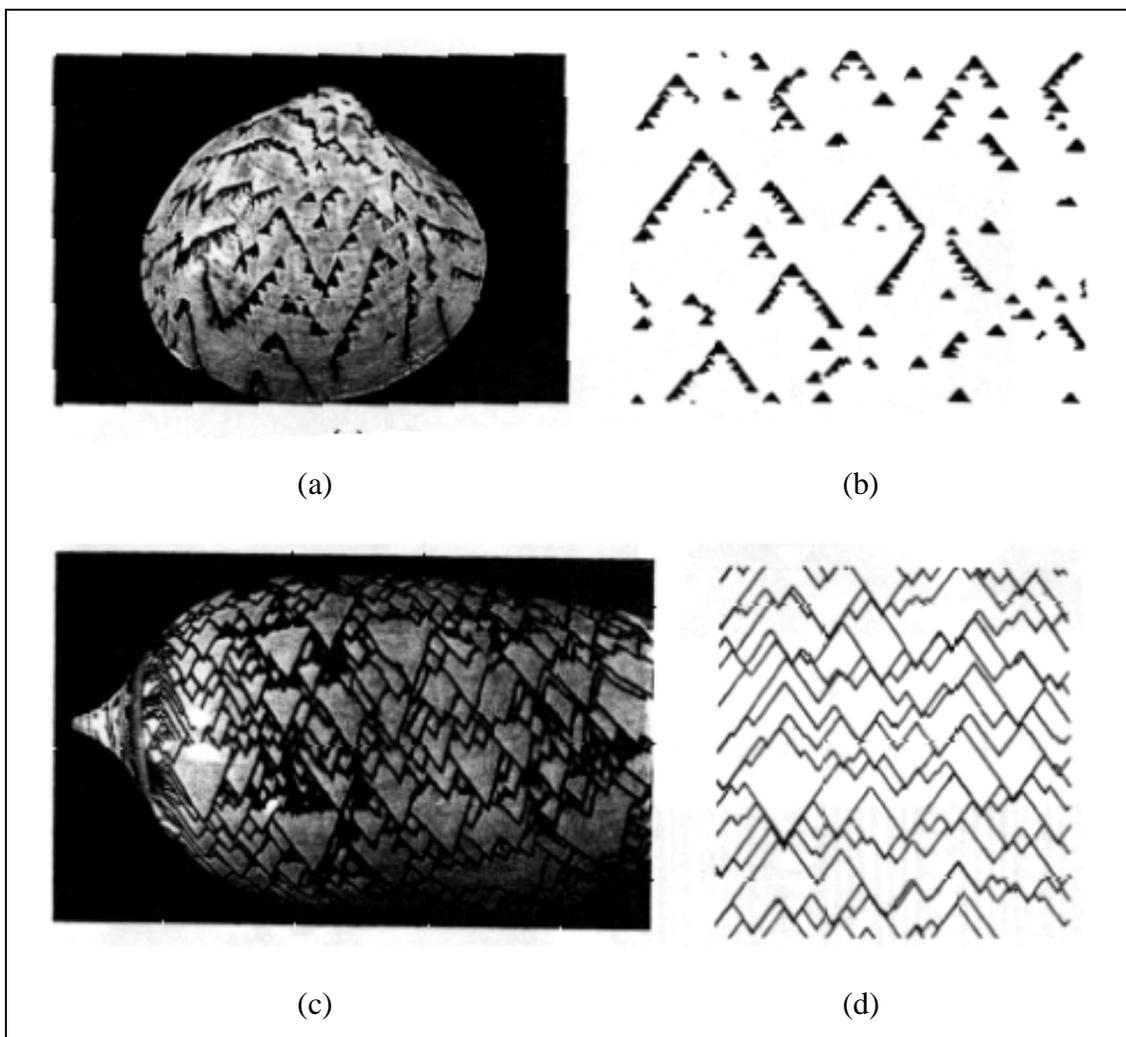


Figure 4.7 : Structures de pigmentation de coquilles de mollusques observées en (a) et (c) et simulées grâce à un réseau d'automates cellulaires en (b) et (d) (d'après [Markus and Kusch, 1995](#)).

Des réseaux d'automates cellulaires ont encore été utilisés dans des domaines aussi variés que l'hydrodynamique (simulation de l'écoulement d'un fluide derrière un obstacle, [Boon et al., 1993](#)), la géographie urbaine (simulation du développement des villes, [Langlois et Phipps, 1997](#) chapitre 2), les sciences sociales (simulation de la dynamique de groupes d'opinions, [Hegselmann and Flache, 1998](#)), ou la simulation de la dynamique des feux de forêt ([Karafyllidis and Thanailakis, 1997](#)).

4.2.5. Utilisation des réseaux d'automates cellulaires pour la modélisation de la dynamique forestière

Franc (1997) utilise un réseau d'automates cellulaires déterministes à deux états pour étudier la croissance des peuplements hétérogènes : la croissance d'un arbre donné est sous le contrôle de la croissance des autres arbres via la compétition. Pour cela, un arbre est représenté par un automate dont l'état s peut prendre deux valeurs : $s = 0$ (absence de croissance) et $s = 1$ (croissance d'un incrément constant Δh). L'état de la cellule k à l'instant n est noté s_k^n de sorte que la hauteur de l'arbre k à l'instant n est donnée par :

$$h_k^n = \Delta h \cdot \sum_{i \leq n} s_k^i \quad (4.15)$$

Pour un réseau de N cellules, la matrice de couplage J carrée de N lignes et N colonnes définit les interactions entre les automates : J_{kl} définit ainsi le couplage entre les cellules k et l du réseau. Plusieurs types de matrices sont envisageables, selon qu'une cellule est influencée par l'ensemble des autres cellules ou simplement par celles d'un voisinage donné, et que les valeurs prises par les éléments de la matrice dépendent ou pas des espèces en présence ou de la distance entre les cellules. Pour chaque cellule k , on calcule alors sa liaison à l'instant n avec les autres cellules du réseau sous la forme :

$$L_k^n = \sum_{l \neq k} (J_{kl} \cdot s_l^n) \quad (4.16)$$

La règle de transition de l'automate est alors :

$$\begin{aligned} \text{si } L_k^n \geq \theta \text{ alors } s_k^{n+1} &= 1 \\ \text{si } L_k^n < \theta \text{ alors } s_k^{n+1} &= 0 \end{aligned} \quad (4.17)$$

où θ est un seuil fixé pour l'ensemble du réseau. Ce formalisme permet de relier l'étude de la compétition au sein de peuplements hétérogènes aux réseaux d'automates à seuil présentés dans [Weisbuch \(1989, page 25\)](#).

L'évolution du système montre la convergence vers des points fixes : d'un état initial du réseau où la croissance est partagée entre tous les arbres, on atteint un état d'équilibre où la croissance est concentrée auprès d'un nombre limité d'individus. Biologiquement, cela revient à isoler un peuplement dominant, qui poursuivra sa croissance, d'un peuplement dominé, dont la croissance sera freinée : dans les âges jeunes, la croissance d'un peuplement mélangé est fortement pilotée par la compétition entre espèces et individus qui conduit progressivement à l'installation d'une hiérarchie sociale ; la croissance n'est plus alors contrôlée par la concurrence avec les voisins et reproduit plus fidèlement la fertilité du milieu.

[Elmoznino et Lobry \(1997\)](#) utilisent un réseau de 128×128 automates cellulaires avec un voisinage de von Neumann pour étudier la dynamique d'une forêt "minimaliste". Voici la "règle du jeu" : étant donnés trois entiers a , v et n vérifiant l'inégalité $1 \leq a \leq v \leq n - 1$ on définit les états suivants : l'état neutre 0 , les états verts $\{1, \dots, a - 1\}$, les états rouges $\{a, a + 1, \dots, v - 1\}$ et les états noirs $\{v, v + 1, \dots, n - 1\}$. Si une cellule est dans l'état neutre, elle passe à l'état 1 à l'itération suivante si l'une de ses voisines est dans un état rouge, sinon elle reste à 0 ; si son état est compris entre 1 et $n - 2$ elle passe à l'état suivant ; si elle est dans l'état $n - 1$, son cycle d'états est fini et elle retourne à 0. L'interprétation "forestière" de l'état 0 est une parcelle vide, les états verts sont des individus jeunes qui ne produisent pas de graines, les états rouges sont matures, produisent des graines et peuvent ensemercer leurs voisins, et les états noirs sont trop vieux pour produire des graines mais continuent à occuper la parcelle.

L'évolution des automates fait apparaître des cycles de période n entre deux voisins vivants dans le cas où $a \leq n/2$ (dans ce cas, dès qu'un automate est dans l'état neutre, son voisin est dans un état rouge donc le cycle commence immédiatement) ; dans le cas où $a > n/2$, le cycle est de période égale à $2a$ (un automate dans l'état neutre attend un certain nombre de tours avant que son voisin n'atteigne le premier état rouge), et les

couples formés peuvent être "mangés" par des structures n -périodiques, ce qui donne lieu à des configurations très géométriques (Figure 4.8). Ces considérations sont bien peu biologiques, mais mettent en avant la diversité des comportements spatiaux d'un système aussi simple.

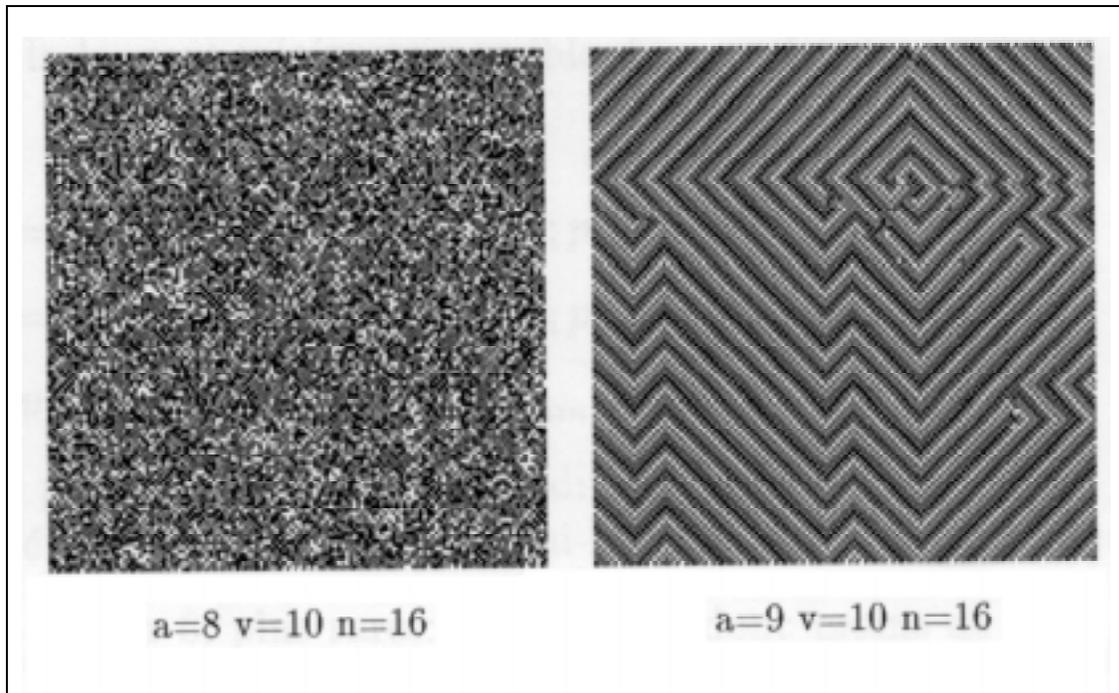


Figure 4.8 : Simulation de la dynamique forestière avec le modèle de [Elmoznino et Lobry \(1997\)](#). Deux structures très différentes obtenues pour des valeurs des paramètres d'entrée très proches.

C'est sans doute le modèle de [Wissel \(1991, 1992\)](#) qui illustre le mieux l'intérêt des réseaux d'automates cellulaires dans l'étude de phénomènes spatiaux relatifs à la dynamique forestière.

Voici l'ensemble des états que peut prendre la cellule à un emplacement (i, j) :

- $1 \leq Z(i, j) \leq 2$ il y a une trouée dans la cellule
- $3 \leq Z(i, j) \leq 7$ la cellule est occupée par des bouleaux (espèce de lumière)
- $7 \leq Z(i, j) \leq 22$ la cellule est occupée par des espèces intermédiaires (érables, frênes, ormes, etc.).
- $23 \leq Z(i, j) \leq 25$ la cellule est occupée par des hêtres (espèce d'ombre) jeunes

- $26 \leq Z(i, j) \leq 50$ la cellule est occupée par des hêtres adultes
- $51 \leq Z(i, j) \leq 55$ la cellule est occupée par des vieux hêtres

A chaque pas de temps (décennal), les règles de transition sont les suivantes :

- tant que $Z(i, j) < 55$, $Z(i, j) \rightarrow Z(i, j) + 1$ (état suivant du cycle de succession)
- si $Z(i, j) = 55$, $Z(i, j) \rightarrow 1$ (le cycle recommence)

Cela donne un cycle de 550 ans, qui peut être raccourci dans les cas suivants :

- si $Z(i, j) = 1$ et si une cellule dans le voisinage de Moore de la cellule (i, j) est occupée par des bouleaux, alors $Z(i, j) \rightarrow 3$ (colonisation précoce par les bouleaux)
- si $51 \leq Z(i, j) < 55$, $Z(i, j) \rightarrow 1$ avec une probabilité P_0 (mort des vieux hêtres)
- si $Z(i, j+1) = 1$ ou 2 et si la cellule (i, j) est occupée par des hêtres, alors $Z(i, j) \rightarrow 1$ avec une probabilité P_S (mort par coup de soleil consécutif à l'apparition d'une trouée au sud)
- si $Z(i-1, j+1) = 1$ ou 2 et si la cellule (i, j) est occupée par des hêtres, alors $Z(i, j) \rightarrow 1$ avec une probabilité P_E (mort par coup de soleil consécutif à l'apparition d'une trouée au sud-est)
- si $Z(i+1, j+1) = 1$ ou 2 et si la cellule (i, j) est occupée par des hêtres, alors $Z(i, j) \rightarrow 1$ avec une probabilité P_W (mort par coup de soleil consécutif à l'apparition d'une trouée au sud-ouest)

Le réseau est initialisé avec un état aléatoire pour chaque cellule, et le système de connexion des bords est torique. L'analyse des résultats menée par Wissel est très intéressante.

Les paramètres du modèle les plus importants sont P_S , P_E et P_W : ils traduisent la probabilité qu'une trouée se propage à ses cellules voisines vers le nord, entraînant ainsi une synchronisation d'un ensemble d'automates (ils commencent leur cycle à peu près en même temps). Il se forme des zones spatialement homogènes (des cellules voisines

occupées par le même type de végétation) de taille finie : ces zones peuvent être en phase entre elles (si elles sont occupées par le même type de végétation au même moment) ce qui se traduit par un comportement du système en sortie nettement périodique (l'évolution du nombre de cellules occupées par une espèce donnée en fonction du temps, par exemple, reflète cette périodicité), ou déphasées, et la périodicité du système est atténuée.

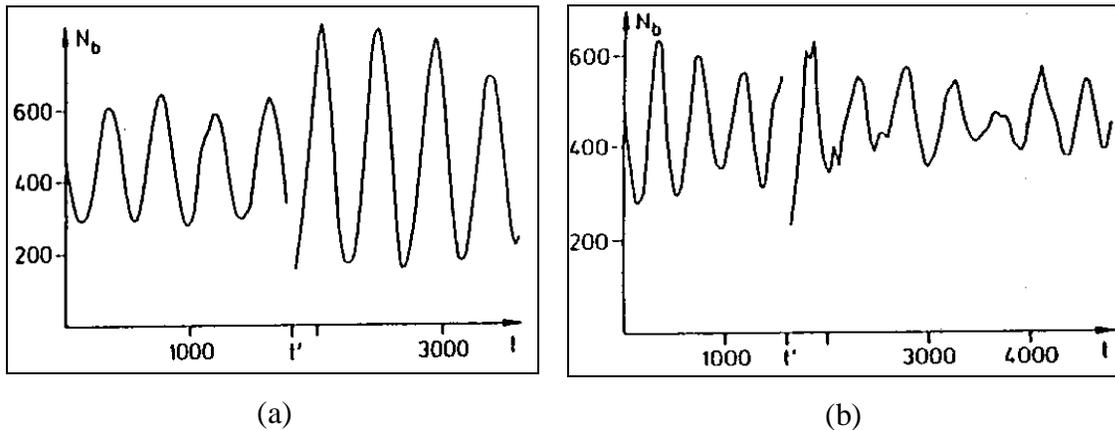


Figure 4.9 : Simulation de la dynamique forestière avec le modèle de Wissel (Wissel, 1991, Wissel, 1992), évolution temporelle du nombre N_b de cellules occupées par des hêtres. Une même perturbation appliquée quand N_b est (a) minimal ou (b) maximal entraîne une grande déstabilisation du système dans le premier cas mais pas dans le second cas.

Wissel étudie aussi la stabilité de son système. Cette notion de stabilité est très délicate à définir précisément, parce qu'elle dépend des échelles spatiale et temporelle d'observation : à l'échelle spatiale de la cellule, le comportement est très instable, puisqu'il dépend essentiellement du cycle de succession ; en revanche, à une échelle spatiale très grande, on retrouve des zones spatialement homogènes dans toutes les phases et le système est globalement stable. Ces phénomènes sont appréhendables à une échelle temporelle adéquate : si c'est le rythme des successions qui nous intéresse, une période d'observation de plusieurs centaines d'années est nécessaire. Cela dit, Wissel étudie la réaction de son système en simulant la coupe de tous les hêtres de plus de 140 ans à un moment donné de la simulation : si les hêtres sont supprimés au moment où le système possède un nombre minimal de hêtres, la déstabilisation est très forte ; en revanche, s'ils sont supprimés quand le système possède un nombre maximal de hêtres,

la perturbation ne fait qu'avancer le processus de mort des vieux hêtres présents. Le système se retrouve dans un état qu'il aurait de toute façon atteint quelques pas de temps plus tard et n'est que faiblement déstabilisé (Figure 4.9).

Un autre exemple intéressant d'utilisation des automates cellulaires est l'approche de [Colasanti and Hunt \(1997\)](#). Ils modélisent d'abord dans le plan vertical l'évolution morphologique des systèmes foliaire (demi-plan supérieur) et racinaire (demi-plan inférieur) d'une plante : chaque système se développe à partir d'un module de base, qui peut donner naissance à deux nouveaux modules dans son voisinage, chacun pouvant donner ensuite naissance à deux nouveaux modules, etc. C'est la disponibilité des ressources qui détermine l'évolution des systèmes : il s'agit de l'eau et des éléments nutritifs, présents dans le demi-plan où se développent les racines, de la lumière et du CO₂ dans le demi-plan où se développe le houppier. Les nouveaux modules du système foliaire capturent l'énergie lumineuse et le CO₂ ; ces ressources sont ensuite transportées de parent en parent vers le module de base, et passent dans le système racinaire. De même, les nouveaux modules du système racinaire capturent l'eau et les éléments nutritifs, et ces ressources sont transportées via le module de base vers le système foliaire. L'apparition d'un nouveau module (donc la croissance de la plante) est conditionnée par la présence, dans la cellule mère, de ressources transportées, et par la disponibilité, dans la nouvelle cellule, de ressources à capturer.

Ce modèle est ensuite utilisé pour simuler la croissance d'un individu. Il reproduit la courbe de croissance en S des plantes (faible croissance au début, forte croissance ensuite, puis de nouveau faible croissance à la fin de la vie), et cette courbe est modulée selon la quantité moyenne de ressources disponibles (plus il y a de ressources, plus la croissance est rapide). Il reproduit également les différences entre les développements relatifs des racines et du houppier : s'il y a beaucoup de lumière disponible ou peu d'éléments nutritifs, le système racinaire sera plus développé que le système foliaire, et vice versa.

Enfin, le modèle est appliqué pour simuler la croissance d'une population, et reproduit la propriété d'autorégulation de la densité et de la croissance : une population très dense de

petits individus évolue vers une population peu dense de grands individus, et le nombre d'individus décroît en fonction de la taille moyenne des individus de la population comme la fonction puissance $-3/2$.

4.2.6. Synthèse

Nous venons de voir que les réseaux d'automates cellulaires ont été utilisés dans des domaines très variés (hydrodynamique, géographie urbaine, sciences sociales, dynamique forestière, etc.). Il y a aussi une grande diversité dans la démarche employée par les utilisateurs de réseaux d'automates cellulaires. En effet, certains des réseaux d'automates cellulaires qui ont été présentés sont complexes et intègrent une description fine des processus modélisés (basée sur des connaissances physiques dans le cas de [Boon et al., 1993](#), géographiques dans le cas de [Langlois et Phipps, 1997](#), forestières dans le cas de [Wissel, 1991](#), biologiques dans le cas de [Colasanti and Hunt, 1997](#)). D'autres, au contraire, sont des réseaux d'automates cellulaires simples où on s'intéresse essentiellement à l'émergence de structures qui ressemblent à des structures connues même si les auteurs apportent une interprétation des phénomènes modélisés et des paramètres utilisés dans leur réseau d'automates cellulaires au regard de leur thématique ([Markus and Kusch, 1995](#), [Hegselmann and Flache, 1998](#), [d'Herbès et al., 1997](#), [Thiéry et al., 1995](#), [Elmoznino et Lobry, 1997](#)).

Certains construisent donc un modèle réellement basé sur une connaissance synthétique du système d'étude, et parce qu'ils s'intéressent à la dynamique du modèle où temps, espace et états sont discrets, ont recours à un réseau d'automates cellulaires. D'autres, au contraire, sont directement motivés par la richesse des comportements générés par les automates cellulaires et recherchent par analogie des structures similaires existantes. Dans la première démarche, c'est le modèle qui prévaut alors que dans la seconde, c'est l'outil. Cette dichotomie est évidemment un peu simpliste et abusive, que ceux que j'ai classés dans l'une ou l'autre des catégories me pardonnent s'ils considèrent que je me suis trompé, c'est qu'ils se situent probablement plus ou moins à la frontière des deux. Quoiqu'il en soit, c'est la première démarche que nous allons employer maintenant puisqu'il s'agit d'utiliser un réseau d'automates cellulaires pour la spatialisation d'un

modèle par trouée. Nous verrons néanmoins en quoi l'utilisation d'un réseau d'automates cellulaires entraîne des contraintes sur le modèle. C'est cette constatation qui nous a poussés à développer une seconde approche, centrée individu, que nous verrons ensuite.

4.3. Spatialisation d'un modèle par trouée en utilisant un réseau d'automates cellulaires

Le modèle par trouée en question que nous allons spatialiser en utilisant un réseau d'automates cellulaires est une version simplifiée du modèle JABOWA-II présenté au paragraphe 3.3.4, version simplifiée dans le sens où seuls les facteurs limitants lumière et espace ont été conservés. Dans le modèle JABOWA-II, la lumière est en effet le seul facteur limitant pour lequel il y ait une co-évolution des facteurs biotiques et abiotiques, les conditions biotiques de compétition entre individus entraînant une modification des conditions abiotiques d'ensoleillement et vice versa (revoir au besoin le paragraphe 3.3.1 page 56). Le facteur limitant espace a été conservé pour jouer le rôle de facteur modélisant l'ensemble des ressources du sol (eau, éléments nutritifs), qui est son rôle dans le modèle JABOWA-I. Nous gardons donc un facteur limitant asymétrique, la lumière, les grands arbres privant les plus petits de lumière mais pas l'inverse, et un facteur limitant symétrique, l'espace, chaque arbre privant les autres arbres par son utilisation des ressources du sol. Nous verrons aussi comment la spatialisation avec un réseau d'automates cellulaires a conditionné des changements dans le modèle utilisé.

4.3.1. Caractéristiques structurelles du réseau

4.3.1.1. Topologie

Nous utilisons un réseau à deux dimensions et à mailles carrées. La taille des mailles (ou cellules) est un paramètre du réseau : s_{cell} (en mètres). Ce paramètre représente en quelque sorte la résolution spatiale du modèle. Le nombre de cellules dans

les directions x et y détermine alors la taille de l'espace modélisé $taille_forêt_x * taille_forêt_y$.

4.3.1.2. Voisinage

Les contraintes de voisinage sont définies au sein d'une zone circulaire spécifiée par la valeur de son rayon R (en mètres), qui est un autre paramètre du réseau. Puisque l'espace est discrétisé au pas s_cell , le voisinage en question est un disque discret (Figure 4.10 (a)) défini par les cellules (i, j) qui vérifient l'inégalité suivante :

$$i^2 + j^2 \leq \frac{R^2}{s_cell^2} \quad \text{pour } i, j \in \left\{ -\text{int}\left(\frac{R}{s_cell}\right), \text{int}\left(\frac{R}{s_cell}\right) \right\} \quad (4.18)$$

int étant la fonction partie entière.

4.3.1.3. Conditions au bord

Pour que les cellules du bord du réseau aient aussi des voisins, il faut ajouter à l'espace modélisé une zone tampon dont la taille dépend de R et de s_cell (Figure 4.10 (b)).

L'état des cellules au sein de la zone tampon est affaire de choix. On peut choisir un état stationnaire (les cellules ont le même état au cours de la simulation) ou un état aléatoire (les cellules ont un état qui change aléatoirement au cours de la simulation). Dans ce cas, ce qui se passe dans la zone tampon est indépendant de ce qui se passe dans l'espace modélisé. On peut aussi choisir de connecter les cellules du bord de l'espace modélisé entre elles (recouvrement torique, voir Figure 4.11 (a)), ou dupliquer l'état de ces cellules dans la zone tampon voisine (effet miroir, voir Figure 4.11 (b)). Dans ce cas ce qui se passe dans la zone tampon dépend de ce qui se passe dans l'espace modélisé. Aucune de ces différentes solutions n'est entièrement satisfaisante. Nous utilisons dans un premier temps le recouvrement torique mais nous verrons également d'autres possibilités (paragraphe 6.2.3 page 194 et suivantes).

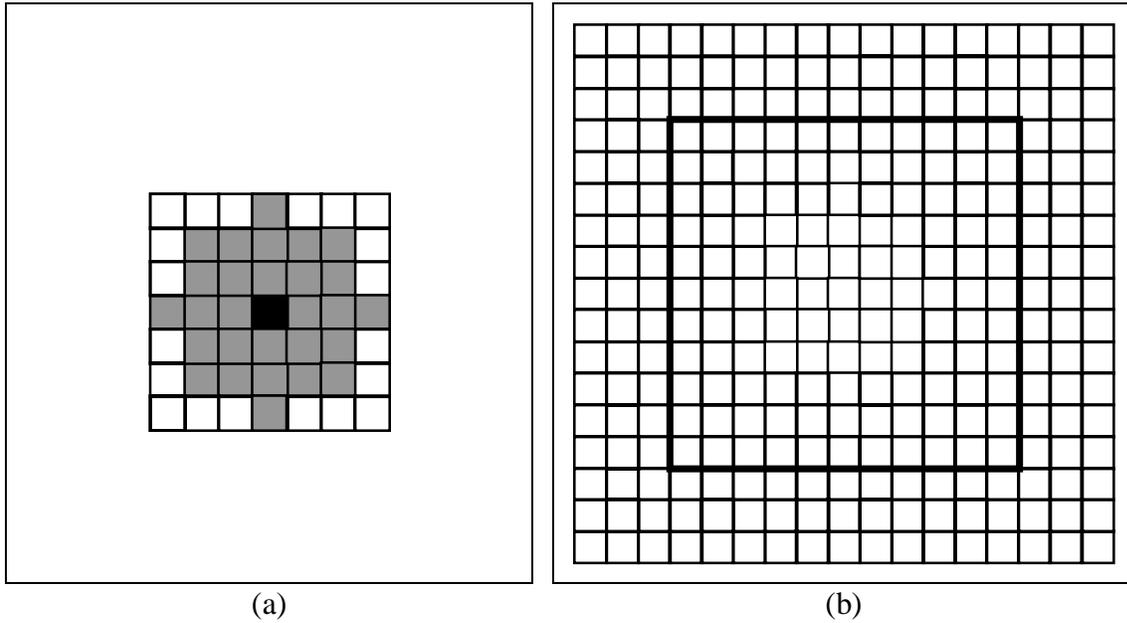


Figure 4.10(a) : Les cellules grises forment le voisinage de la cellule noire, ici dans le cas où le rayon du voisinage $R = 6$ m et la taille des cellules $s_{cell} = 2$ m . La cellule noire appartient à son propre voisinage.

(b) : Un espace modélisé de 11×11 cellules, délimité par la bordure épaisse, et la zone tampon extérieure à cette bordure dans le cas où $R = 6$ m et $s_{cell} = 2$ m .

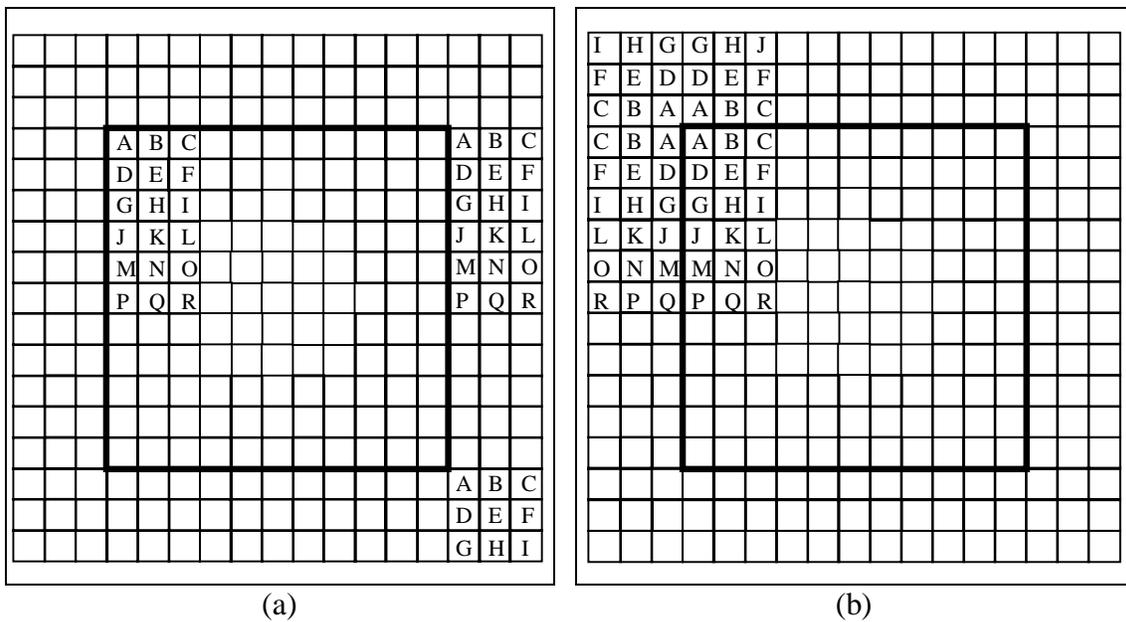


Figure 4.11 : Conditions au bord d'un réseau d'automates cellulaires (a) recouvrement torique (b) effet miroir.

4.3.2. Caractéristiques fonctionnelles du réseau

Nous introduisons l'hypothèse qu'une cellule ne peut contenir qu'un arbre au maximum de chaque espèce. Il s'agit en réalité de deux hypothèses en une. La première est une hypothèse de répartition quasi homogène des individus de chaque espèce à la résolution spatiale s_{cell} , puisqu'une même cellule ne peut contenir que 0 ou 1 individu de chaque espèce. La seconde hypothèse est l'existence d'une valeur limite $DENS_{max}$ de la densité de chaque espèce dans le peuplement modélisé. Cette valeur dépend directement de la valeur du paramètre s_{cell} :

$$DENS_{max} = \frac{10000}{s_{cell}^2} \text{ individus/ha} \quad (4.19)$$

La justification de ces deux hypothèses dépend en grande partie de la valeur du paramètre s_{cell} choisi : si cette valeur est suffisamment petite, alors la densité spécifique maximale est suffisamment grande et la résolution spatiale suffisamment petite pour que les deux hypothèses soient jugées raisonnables. Une hypothèse encore plus restrictive (un arbre au maximum par cellule) a été utilisée dans le modèle spatialisé SPACE (Busing, 1991) ainsi que dans son descendant DRYADES (Maily, 1998) avec la valeur fixe $s_{cell} = 0.25$ m.

De telles hypothèses ne sont pas présentes directement dans les modèles par trouée non spatialisés, et leur introduction a été conditionnée par le choix d'utilisation d'un réseau d'automates cellulaires pour la spatialisation. Nous verrons que l'utilisation d'un modèle centré individu spatialisé nous a permis de nous affranchir de la première hypothèse. L'introduction d'un module de régénération comme celui de "dispersion d'individus viables" du modèle SORTIE (Pacala et al., 1993, Pacala et al., 1996, Deutschman et al., 1997) permet de s'affranchir également de la seconde hypothèse.

4.3.2.1. Liste des états

L'état d'une cellule à un pas de temps donné est entièrement déterminé par un vecteur de nb_{esp} composantes, où nb_{esp} est le nombre d'espèces dont la dynamique est simulée, la $k^{ème}$ composante de ce vecteur prenant la valeur 0 s'il n'y a pas

d'individu de la $k^{\text{ème}}$ espèce ou prenant la valeur D du diamètre à hauteur de poitrine de l'individu présent. Le pas de temps choisi est l'année (revoir la justification dans la paragraphe 3.3.3 page 65).

4.3.2.2. Situation initiale

Nous utilisons dans un premier temps une situation initiale de type coupe où les composantes du vecteur sont initialisées à 0 pour chaque cellule du réseau mais nous verrons également d'autres possibilités (paragraphe 6.2.1.4 page 179 et suivantes).

4.3.2.3. Règles de transition

Les règles de transition des états de chaque cellule d'un pas de temps au suivant simulent les procédures de croissance, mortalité et régénération détaillées au paragraphe 3.3.4 (page 65 et suivantes). Les équations utilisées et les définitions des variables et des paramètres sont rappelées ici afin d'éviter trop d'aller-retour vers ce paragraphe.

Commençons par la procédure de croissance. Quand un individu est présent dans une cellule à un pas de temps donné, sa hauteur H est calculée avec (4.20), où b_{2_i} et b_{3_i} sont des constantes qui dépendent de la hauteur maximale H_{\max_i} de l'espèce i à laquelle appartient l'individu et de son diamètre maximal D_{\max_i} ((4.21) et (4.22)). Sa masse foliaire LA est calculée avec (4.23) où C_i est une constante (densité de masse). L'accroissement diamétrique optimal est alors calculé avec (4.24) où G_i est une constante (revoir au besoin le paragraphe 3.3.4.1 page 65 et suivantes). SLA (4.25) est la "masse foliaire ombrageante" calculée en sommant les masses foliaires de tous les individus du voisinage de l'individu considéré qui sont plus hauts que lui. Cela permet d'estimer la quantité de lumière disponible pour la croissance AL avec (4.26) où AL_0 est l'intensité lumineuse incidente au-dessus de la canopée, et k le coefficient d'extinction de

la lumière³. Dans les modèles par trouée traditionnels, la valeur de AL_0 est fixée à 1 de sorte que AL est en fait la fraction de la lumière incidente au-dessus de la canopée disponible pour la croissance. Nous verrons comment spatialiser le paramètre AL_0 en fonction de la topographie dans le paragraphe 5.2 (page 135 et suivantes). La surface terrière totale BAR à l'intérieur de ce même voisinage est calculée avec (4.27). Les facteurs limitants la croissance sont ensuite calculés pour la lumière avec (4.28) si l'individu appartient à une espèce intolérante à l'ombrage ou intermédiaire ou avec (4.29) s'il appartient à une espèce tolérante à l'ombrage, pour l'espace avec (4.30) où BAR_{max} est une constante qui représente la densité de surface terrière maximale (revoir au besoin le paragraphe 3.3.4.2.5 page 73). L'accroissement diamétrique réel est finalement calculé avec (4.31), et le diamètre de l'individu au pas de temps suivant avec (4.32).

$$H = 137 + b_{2_i} \cdot D - b_{3_i} \cdot D^2 \quad (4.20)$$

$$b_{2_i} = \frac{2 \cdot (H_{max_i} - 137)}{D_{max_i}} \quad (4.21)$$

$$b_{3_i} = \frac{H_{max_i} - 137}{D_{max_i}^2} \quad (4.22)$$

$$LA = C_i \cdot D^2 \quad (4.23)$$

$$\Delta D_{opt} = \frac{G_i \cdot D \cdot \left(1 - \frac{D \cdot H}{D_{max_i} \cdot H_{max_i}} \right)}{274 + 3b_{2_i} \cdot D - 4b_{3_i} \cdot D^2} \quad (4.24)$$

$$SLA = \sum_{voisins} LA \quad (4.25)$$

$$AL = AL_0 \cdot \exp\left(-k \cdot \frac{100}{\pi \cdot R^2} \cdot SLA\right) \quad (4.26)$$

$$BAR = \sum_{voisins} \frac{\pi \cdot D^2}{4} \quad (4.27)$$

³ Nous avons déjà vu que la valeur du coefficient d'extinction de la lumière k utilisée dans les modèles JABOWA (1/6000) tient compte de la taille fixée pour l'espace modélisé (100 m²) (revoir au besoin les paragraphes 3.3.4.2.1 et 3.3.5). La valeur doit donc être corrigée selon la taille du voisinage considéré.

$$f(AL)_{1-2} = 2.24 \cdot \{1 - \exp[-1.136 \cdot (AL - 0.08)]\} \quad (4.28)$$

$$f(AL)_3 = 1 - \exp[-4.64 \cdot (AL - 0.05)] \quad (4.29)$$

$$s(BAR) = 1 - \frac{BAR}{BAR_{\max}} \quad (4.30)$$

$$\Delta D = \Delta D_{opt} \cdot f(AL) \cdot s(BAR) \quad (4.31)$$

$$D(t+1) = D(t) + \Delta D \quad (4.32)$$

Deux causes de mortalité sont modélisées (revoir au besoin le paragraphe 3.3.4.3 page 74 et suivantes). La première représente un risque permanent de mort. Chaque individu d'une espèce i a une probabilité ε_i de mourir à chaque pas de temps :

$$\varepsilon_i = \frac{\ln(\alpha)}{AGE_{\max_i}} \quad (4.33)$$

α est la fraction de la population qui atteint l'âge maximal, AGE_{\max_i} est l'âge maximal atteint par les individus de l'espèce i . Pour implémenter cette première cause de mortalité, le programme génère un nombre aléatoire distribué uniformément entre 0 et 1 : si la valeur générée est inférieure à ε_i , l'individu est supprimé. La seconde cause de mortalité représente la mort d'un individu due à un manque de croissance. Chaque arbre dont l'incrément diamétrique annuel est inférieur à une constante $AINC$ à une probabilité égale à $1 - \beta^{1/10}$ de mourir, où β est une constante qui représente la probabilité pour qu'un arbre survive à un manque de croissance pendant dix années consécutives. Pour implémenter cette seconde cause de mortalité, le programme génère un nombre aléatoire distribué uniformément entre 0 et 1 pour chaque arbre dont l'accroissement diamétrique annuel est inférieur à $AINC$: si la valeur générée est inférieure à $1 - \beta^{1/10}$, l'individu est supprimé.

Si dans une cellule à un pas de temps donné il n'y a pas d'individu d'une espèce i , alors seule la procédure de régénération est réalisée. La lumière disponible AL est estimée avec l'équation (4.26) et un nouvel individu de diamètre initial 2 cm est ajouté si :

$$AL_{\min_i} \leq AL \leq AL_{\max_i} \quad (4.34)$$

où AL_{\min_i} (respectivement AL_{\max_i}) est la quantité d'énergie lumineuse reçue au sol minimale (respectivement maximale) pour que la régénération de l'espèce i soit possible. Cette procédure est une simplification de celle utilisée dans le cadre du modèle JABOWA-II (revoir au besoin le paragraphe 3.3.4.4 page 75 et suivantes) puisque le nombre d'individus qui y sont ajoutés quand les conditions de régénération sont remplies dépend de l'espèce. Ce changement est dû à l'hypothèse déjà évoquée d'avoir un arbre au maximum par espèce dans chaque cellule.

Dans le modèle SPACE, [Busing \(1991\)](#) utilise une démarche comparable à la notre sauf qu'il choisit les zones potentielles de régénération aléatoirement dans l'espace alors que nous faisons un balayage systématique de l'ensemble de ces zones. Le modèle de [Pascal et al., 1997](#) et [Moravie et al., 1997](#) simule un taux de recrutement annuel pour chaque espèce qui est égal au taux de mortalité à un facteur aléatoire près ; les nouveaux individus apparaissent de façon préférentielle dans les trouées. Dans le modèle SORTIE ([Pacala et al., 1993](#), [Pacala et al., 1996](#), [Deutschman et al., 1997](#)), chaque individu disperse un certain nombre d'"individus viables" à une certaine distance de lui-même selon une loi de type gaussienne qui dépend du diamètre de l'individu en question et de son espèce.

4.4. Spatialisation d'un modèle par trouée en utilisant un modèle centré individu

Nous avons voulu évaluer l'importance de l'hypothèse d'avoir un arbre au maximum par espèce et par cellule qui nous a été, en quelque sorte, imposée par le choix de spatialisation avec un réseau d'automates cellulaires, en développant un second modèle, utilisant les mêmes principes de base que le premier mais ne contenant pas cette

hypothèse ⁴. Il s'agit cette fois de donner directement des coordonnées spatiales (x, y) à chaque individu au sein de l'espace modélisé. La démarche est donc centrée individu, et non plus centrée espace comme dans le cas du réseau d'automates cellulaires. Ces coordonnées spatiales prennent évidemment des valeurs discrètes, au pas de discrétisation spatiale s_{res} qui est un paramètre de ce modèle (les individus sont localisés au centimètre près si $s_{res} = 1\text{ cm}$, au mètre près si $s_{res} = 1\text{ m}$, etc.). Comme dans le cas du réseau d'automates cellulaires, les individus naissent, croissent et meurent influencés par les individus de leur voisinage.

4.4.1. Voisinage

Ici aussi, les contraintes de voisinage sont définies au sein d'une zone circulaire spécifiée par la valeur de son rayon R (en mètres), qui est un autre paramètre du modèle. A chaque fois qu'un nouvel individu I de coordonnées spatiales (x_I, y_I) naît, tous les individus déjà présents au sein de l'espace modélisé sont balayés. Ces individus P de coordonnées spatiales (x_P, y_P) sont ajoutés à la liste $vois(I)$ contenant les voisins de I si :

$$(x_P - x_I)^2 + (y_P - y_I)^2 \leq R^2 \quad (4.35)$$

Comme les arbres ne changent pas de position au cours de leur vie, cette méthode évite de balayer à chaque pas de temps l'ensemble des individus de l'espace modélisé pour trouver les voisins d'un individu donné. En effet, cette liste $vois(I)$ est créée à la naissance de l'individu I mais n'est mise à jour par la suite qu'à la mort d'un des individus présents dans cette liste. Si par exemple trois arbres A , B et C sont nés dans cet ordre, et que chaque arbre se trouve dans le voisinage des deux autres, alors $vois(A) = \emptyset$, $vois(B) = \{A\}$ et $vois(C) = \{A, B\}$.

⁴ Ce travail a fait l'objet du projet de Nicolas BARRET, étudiant en DESS Informatique à l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, que j'ai co-encadré avec Catherine SILBER en 1998.

4.4.2. Conditions au bord

Les mêmes conditions au bord du système que dans le cas du réseau d'automates cellulaires sont considérées. Pour le recouvrement torique, cela consiste à effectuer le calcul de l'équation (4.35) huit autres fois en remplaçant x_p ou/et y_p par $x_p \pm \text{taille_forêt_}x$ et $y_p \pm \text{taille_forêt_}y$.

4.4.3. Croissance

Un premier balayage de l'ensemble des individus est effectué pour calculer les variables dépendants du voisinage, à savoir l'indice de masse foliaire ombrageante SLA et la surface terrière totale BAR à l'intérieur du voisinage. La structure de listes de voisinage présentée ci-dessus est suffisante parce que pour un individu donné A , et pour chacun de ses voisins $B \in \text{vois}(A)$, SLA est mis à jour pour le plus petit des deux individus et BAR pour les deux :

$$\begin{aligned} \text{si } H(B) > H(A) \text{ alors } SLA(A) &= SLA(A) + \frac{LA(B)}{\pi \cdot R^2} \\ \text{si } H(B) < H(A) \text{ alors } SLA(B) &= SLA(B) + \frac{LA(A)}{\pi \cdot R^2} \\ BAR(A) &= BAR(A) + \frac{\pi \cdot D(B)^2}{4} \\ BAR(B) &= BAR(B) + \frac{\pi \cdot D(A)^2}{4} \end{aligned} \tag{4.36}$$

Un second balayage de l'ensemble des individus permet alors de calculer la hauteur H , la masse foliaire LA , l'accroissement diamétrique réel de chacun, puis de mettre à jour le diamètre D en utilisant les équations vues précédemment (4.20) à (4.32).

4.4.4. Mort

La procédure de mortalité utilisée dans ce modèle est strictement équivalente à celle utilisée dans l'autre. Lorsqu'un individu meurt, il est retiré de tous les voisinages auxquels il appartient.

4.4.5. Naissance

La procédure de naissance, elle, a du être adaptée. En effet, il n'y a plus maintenant de cellules où effectuer un test de régénération potentielle. Nous avons vu que l'hypothèse un arbre maximum par espèce et par cellule fixe une valeur maximale pour la densité spécifique (4.19). Cette valeur est également utilisée dans le second modèle. A chaque pas de temps, la densité spécifique est calculée et la différence entre cette valeur et la valeur maximale résulte en un certain nombre de tentatives de régénération à des endroits choisis aléatoirement au sein de l'espace modélisé. Un individu est effectivement ajouté si (4.34) est vérifiée.

En conclusion, deux caractéristiques seulement distinguent les deux modèles : la détermination spatiale des zones potentielles de régénération est aléatoire dans le second modèle alors que toutes les zones sont balayées dans le premier ; plusieurs individus de la même espèce peuvent occuper une même localisation spatiale dans le second modèle mais pas dans le premier.

4.5. Implémentation, paramétrisation et simulation

Le premier modèle est implémenté en langage C sur une station de travail SPARC-10 ; il utilise une interface graphique X-Windows. Le second modèle est implémenté en langage JAVA sur un ordinateur Pentium Pro 200 ; il utilise une interface graphique Windows. Trois espèces sont considérées, le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marshall), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) et le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrhart). Ces espèces des forêts tempérées décidues d'Amérique du Nord ont été choisies pour trois raisons. La première est qu'elles sont caractéristiques

respectivement d'un tempérament intolérant, intermédiaire et tolérant à l'ombrage. La deuxième raison est qu'elles sont présentes dans l'érablière - hêtraie à bouleaux jaunes de la Réserve Naturelle de Duchesnay, Sainte Catherine de la Jacques Cartier, Québec, Canada, qui a été envisagée comme site de validation des modèles (Dubé et al., 1998). La troisième raison est que les valeurs des paramètres existent pour ces espèces (Botkin, 1993 page 41, repris dans le Tableau 4.1).

paramètre	valeur			définition page
	bouleau blanc	bouleau jaune	hêtre	
G	190.1	143.6	87.7	111
D_{\max} (cm)	76	100	160	111
H_{\max} (cm)	3050	3050	3660	111
AGE_{\max} (années)	140	300	366	113
C	0.486	0.486	2.200	111
AL_{\min}	0.99	0.90	0.00	114
AL_{\max}	1.00	0.99	0.90	114

Tableau 4.1 : Valeurs des paramètres spécifiques utilisés dans les deux modèles.

paramètre	valeur	définition page
AL_0	1	111
k	1/6000	111
BAR_{\max} (m ² /ha)	100	112
s_{cell} (m)	2	107
s_{res} (m)	2	115
$taille_{forêt_x}$ (m)	50	108
$taille_{forêt_y}$ (m)	50	
α	0.02	113
$AINC$ (cm)	0.01	113
β	0.01	113
R (m)	6	108

Tableau 4.2 : Valeurs des paramètres non spécifiques utilisés dans les deux modèles.

Les valeurs des autres paramètres utilisés sont données dans le Tableau 4.2.

4.6. Résultats comparés des deux modèles⁵

Dix répliques d'une simulation de la dynamique des trois espèces modélisées ont été effectuées avec chaque modèle sur une durée de 1000 ans. La situation initiale est une situation de coupe, et la dynamique observée est une succession écologique secondaire avec domination successive d'espèces de plus en plus tolérantes à l'ombrage, dans l'ordre bouleau blanc, bouleau jaune puis hêtre.

4.6.1. Evolutions temporelles

La variable choisie pour synthétiser la dynamique de chaque population est la surface terrière, qui est la densité de surface des sections des tiges à hauteur de poitrine, exprimée traditionnellement en $\text{cm}^2/100\text{m}^2$ ou en m^2/ha , la seconde unité étant le centième de la première. Ce choix est justifié par le fait que la surface terrière se calcule directement à partir du diamètre à hauteur de poitrine des tiges, qui est la variable de base manipulée dans chacun des modèles. La moyenne et l'écart-type des surfaces terrières spécifiques sont tracées sur les Figure 4.12, Figure 4.13 et Figure 4.14. On remarque d'abord que les différentes courbes se stabilisent après des durées allant de 200 à 700 ans ce qui justifie la durée des simulations de 1000 ans.

⁵ Les résultats présentés dans ce paragraphe ont fait l'objet de la publication [Lett et al. \(1999\)](#).

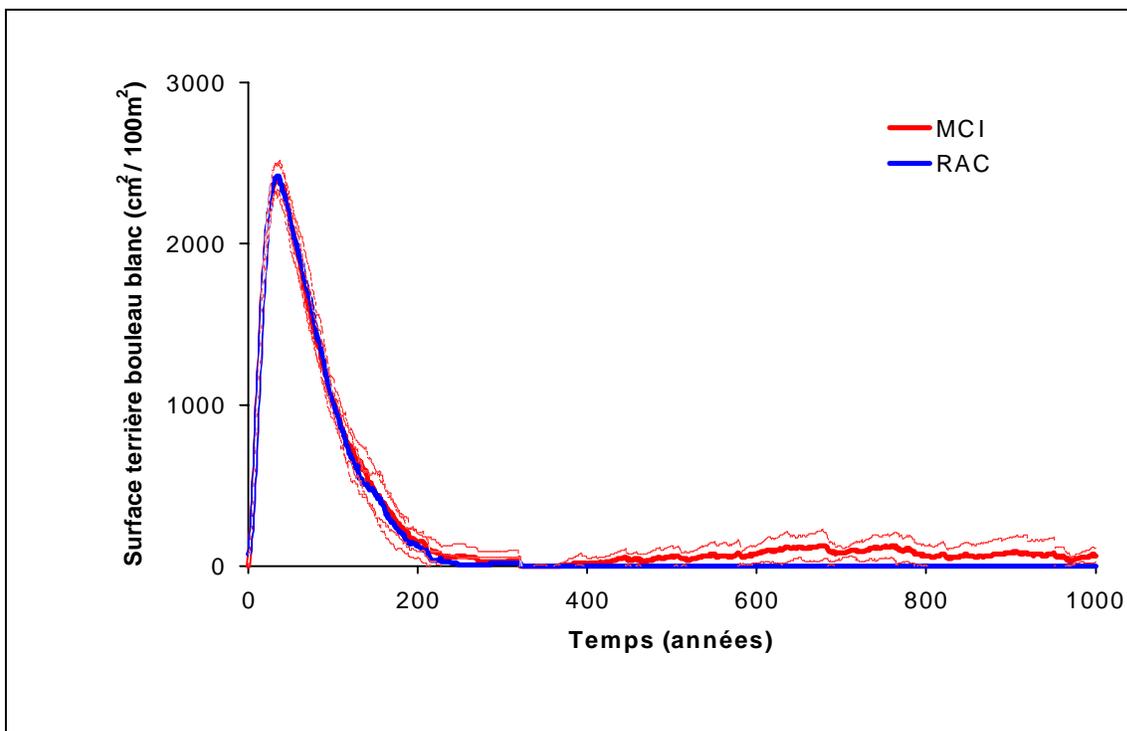


Figure 4.12 : Evolution temporelle de la surface terrière du bouleau blanc simulée avec le premier modèle (RAC) et le second modèle (MCI). La courbe épaisse correspond à la valeur moyenne des 10 simulations, les courbes fines à la moyenne \pm l'écart-type.

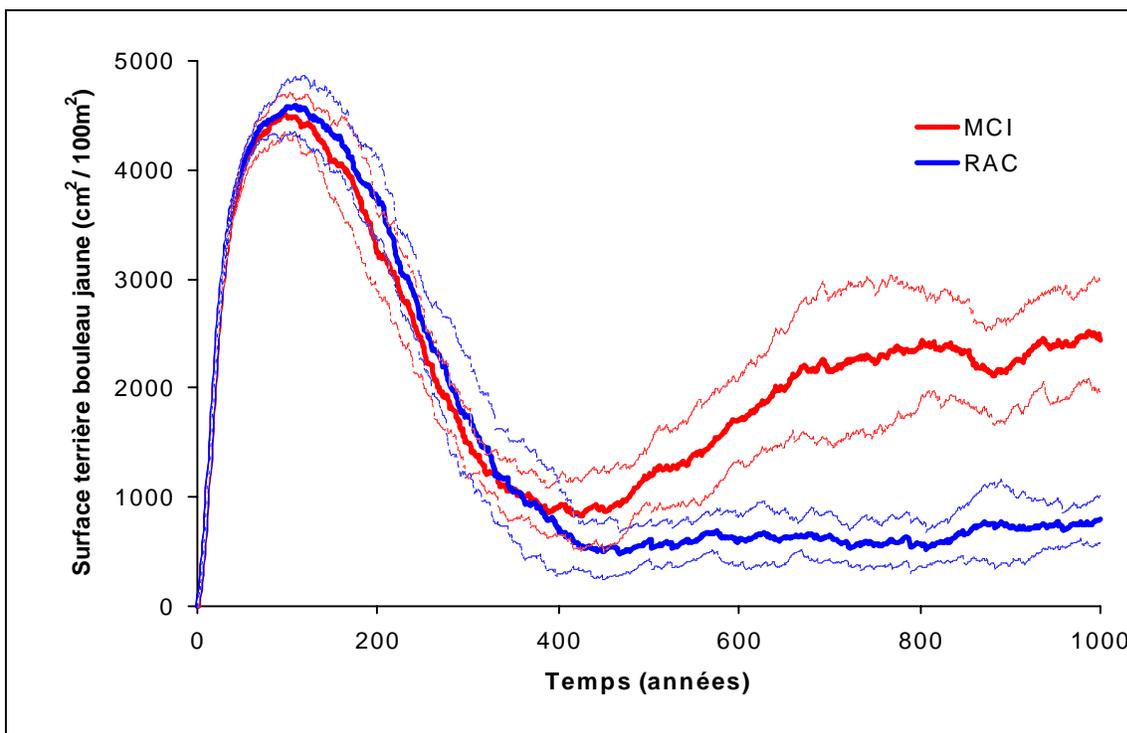


Figure 4.13 : Evolution temporelle de la surface terrière du bouleau jaune.

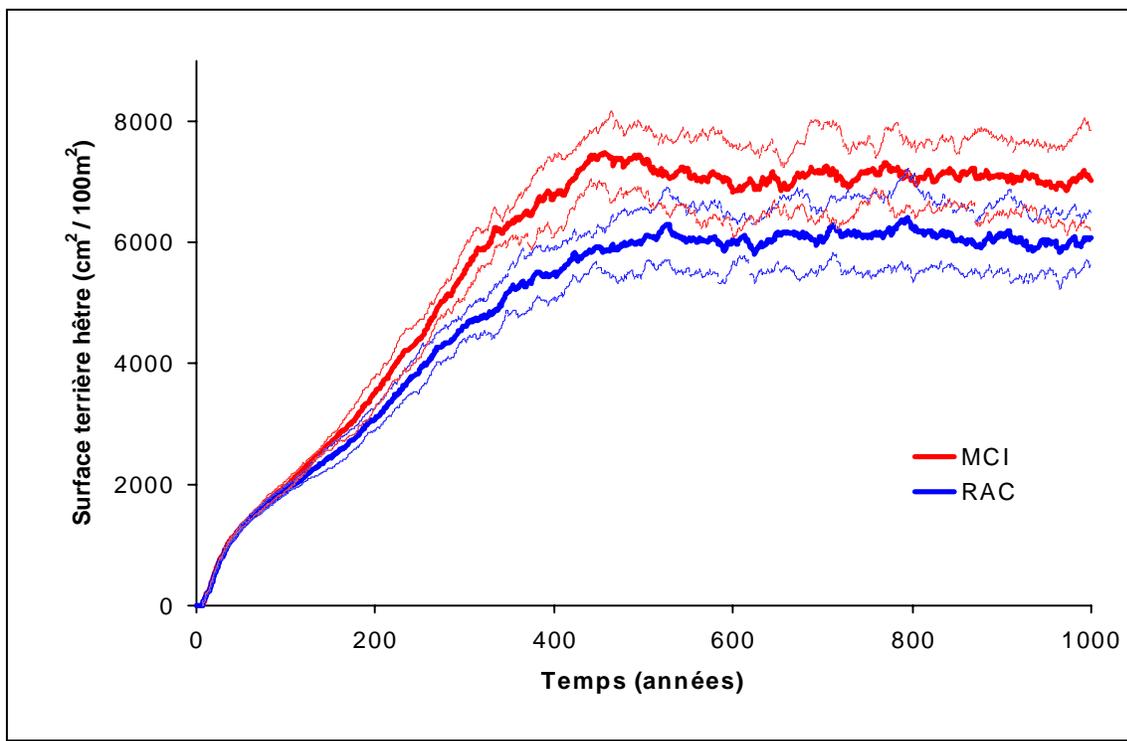


Figure 4.14 : Evolution temporelle de la surface terrière du hêtre à grandes feuilles.

Les différences constatées entre les résultats des deux modèles concernent les valeurs supérieures atteintes après 400 ans pour les bouleaux et après 200 ans pour les hêtres en utilisant le modèle centré individu spatialisé (MCI) plutôt que le réseau d'automates cellulaires (RAC). Pourquoi de telles différences apparaissent-elles ? Au début des simulations, la situation initiale de coupe rend l'espace modélisé spatialement homogène : chaque endroit est propice à l'installation des bouleaux demandeurs de lumière. Dans ces conditions, la distribution spatiale optimale des individus est une distribution uniforme qui minimise la compétition entre les individus, et il n'y a pas de différence entre les deux modèles. Par la suite, les conditions nécessaires à la régénération des bouleaux apparaissent à la mort d'un grand individu qui entraîne un apport important de lumière au sol. De telles conditions sont rares et locales, de sorte que l'espace modélisé est très hétérogène en ce qui concerne les conditions de régénération. Dans ce cas, la distribution spatiale optimale des individus est une distribution agrégée avec de nombreux individus présents en quelques zones très localisées. Le MCI est mieux adapté pour ce genre de situations puisqu'il permet la présence de plusieurs individus de la même espèce au même endroit, contrairement au RAC. Il y a par conséquent une différence significative entre les deux modèles à partir de

l'année 400 (Figure 4.13), c'est à dire au moment de la seconde génération de bouleaux qui apparaît à la mort de la première génération de hêtres. Comme les hêtres sont capables de s'installer sous ombrage, leur régénération est quasi continue et la différence entre les deux modèles apparaît plus tôt et plus progressivement, à partir de l'année 200 (Figure 4.14), au fur et à mesure qu'apparaissent des zones privilégiées pour la croissance. L'étude des différences entre les distributions spatiales des individus va maintenant nous permettre d'argumenter ce premier commentaire.

4.6.2. Distributions spatiales

Les distributions spatiales des individus obtenues à deux moments différents d'une même simulation sont présentées pour chacun des deux modèles, le RAC (Figure 4.15 et Figure 4.19) et le MCI (Figure 4.16 et Figure 4.20).

Les deux premières figures illustrent la distribution spatiale des individus après 200 ans, c'est à dire au cours de la phase de domination des bouleaux (Figure 4.15 pour le RAC, Figure 4.16 pour le MCI). Les différences entre les deux figures sont marquantes : on a une distribution uniforme des petits individus dans le cas du RAC, alors que leur distribution est plus agrégée dans le cas du MCI. Pourtant, on obtient dans les deux cas des valeurs similaires pour les nombres d'individus (36 contre 33 bouleaux, 574 contre 609 hêtres), pour les surfaces terrières (34.30 m²/ha contre 35.24 m²/ha pour les bouleaux, 35.84 m²/ha contre 36.40 m²/ha pour les hêtres), et les histogrammes de distributions des classes diamétriques sont semblables (une distribution d'allure gaussienne pour les bouleaux Figure 4.17, une distribution en exponentielle décroissante pour les hêtres Figure 4.18). Les plus gros individus, eux, sont distribués plus ou moins uniformément dans les deux cas, et ils sont séparés l'un de l'autre d'environ 6 m qui est la valeur du rayon du voisinage choisie.

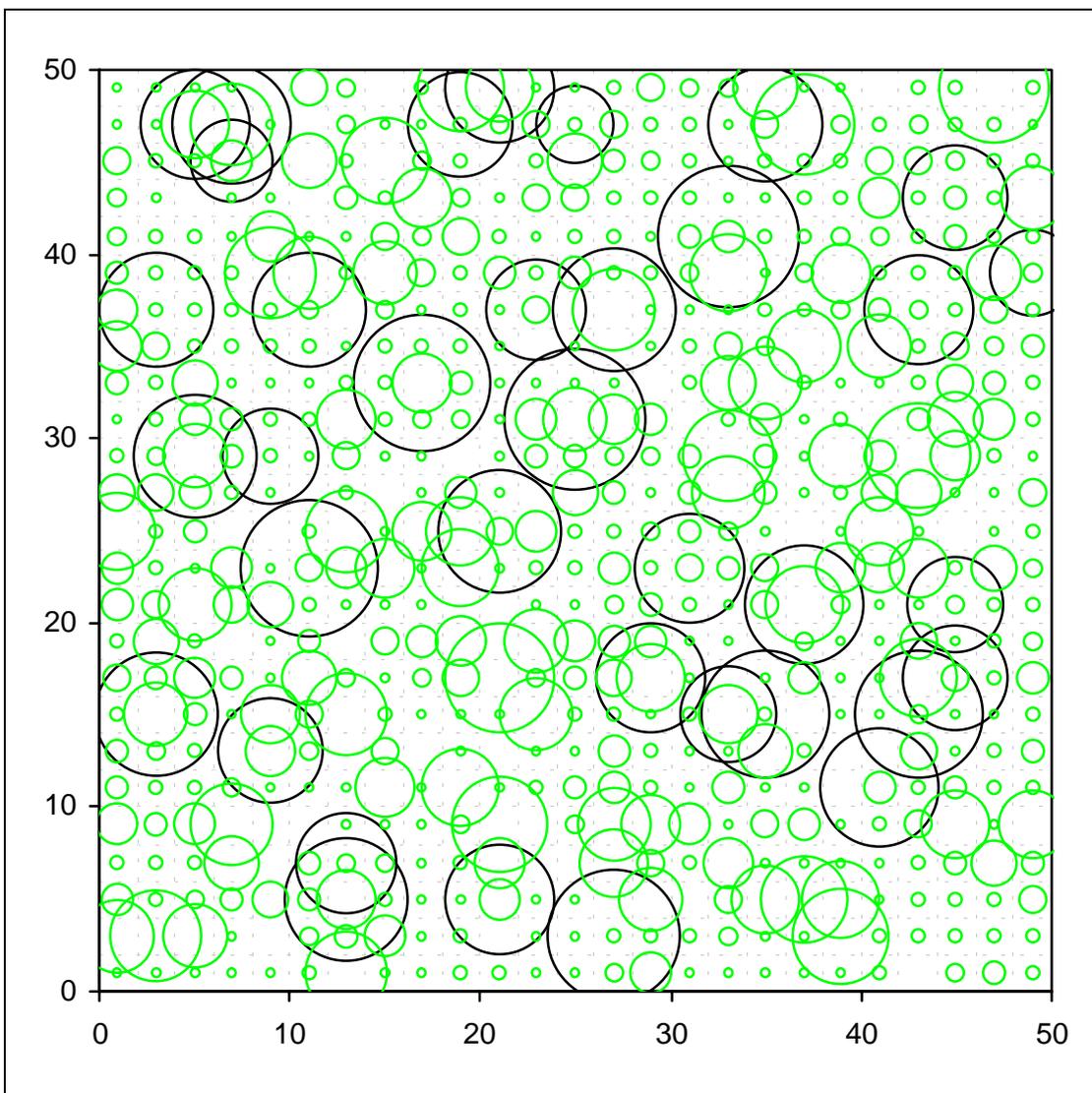


Figure 4.15 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 50 m * 50 m après 200 ans avec le RAC. Les diamètres des cercles sont proportionnels aux diamètres à hauteur de poitrine des individus. Les bouleaux sont représentés en noir et les hêtres en gris. 36 bouleaux sont présents, avec une surface terrière totale de 3430 $\text{cm}^2/100\text{m}^2$; 574 hêtres sont présents, avec une surface terrière totale de 3584 $\text{cm}^2/100\text{m}^2$. Le maillage régulier en cellules de taille $s_cell = 2\text{ m}$ est représenté en pointillés.

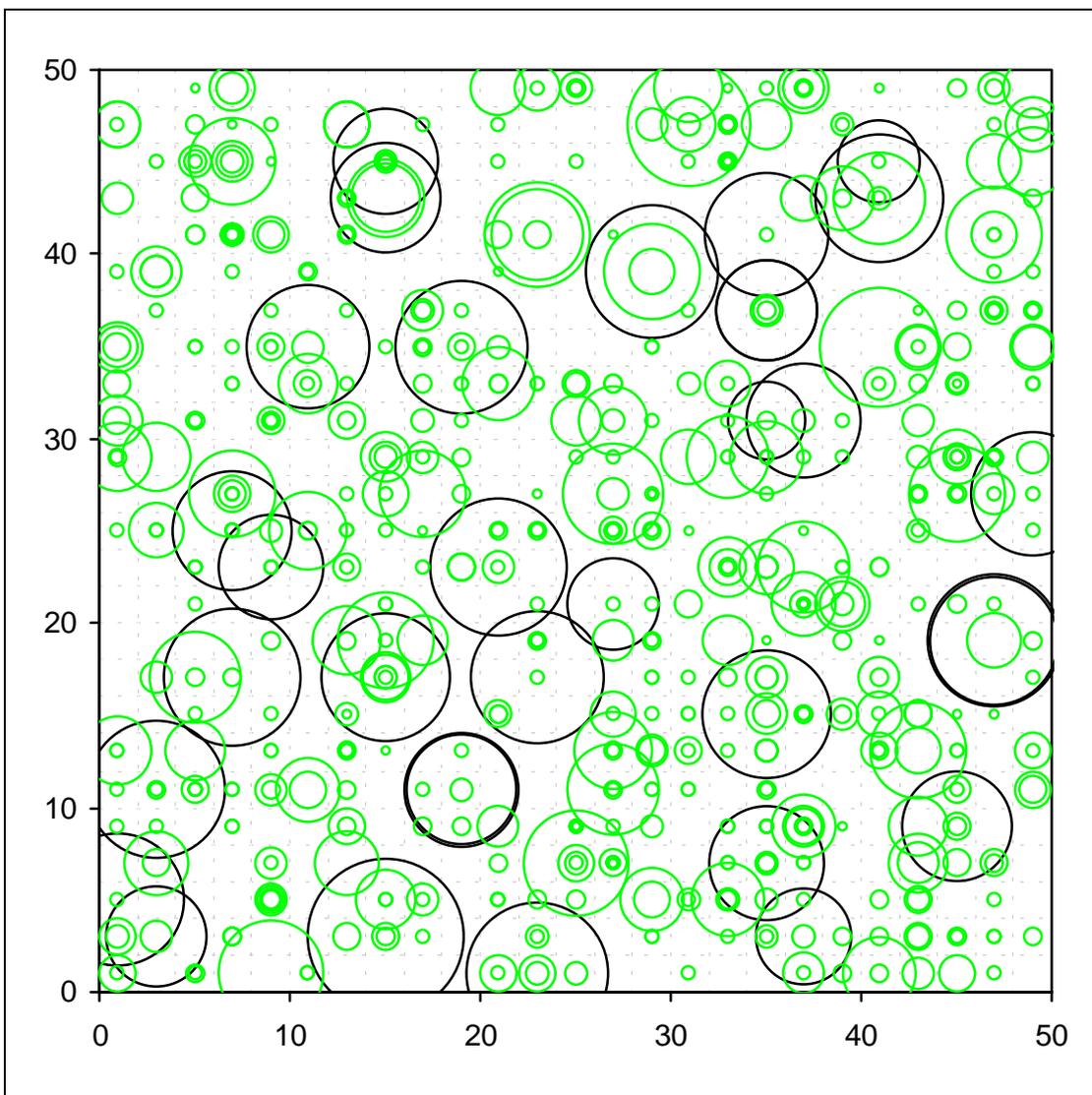


Figure 4.16 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 50 m * 50 m après 200 ans avec le MCI. 33 bouleaux sont présents, avec une surface terrière totale de 3524 cm²/100m² ; 609 hêtres sont présents, avec une surface terrière totale de 3640 cm²/100m². Chaque individu est localisé à $s_res = 2$ m près, ce qui donne un maillage discret représenté en pointillés qui est le même que pour le RAC. Comparer avec la Figure 4.15.

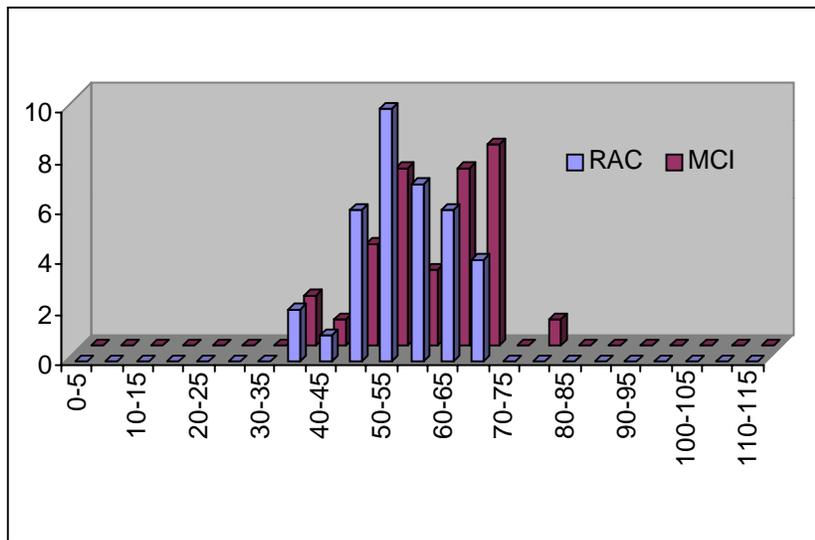


Figure 4.17 : Histogrammes de distributions des classes diamétriques des bouleaux après 200 ans, réalisé à partir de la Figure 4.15 pour le RAC et de la Figure 4.16 pour le MCI. En abscisse se trouvent les diamètres à hauteur de poitrine en cm, et en ordonnée le nombre d'individus.

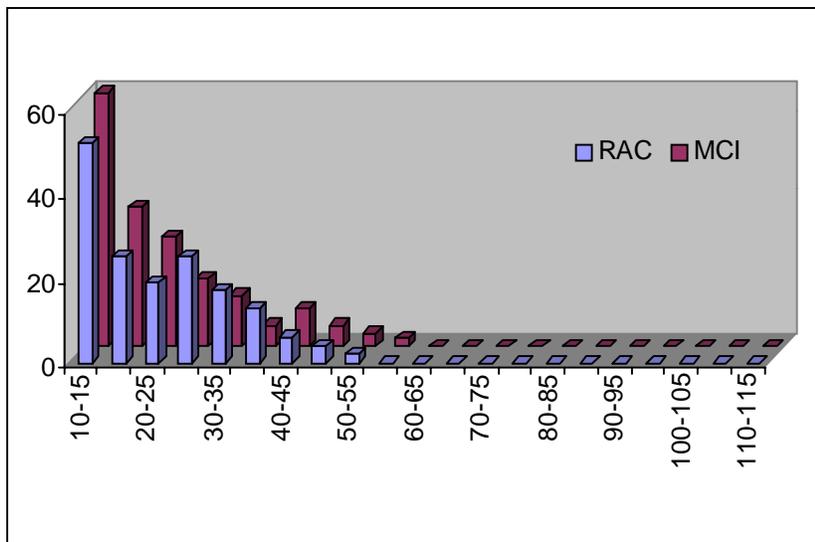


Figure 4.18 : Histogrammes de distributions des classes diamétriques des hêtres après 200 ans, réalisé à partir de la Figure 4.15 pour le RAC et de la Figure 4.16 pour le MCI.

Les deux dernières figures illustrent la distribution spatiale des individus après 600 ans, et sont représentatives de la phase de domination des hêtres (Figure 4.19 pour le RAC, Figure 4.20 pour le MCI).

La distribution spatiale des petits hêtres reste uniforme avec le RAC (de petits individus partout), alors qu'elle est encore plus agrégée qu'avant avec le MCI (de nombreuses "cellules"⁶ vides). Le nombre des individus reste comparable (550 contre 591) ainsi que la valeur de la surface terrière spécifique (61.66 m²/ha contre 61.76 m²/ha), mais l'histogramme de distribution des classes diamétriques possède une décroissance plus forte dans le cas du RAC (Figure 4.22). Cela montre bien que les petits hêtres se concentrent en des zones où ils ont de meilleures conditions de croissance dans le cas du MCI.

En ce qui concerne les bouleaux en revanche, le nombre d'individus (24 contre 45) ainsi que la valeur de la surface terrière spécifique (8.16 m²/ha contre 24.32 m²/ha) sont significativement plus élevés avec le MCI, même s'il y a en fait moins de "cellules" occupées par les bouleaux dans le MCI (18 contre 24). Cela montre bien que beaucoup de bouleaux occupent le même endroit (ainsi on en trouve 9 dans la "cellule" en bas à gauche Figure 4.20). Les histogrammes de distribution des classes diamétriques ont une allure de gaussiennes à plusieurs modes, avec un mode par vague de régénération (Figure 4.21).

⁶ Le mot cellule figure entre guillemets parce qu'il est utilisé à propos du MCI où il n'y a pas de cellule au sens où on l'entend dans le réseau d'automates cellulaires.

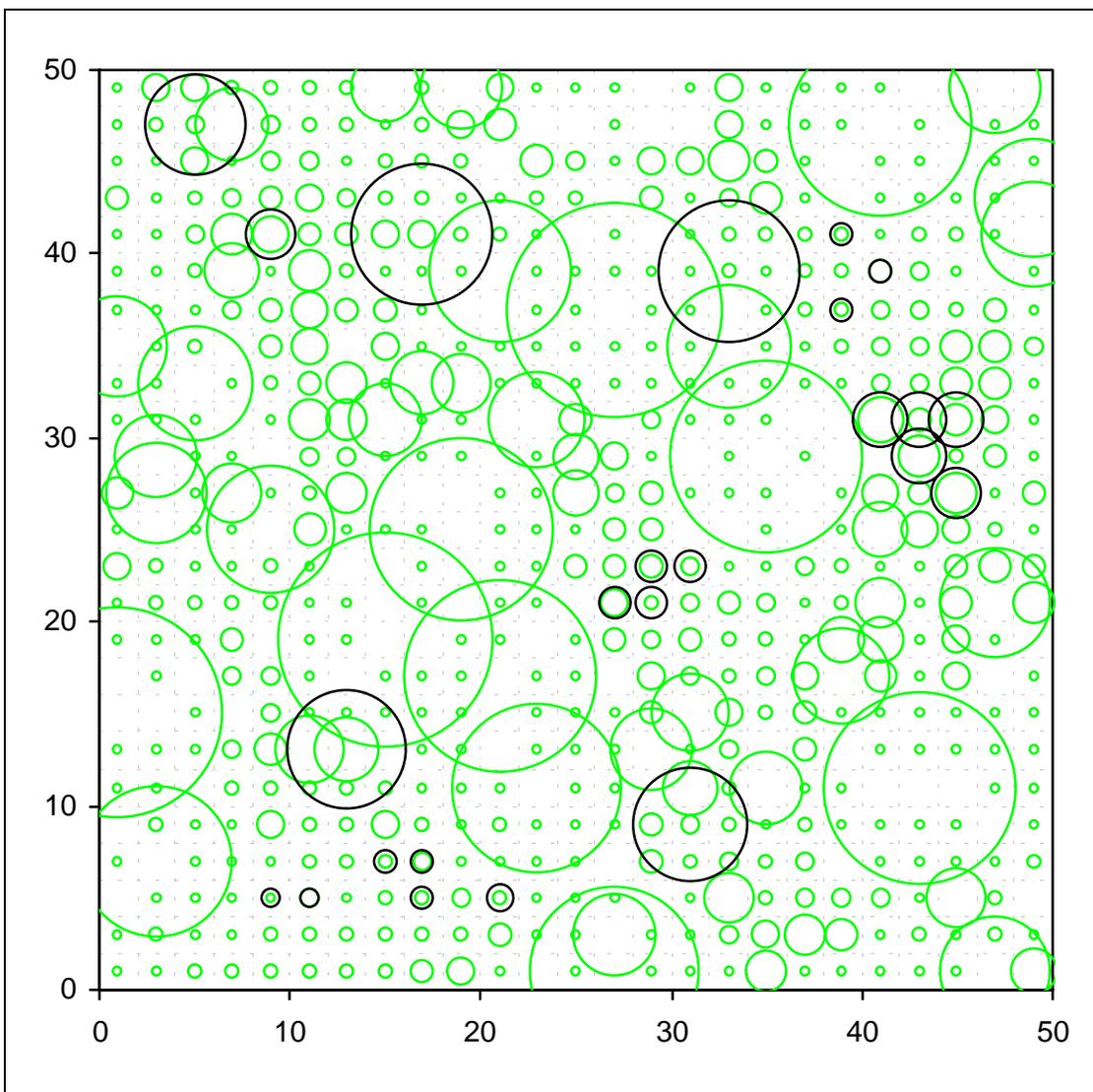


Figure 4.19 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 50 m * 50 m après 600 ans avec le RAC. 24 bouleaux sont présents, avec une surface terrière totale de $816 \text{ cm}^2/100\text{m}^2$; 550 hêtres sont présents, avec une surface terrière totale de $6166 \text{ cm}^2/100\text{m}^2$.

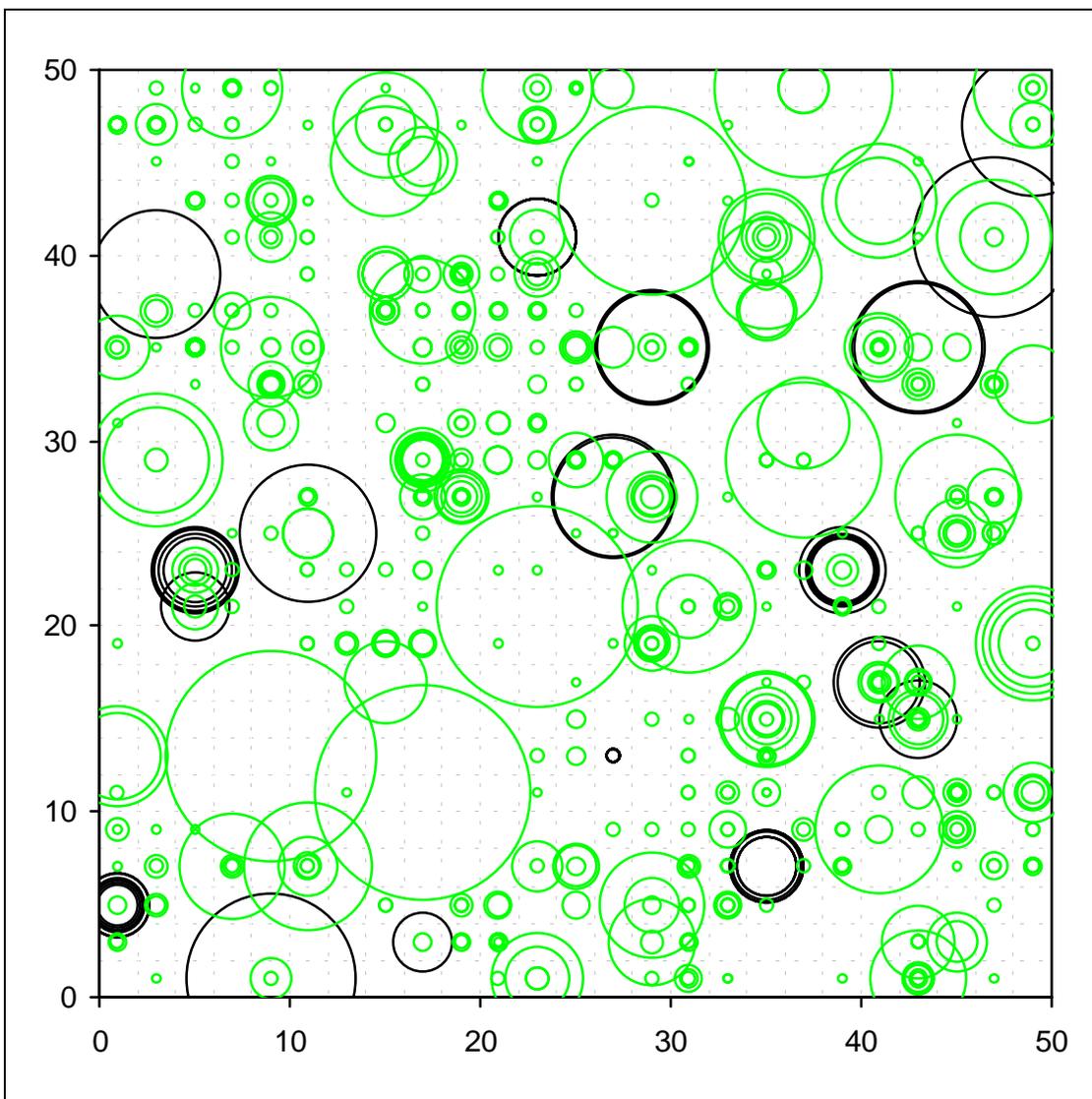


Figure 4.20 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 50 m * 50 m après 600 ans avec le MCI. 45 bouleaux sont présents, avec une surface terrière totale de 2432 cm²/100m² ; 591 hêtres sont présents, avec une surface terrière totale de 6176 cm²/100m². Comparer avec la Figure 4.19.

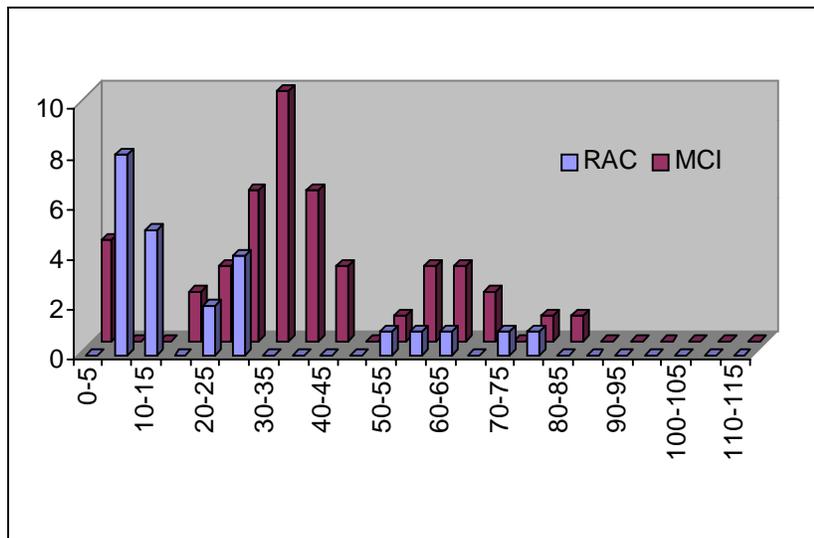


Figure 4.21 : Histogrammes de distributions des classes diamétriques des bouleaux après 600 ans, réalisé à partir de la Figure 4.19 pour le RAC et de la Figure 4.20 pour le MCI.

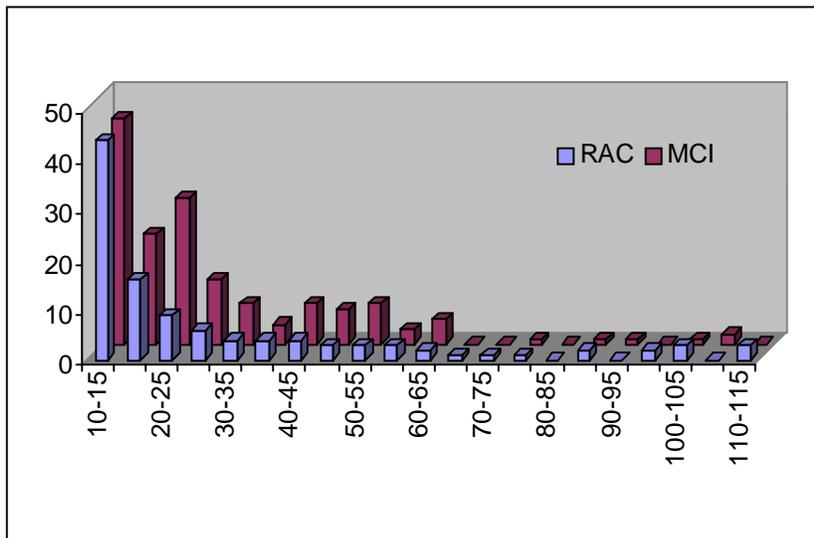


Figure 4.22 : Histogrammes de distributions des classes diamétriques des hêtres après 600 ans, réalisé à partir de la Figure 4.19 pour le RAC et de la Figure 4.20 pour le MCI.

Nous venons de voir que les hêtres et les bouleaux se concentrent aux endroits où ils trouvent des conditions favorables pour leur croissance dans le cas du MCI, ce qui n'est pas le cas avec le RAC puisque la présence de plusieurs individus de la même espèce dans la même cellule est interdite. Cette différence est clairement illustrée par la Figure 4.23. La moyenne du nombre d'arbres par cellule est similaire pour les deux modèles et converge vers 1. La variance du nombre d'arbres par cellule avec le RAC reste très faible, alors qu'elle atteint des valeurs bien plus élevées avec le MCI, avec des variations qu'on peut essayer d'expliquer : au début, les valeurs de la variance sont élevées parce que les valeurs de la moyenne sont élevées (plus il y a d'individus, plus il y a de différences entre le nombre d'individus par cellule) ; puis la variance diminue en même temps que la moyenne, augmente lorsque des structures d'agrégation apparaissent sous la forme de zones privilégiées pour la croissance, pour finalement se stabiliser quand cette structuration s'est mise en place.

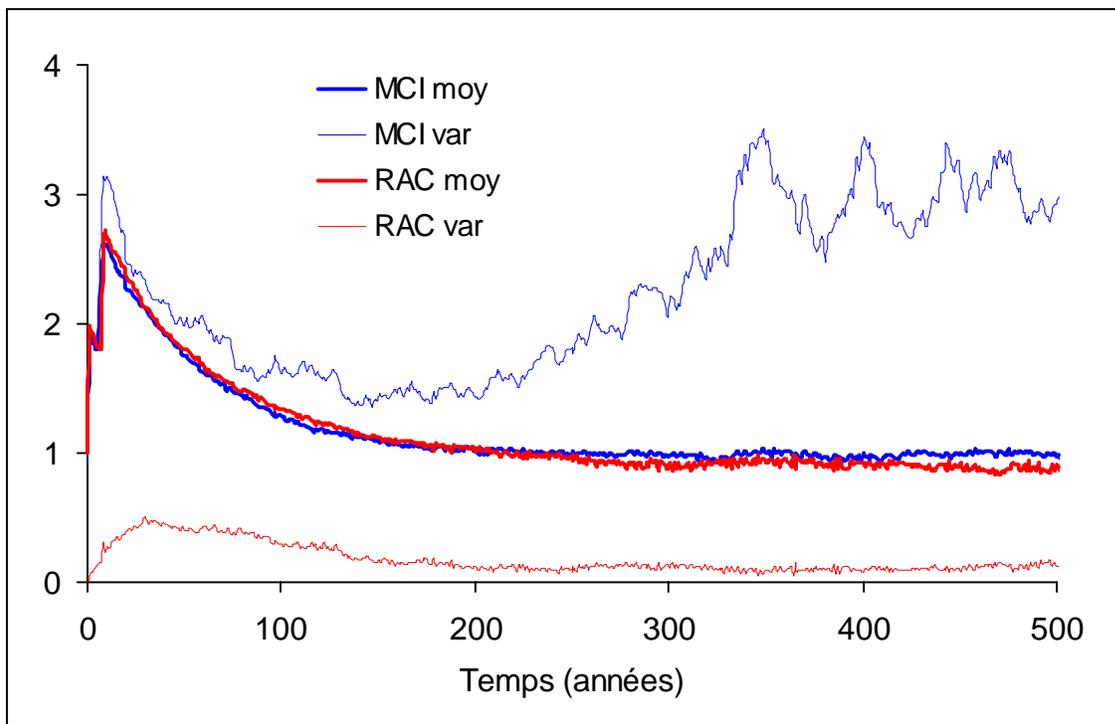


Figure 4.23 : Moyenne et variance du nombre d'individus par cellule en utilisant le RAC et le MCI.

4.7. Avantages et inconvénients de chaque approche

Le concept même de RAC est basé sur une segmentation régulière de l'espace. Les individus sont localisés sur une matrice à deux dimensions ce qui rend les calculs de voisinage très faciles. Dans le MCI au contraire, les individus ont des coordonnées spatiales explicites et la recherche des voisins d'un individu donné est plus longue et compliquée (comme dans notre cas les individus en question sont des arbres, qui ne bougent pas, nous avons vu que cette recherche n'est nécessaire qu'une fois, à la naissance de l'arbre).

La topologie du RAC fixe de manière implicite certains paramètres de simulation : la valeur maximale de la densité spécifique dépend de la taille des cellules ; la taille de l'espace modélisé dépend à la fois de la taille et du nombre des cellules. Ces paramètres sont explicitement définis dans le MCI, ce qui conduit à une meilleure séparation du modèle et de son implémentation (nous avons vu aussi que l'utilisation d'un RAC conduit "naturellement" à la restriction un arbre par espèce par cellule au maximum, qui est une contrainte imposée par le mode d'implémentation sur le modèle).

Avec le RAC, le temps requis pour la simulation dépend de la taille de l'espace modélisé, c'est-à-dire à la fois du nombre de cellules (plus il y a de cellules, plus la simulation est longue) et de la taille des cellules (plus les cellules sont petites, plus le nombre de voisins dans le voisinage est grand, et plus les calculs faisant intervenir le voisinage sont longs). Avec le MCI, le temps requis pour la simulation dépend également de la taille de l'espace modélisé et aussi de la valeur choisie pour la densité spécifique maximale. Mais ici cette valeur est indépendante de la résolution spatiale choisie, ce qui est un autre avantage du MCI qui permet d'analyser les résultats de simulation pour différentes valeurs de la résolution spatiale (respectivement densité spécifique maximale) quand la valeur de la densité spécifique maximale (respectivement résolution spatiale) est fixe (voir paragraphe 6.2.2.3.2 page 185 et suivantes).

L'architecture de chaque système est plus ou moins bien adaptée à différentes extensions possibles. Le RAC est un système orienté espace qui est par conséquent bien adapté à l'introduction de phénomènes spatiaux comme la propagation de feux ou de chablis. Sa représentation sous forme de matrice peut permettre un couplage facilité avec un Système d'Information Géographique (SIG) pour l'utilisation de données variées

(Modèle Numérique de Terrain, cartes thématiques). Cette représentation est aussi celle d'une image (analogie cellule – pixel) qui rend possible l'utilisation de techniques de traitement d'images (par exemple pour l'analyse des structures spatiales à partir de semi-variogrammes (Woodcock et al., 1988, Ramstein and Raffy, 1989) ou de variances locales (Woodcock and Strahler, 1987, Marceau et al., 1994), etc.) et d'images de télédétection (par exemple pour valider les résultats de simulation avec des données réelles ⁷). Le MCI est un système orienté individu qui appartient à la classe plus générale des systèmes multi-agents (SMA, Ferber, 1995). Son développement concerne donc l'introduction d'agents interagissant avec leur environnement (ici les arbres) comme des animaux disperseurs et prédateurs de graines ou les hommes. De nombreux outils statistiques (distance au plus proche voisin, fonction K de Ripley, etc. (Diggle, 1983)) sont disponibles pour l'analyse des structures spatiales d'un ensemble d'individus répartis dans l'espace.

4.8. Conclusion

Les deux modèles par trouée spatialisés que nous avons développés sont complémentaires plus que contradictoires. D'abord, ils sont fondés l'un sur une approche orientée espace, le réseau d'automates cellulaires, l'autre sur une approche orientée individu, le modèle centré individu spatialisé. Or dans le cadre de la modélisation de la dynamique forestière, la question se pose vraiment de savoir quelle approche adopter puisque l'une et l'autre sont envisageables. Ensuite, si les deux modèles donnent effectivement des résultats différents, leur comparaison a permis d'évaluer les conséquences de petites différences conceptuelles dans la procédure de régénération d'un modèle à l'autre. Nous pouvons ainsi conclure que cette procédure est très sensible. C'est aussi malheureusement celle qui suscite le moins d'unanimité dans les démarches adoptées dans les modèles. Enfin, les deux modèles peuvent chacun être développés dans une perspective différente, la forme matricielle du réseau d'automates cellulaires permettant un couplage facile avec un Système d'Informations Géographiques, l'architecture centrée individu du second le rendant proche d'un

⁷ Cette perspective a fait l'objet d'une collaboration avec le Laboratoire de Géomatique de l'Université de Montréal et a abouti à un article (Dubé et al., 1998).

Système Multi Agents. Nous utiliserons l'un ou l'autre dans la suite de ce mémoire selon que l'un ou l'autre est jugé mieux adapté au problème abordé. Nous préciserons à chaque fois avec lequel des deux modèles les résultats présentés ont été obtenus. Nous avons vu l'intérêt de la spatialisation dans la production de cartographies de la distribution spatiale des individus. La spatialisation permet aussi d'envisager la modélisation de phénomènes se propageant dans l'espace comme les chablis⁸. La paramétrisation, comme pour les modèles par trouée, reste cependant difficile. Certains paramètres des modèles par trouée restent aussi non spatialisés : rayonnement solaire incident au-dessus de la canopée, températures, précipitations, réserve utile du sol, distance au toit de la nappe phréatique. Nous allons voir au chapitre suivant comment spatialiser ces paramètres en introduisant le relief.

⁸ Cette perspective a fait l'objet de la publication [Lett et al. \(1998\)](#).

5. Vers une simulation à l'échelle du paysage

5.1. Introduction

La spatialisation d'un modèle par trouée entreprise au chapitre précédent rend envisageable la simulation de la dynamique forestière à l'échelle du paysage. Une composante importante du paysage participe à l'hétérogénéité spatiale du milieu et doit raisonnablement être introduite : le relief. Dans ce sens sont développés dans ce chapitre un modèle de calcul du rayonnement solaire utile pour la photosynthèse et un modèle de calcul du bilan hydrologique - bilan hydrique, ces deux modèles étant spatialisés et prenant en compte la topographie. Le couplage avec le modèle de dynamique forestière est envisagé pour chaque modèle.

5.2. Modèle de calcul du rayonnement solaire spatialisé tenant compte de la topographie

5.2.1. Calcul de la position du soleil dans le ciel à un instant donné

Pour calculer le flux lumineux reçu par une surface horizontale en un point M de la terre, il est nécessaire de connaître l'angle entre la direction des rayons solaires et la verticale V du lieu : cet angle est l'angle zénithal solaire z (voir Figure 5.1). Il est fonction de la latitude ϕ du lieu, de son angle horaire h (angle à compter de midi solaire, 1 heure = 15°) et de l'angle de déclinaison solaire δ (qui vaut $-23^\circ 27'$ au solstice d'hiver, $+23^\circ 27'$ au solstice d'été, et 0° aux équinoxes de printemps et d'automne) (voir [Walraven, 1978](#) pour des détails sur le calcul de δ et h). L'angle z est calculé avec la formule suivante (voir [Laplaze, 1990](#) pages 54–56 pour les détails du calcul) :

$$\cos z = \sin \phi \cdot \sin \delta + \cos \phi \cdot \cos \delta \cdot \cosh \quad (5.1)$$

Pour repérer la position du soleil, on peut aussi utiliser un référentiel lié au site. L'angle azimutal solaire α est l'angle entre le plan méridien sur le site et le plan vertical passant par le soleil ; il est compté de 0 à 360° à partir du sud dans le sens rétrograde (sud, ouest, nord, est). L'angle d'élévation solaire a est l'angle entre le plan horizontal et la direction du soleil, compté de 0 à 90° vers le zénith et de 0 à -90° vers le nadir ; c'est le complément de l'angle zénithal z (voir Figure 5.2). On calcule ces nouveaux angles de la façon suivante :

$$\sin a = \cos z = \sin \phi \cdot \sin \delta + \cos \phi \cdot \cos \delta \cdot \cosh \quad (5.2)$$

$$\sin \alpha = \cos \delta \cdot \sinh / \cos a \quad (5.3)$$

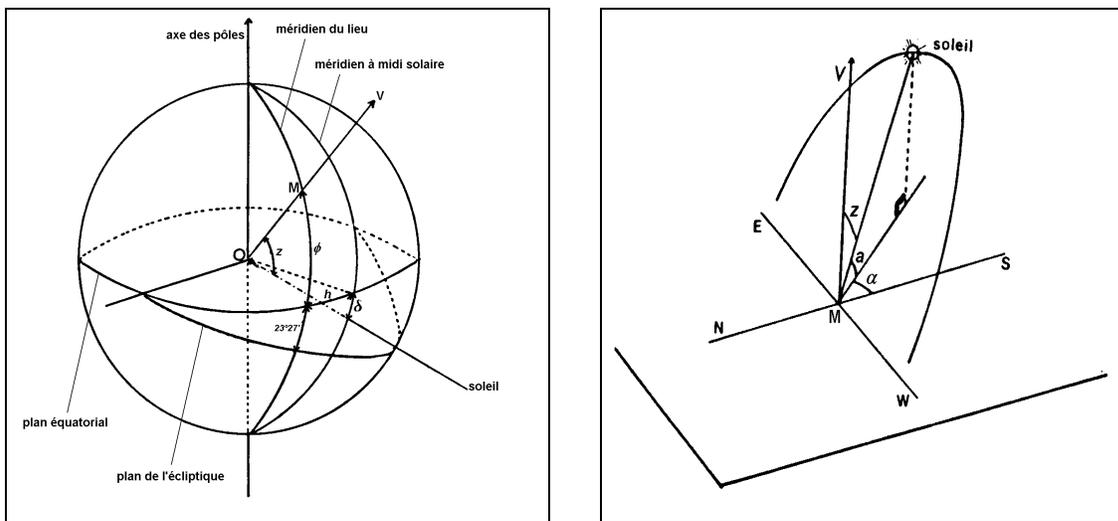


Figure 5.1 : Définition des angles de déclinaison δ et zénithal z solaires, de la latitude ϕ et de l'angle horaire h du point M dans un référentiel équatorial (d'après Laplaze, 1990 page 53).

Figure 5.2 : Définition des angles azimutal α , d'élévation a et zénithal z solaires dans un référentiel lié au point M (d'après Laplaze, 1990 page 55).

5.2.2. Calcul du rayonnement global instantané reçu au sol par une surface horizontale

Pour avoir davantage de détails sur les principes décrits tout au long de ce paragraphe, la lecture du chapitre 6 de Gates (1980) est recommandée.

5.2.2.1. Rayonnement direct

La formule suivante a été proposée pour estimer le rayonnement direct instantané reçu au sol par une surface horizontale par ciel clair (Gates, 1980 page 100) :

$${}_h D(z) = S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot \tau^m \cdot \cos z \quad (5.4)$$

$S_0 = 1360 \text{ W.m}^{-2}$ est la constante solaire (rayonnement extra atmosphérique reçu par une surface perpendiculaire au rayon solaire quand la terre est à une distance moyenne \bar{d} du soleil), d est la distance de la terre au soleil au moment du calcul, τ est la transmittance de l'atmosphère au rayonnement solaire, c'est à dire la fraction de rayonnement solaire au-dessus de l'atmosphère qui atteint le sol quand le soleil est au zénith (angle zénithal nul), m , appelé masse d'air optique, est le rapport de la longueur du trajet dans l'atmosphère d'un rayon solaire d'angle zénithal z et d'un rayon solaire d'angle zénithal 0 (c'est à dire le rapport X/H voir Figure 5.3).

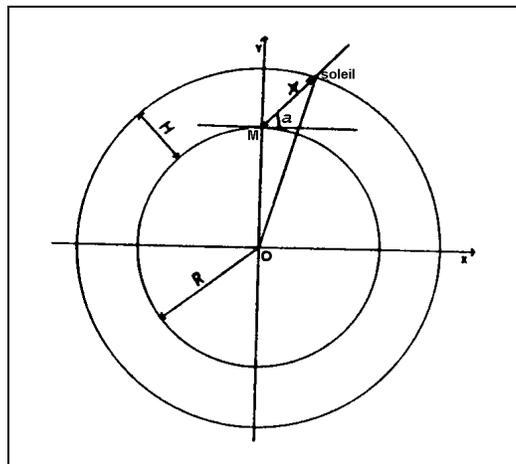


Figure 5.3 : Relation entre la masse d'air optique et l'angle d'élévation solaire (d'après Laplaze, 1990 page 77).

Pour des angles d'élévation solaire grands ($a \geq 30^\circ$), on néglige la courbure des rayons lumineux dans l'atmosphère ; alors en tenant compte du fait que H/R est petit, l'approximation $m = 1/\sin a$ est valable.

Sinon, il faut avoir recours à des valeurs corrigées (voir Tableau 5.1).

Angle d'élévation solaire a	$m = 1/\sin a$	Valeur corrigée de m
90	1.00	1.00
60	1.15	1.15
30	2.00	2.00
20	2.92	2.90
10	5.76	5.60
5	11.47	10.39
4	14.34	12.44
3	19.10	15.36
2	28.68	19.79
1	57.30	26.96
0	∞	39.70

Tableau 5.1 : Valeur de la masse d'air optique en fonction de l'angle d'élévation solaire (d'après [Laplaze, 1990](#) page 76).

5.2.2.2. Rayonnement diffus

Le rayonnement diffus est très complexe puisqu'il résulte des interactions onde - matière entre les rayons solaires et des composants de différentes tailles de l'atmosphère terrestre. Les molécules gazeuses de l'atmosphère sont petites par rapport aux longueurs d'onde dans lesquelles rayonne le soleil et participent à la diffusion moléculaire de Rayleigh (diffusion inversement proportionnelle à λ^4 , où λ est la longueur d'onde considérée). Les gouttelettes d'eau de l'atmosphère, de taille supérieure aux longueurs d'onde dans lesquelles rayonne le soleil, diffusent selon la loi de Mie (diffusion neutre en λ^0). Les particules solides (les aérosols : cristaux, poussière, fumées) ont une taille comparable aux longueurs d'onde dans lesquelles rayonne le soleil et constituent un cas intermédiaire pour lequel l'exposant de λ peut prendre toutes les valeurs entre 0 et -4

(avec la valeur moyenne de -1.3 pour l'atmosphère) ([Perrin de Brichambaut, 1963](#) page 43).

La formule suivante a été proposée pour estimer le rayonnement diffus instantané reçu au sol par une surface horizontale par ciel clair ([Gates, 1980](#) page 117) :

$${}_h d(z) = S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot (0.271 - 0.294\tau^m) \cdot \cos z \quad (5.5)$$

5.2.2.3. Rayonnement global

Le rayonnement global instantané reçu au sol par une surface horizontale par ciel clair est donc :

$${}_h g(z) = {}_h D(z) + {}_h d(z) = S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot (0.271 + 0.706\tau^m) \cdot \cos z \quad (5.6)$$

Le rapport $\left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2$ peut être calculé à l'aide de la relation suivante ([Laplaze, 1990](#) page 46) :

$$\left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 = 1 + 0.034 \cos(0.986 \cdot (J - 3)) \quad (5.7)$$

où J est le jour de l'année compté à partir du premier janvier et l'argument du cosinus est exprimé en degrés. Il apporte une variation de $\pm 3.5\%$ qui peut être négligée.

Avec $S_0 = 1360 \text{ W.m}^{-2}$, $\tau = 0.6$ et $d = \bar{d}$ on obtient les résultats suivants (voir Figure 5.4) qui ont été validés par des mesures (voir par exemple [Monteith and Unsworth, 1990](#) Fig. 4.4 page 44).

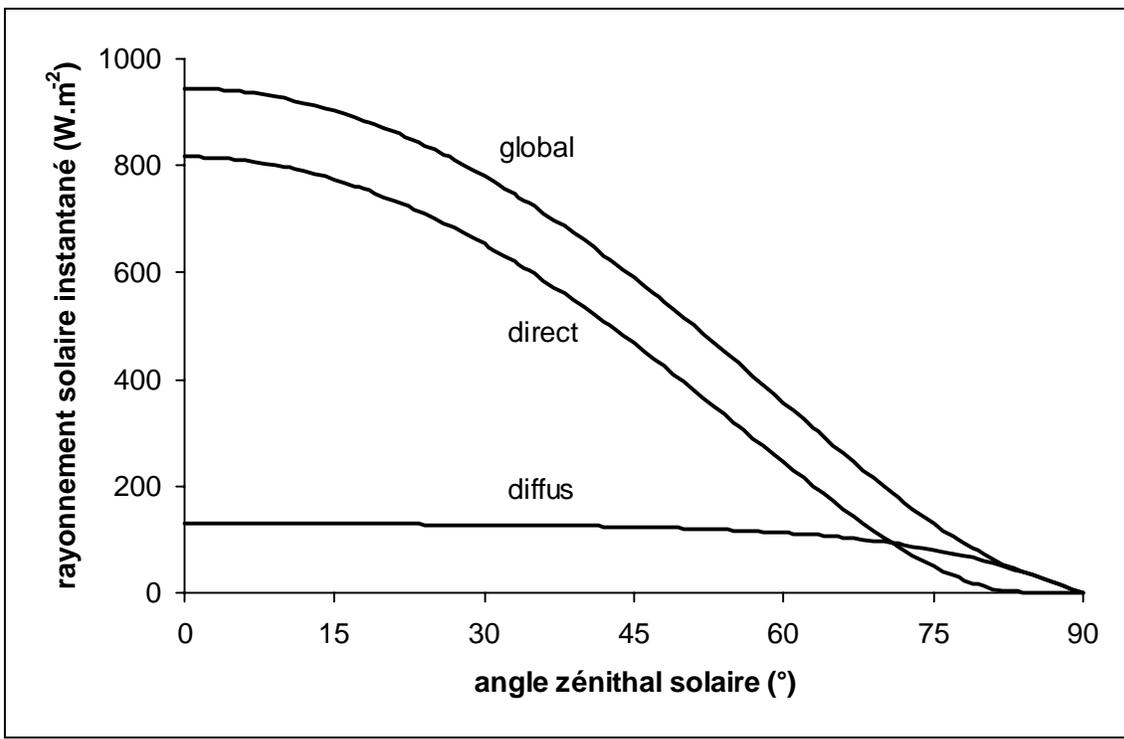


Figure 5.4 : Rayonnements direct ${}_hD(z)$, diffus ${}_hd(z)$ et global ${}_hg(z)$ instantanés reçus au sol par une surface horizontale par ciel clair en fonction de l'angle zénithal solaire.

5.2.3. Effet de la topographie sur le rayonnement global instantané reçu au sol

Nous disposons d'un Modèle Numérique de Terrain dont la résolution est x mètres.

Pour un point (i, j) de l'espace et une position du soleil déterminée par le couple (α, z) ou le couple (α, a) , on calcule la pente locale $s_{ij\alpha}$ dans la direction azimutale α :

$$s_{ij\alpha} = \arctan\left(\frac{alt_{ij} - alt_{kl}}{x \cdot \sqrt{((k-i)^2 + (l-j)^2)}}\right) \quad (5.8)$$

où alt_{ij} est l'élévation du point (i, j) en mètres, alt_{kl} l'élévation du point (k, l) (le point voisin de (i, j) dans la direction azimutale α). L'angle d'incidence du rayon solaire est l'angle formé par le rayon solaire et la normale à la surface et vaut $z - s_{ij\alpha}$.

On considère alors l'ensemble des points (k, l) dans la direction azimutale α et si aucun d'eux "ne cache le soleil" au point (i, j) , c'est à dire si on a toujours :

$$a \geq \arctan\left(\frac{alt_{kl} - alt_{ij}}{x \cdot \sqrt{((k-i)^2 + (l-j)^2)}}\right) \quad (5.9)$$

alors le rayonnement direct instantané reçu au point (i, j) est :

$${}_{ij}D(\alpha, z) = S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d}\right)^2 \cdot \tau^m \cdot \cos(z - s_{ij\alpha}) \quad (5.10)$$

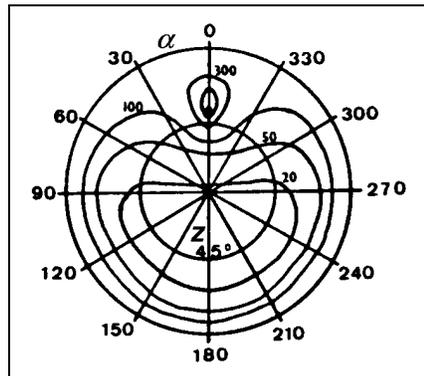


Figure 5.5 : Rayonnement diffus : courbes d'égalité de luminance (en $W.m^{-2}.Std^{-1}.\mu m^{-1}$). Les courbes ont été tracées pour un angle zénithal solaire égal à 40° et un angle azimutal solaire égal à 0° (d'après [Laplaze, 1990](#) page 101).

L'effet de la topographie sur le rayonnement diffus est moins facile à analyser : si le rayonnement diffus n'est pas purement directionnel comme l'est le rayonnement direct, il n'est pas non plus uniforme : la majeure partie du rayonnement diffus provient de la zone circumsolaire (voir Figure 5.5). On pourrait envisager de discrétiser la demi sphère céleste (par exemple en discrétisant les angles d'azimut et d'élévation) et de calculer

pour chaque partie du ciel ainsi obtenue si elle est "vue" du point (i, j) compte tenu du relief mais il n'existe pas de modèle simple qui permette de calculer pour une position (α, z) du soleil la valeur du rayonnement diffus issue d'une certaine portion du ciel.

Par soucis de simplification, nous négligeons ici l'influence du relief et nous considérons que chaque point de l'espace reçoit le même rayonnement diffus, celui qui est reçu par une surface horizontale et qui a été présenté précédemment.

$${}_{ij}d(z) = {}_hd(z) \quad (5.11)$$

Par conséquent, le rayonnement global instantané reçu au point (i, j) par ciel clair est :

$$\begin{aligned} {}_{ij}g(\alpha, z) &= {}_{ij}D(\alpha, z) + {}_{ij}d(z) \\ &= S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot (\tau^m \cdot \cos(z - s_{ij\alpha}) + (0.271 - 0.294\tau^m) \cdot \cos z) \end{aligned} \quad (5.12)$$

si le soleil est "vu" et

$${}_{ij}g(z) = {}_{ij}d(z) = S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot (0.271 - 0.294\tau^m) \cdot \cos z \quad (5.13)$$

si le soleil est "caché".

5.2.4. Calcul du rayonnement PAR global instantané reçu au sol

La distribution spectrale du rayonnement solaire est voisine de celle du corps noir idéal à la température de 5800 °K (voir Figure 5.6).

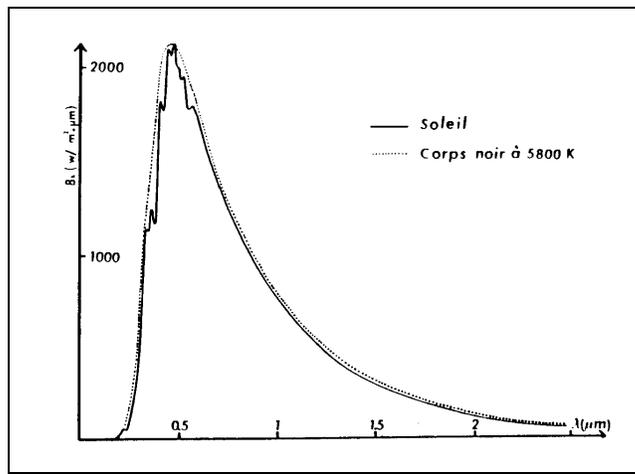


Figure 5.6 : Comparaison entre la distribution spectrale du rayonnement solaire mesuré à la limite de l'atmosphère et la distribution spectrale du corps noir à 5800 °K (d'après Laplace, 1990 page 42).

Ici nous nous intéressons à l'influence du relief sur le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) reçu. Ce rayonnement est reçu dans le domaine spectral visible (0.4–0.7 μm). Quelle que soit la valeur de l'angle zénithal, environ 45% du rayonnement global est dans ce domaine (voir Figure 5.7) donc on peut choisir $S'_0 = 0.45 \cdot S_0 = 600 \text{ W.m}^{-2}$ (Weiss and Normann, 1985) et le rayonnement PAR global instantané reçu au point (i, j) par ciel clair est :

$${}_{ij} g(\alpha, z)_{PAR} = S'_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot (\tau^m \cdot \cos(z - s_{ij\alpha}) + (0.271 - 0.294\tau^m) \cdot \cos z) \quad (5.14)$$

si le soleil est "vu" et

$${}_{ij} g(z)_{PAR} = S'_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d} \right)^2 \cdot (0.271 - 0.294\tau^m) \cdot \cos z \quad (5.15)$$

si le soleil est "caché".

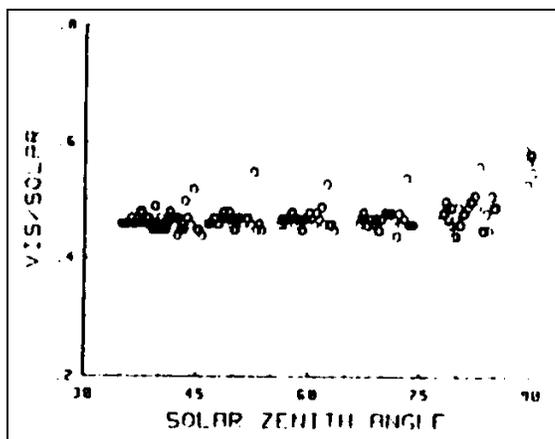


Figure 5.7 : Proportion de rayonnement visible par rapport au rayonnement global en fonction de l'angle zénithal solaire (d'après [Weiss and Norman, 1985](#)).

5.2.5. Intégration dans le temps pour la période végétative

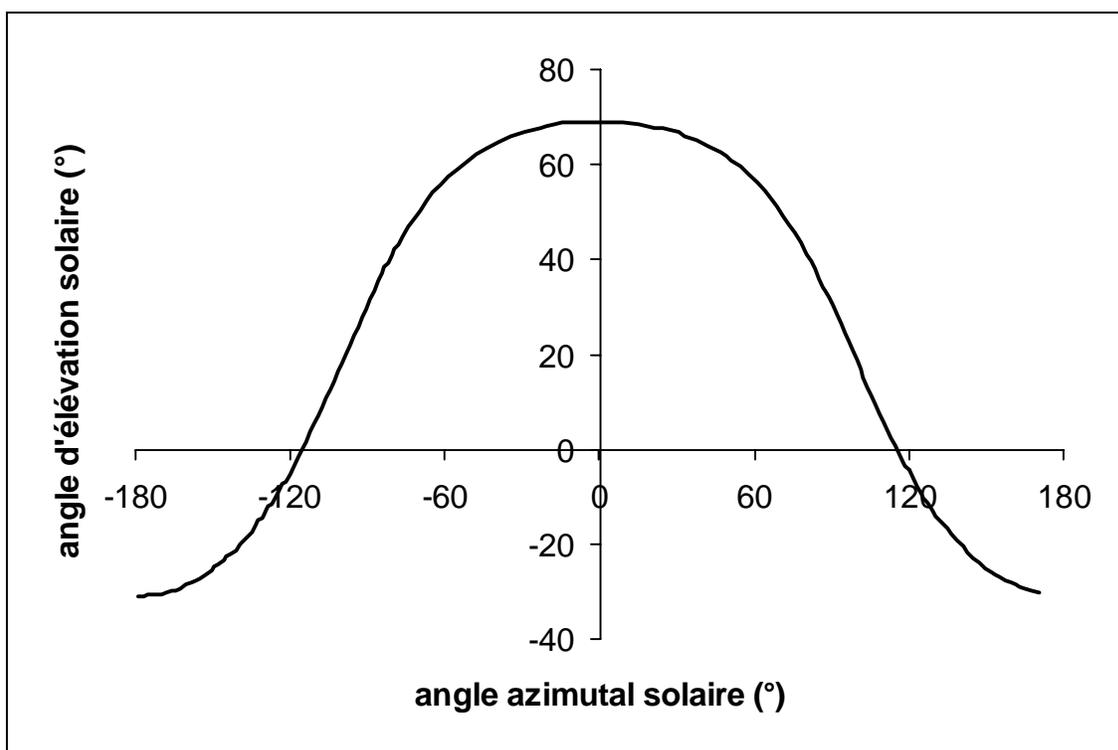


Figure 5.8 : Evolution des angles azimutal et d'élévation solaires le 15 mai 1998 latitude : 40°N - longitude : 7°W.

Pour chaque décade de mi-mai à mi-octobre, l'ensemble des positions du soleil déterminées par le couple (α, z) ou le couple (α, a) a été calculé toutes les 600

secondes (voir Figure 5.8) et seules les positions telles que $a > 0$ ont été conservées (soleil au-dessus de l'horizon).

La formule donnant le rayonnement PAR global instantané est alors intégrée par une simple multiplication par 600 (l'unité de g_{ij} devient le $J.m^{-2}.jour^{-1}$) et une sommation sur l'ensemble des positions du soleil conservées :

$$g_{PAR} = 600 \cdot \sum_{(\alpha, z)} g(\alpha, z)_{PAR} \quad (5.16)$$

Durand et Legros (1981) utilisent un modèle un peu différent conduisant à des résultats similaires.

5.2.6. Résultats

5.2.6.1. En utilisant un relief modélisé

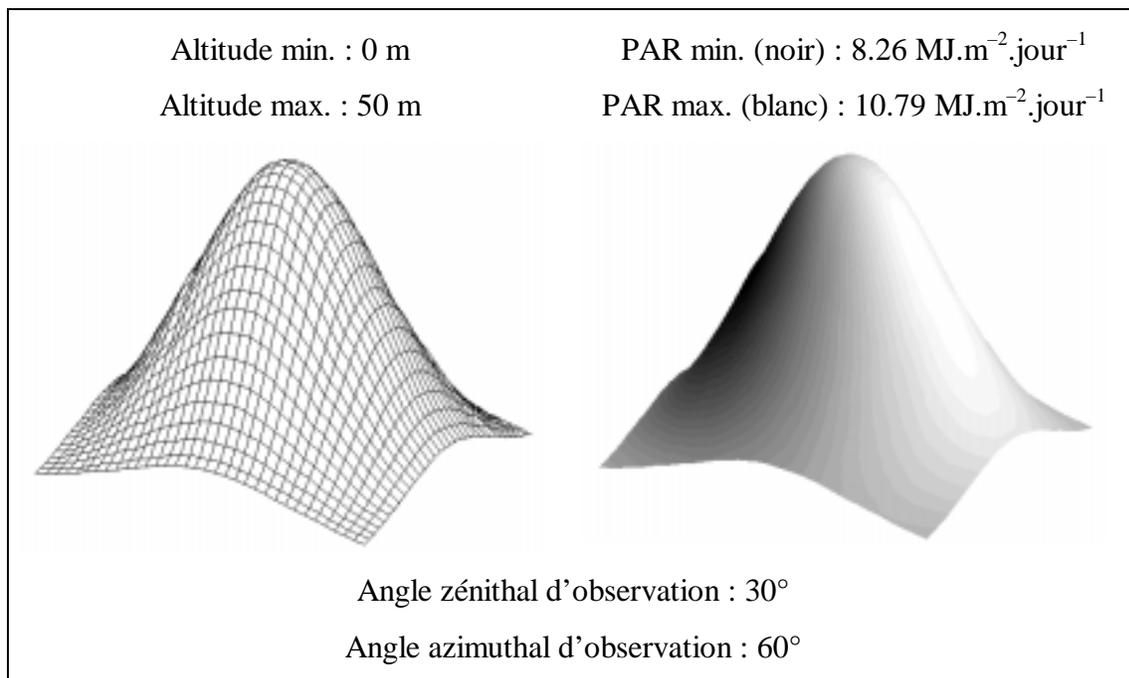


Figure 5.9 : Relief modélisé (à gauche) et carte de l'énergie solaire PAR reçue au cours de la période végétative drapée sur le relief (à droite).

Le relief modélisé est une colline de 200 m de longueur, 200 m de largeur, et d'altitude variant de 0 à 50 m selon une loi gaussienne (Figure 5.9). Le relief est discret dans les directions x et y au pas de 2 m.

La cartographie de l'énergie solaire PAR reçue au cours de la période végétative par chaque cellule de 2 m * 2 m (drapée sur le relief Figure 5.9, en projection Figure 5.10) illustre bien l'asymétrie versant nord – versant sud et la symétrie versant est – versant ouest.

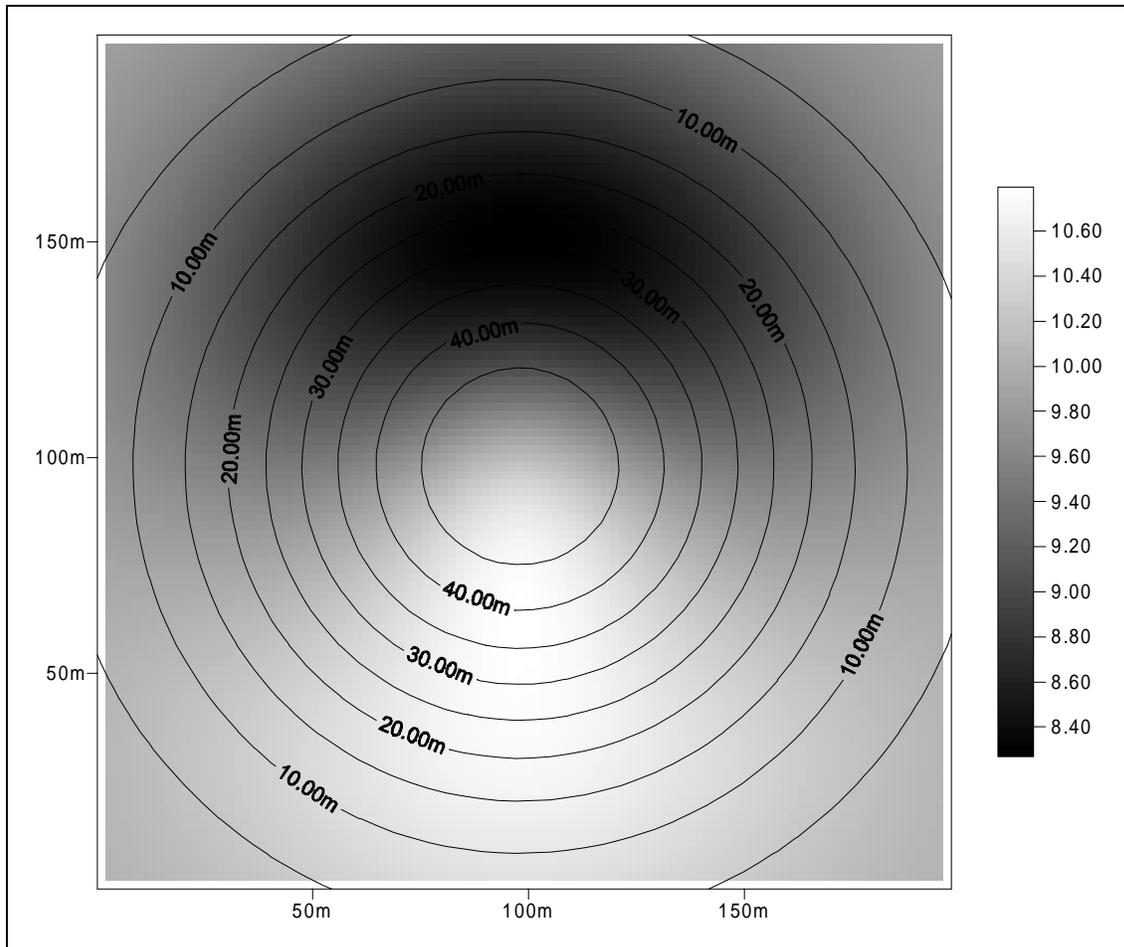


Figure 5.10 : Relief gaussien : cartographie de l'énergie solaire PAR en $\text{MJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ reçue au cours de la période végétative par chaque cellule et courbes hypsométriques.

5.2.6.2. En utilisant un relief réel

5.2.6.2.1. "Mummelskopf"

Le relief est une partie de la Réserve Naturelle "Mummelskopf" située dans la région administrative Rhinland-Pfalz en Allemagne. Il a été obtenu à partir de la digitalisation de la zone correspondante sur la carte topographique commerciale à l'échelle 1:25000 "Pirmasens und Umgebung". Le relief est discret dans les directions x et y au pas de 2 m et représente environ 250 m dans la direction x (ouest – est) et 200 m dans la direction y (sud – nord). Il s'agit essentiellement d'un plateau orienté est et de deux versants orientés sud est et nord est. La cartographie de l'énergie solaire PAR reçue au cours de la période végétative par chaque cellule de 2 m * 2 m (drapée sur le relief Figure 5.13, en projection Figure 5.12) montre de nouveau l'opposition entre le versant orienté vers le nord et le versant orienté vers le sud.

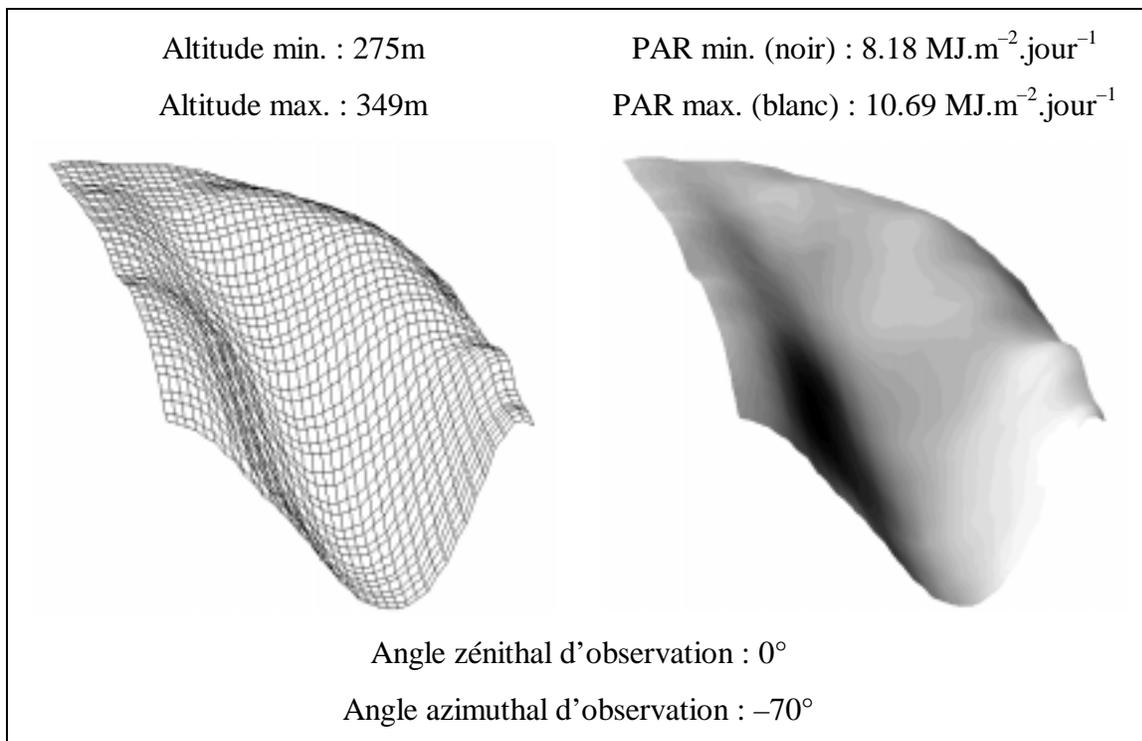


Figure 5.11 : Relief d'une partie de la Réserve Naturelle "Mummelskopf" (à gauche) et carte de l'énergie solaire PAR reçue au cours de la période végétative drapée sur le relief (à droite).

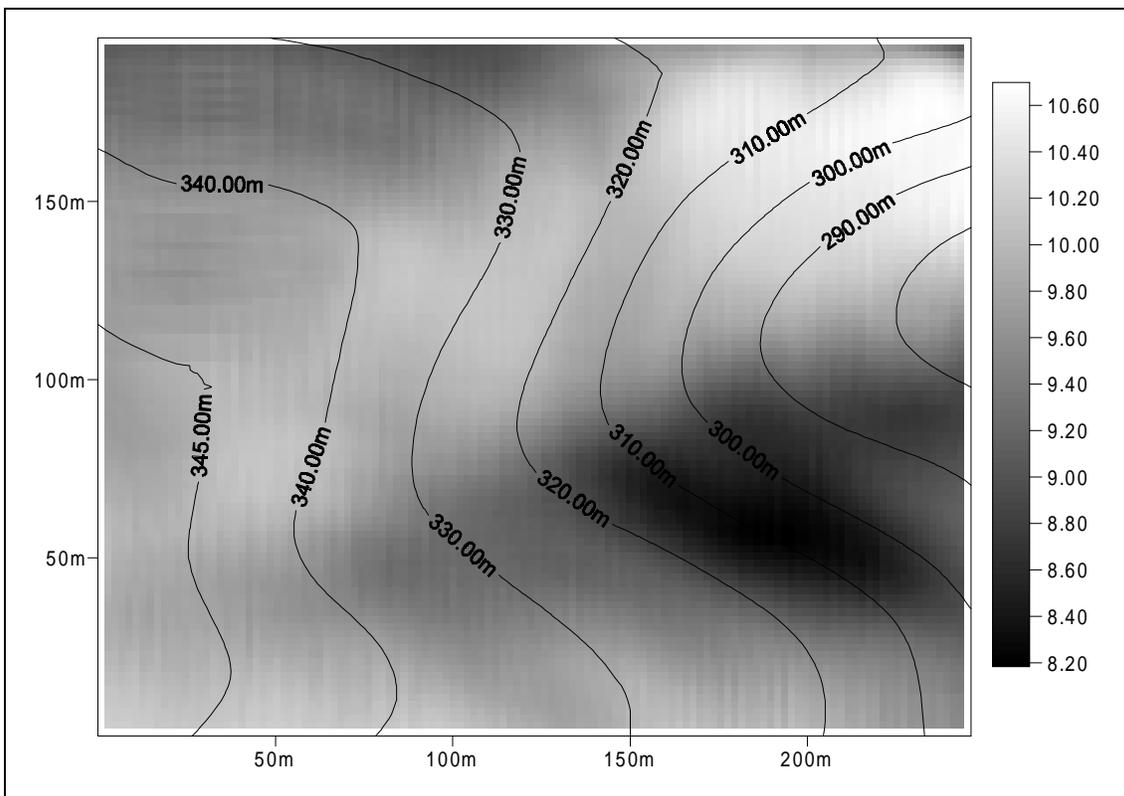


Figure 5.12 : "Mummelskopf" : cartographie de l'énergie solaire PAR en $\text{MJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ reçue au cours de la période végétative par chaque cellule et courbes hypsométriques.

5.2.6.2.2. "Schnepfenriedkopf"

Le relief est une partie du Modèle Numérique de Terrain de l'Institut Géographique National autour du massif du "Schnepfenriedkopf", début de la vallée de la Fecht dans le massif des Vosges. Le relief est discret dans les directions x et y au pas de 100 m et représente environ 5000 m dans la direction x (ouest – est) et 5000 m dans la direction y (sud – nord). La cartographie de l'énergie solaire PAR reçue au cours de la période végétative par chaque cellule de 100 m * 100 m (drapée sur le relief Figure 5.13, en projection Figure 5.14) montre une opposition de versants et une opposition vallée - crête.

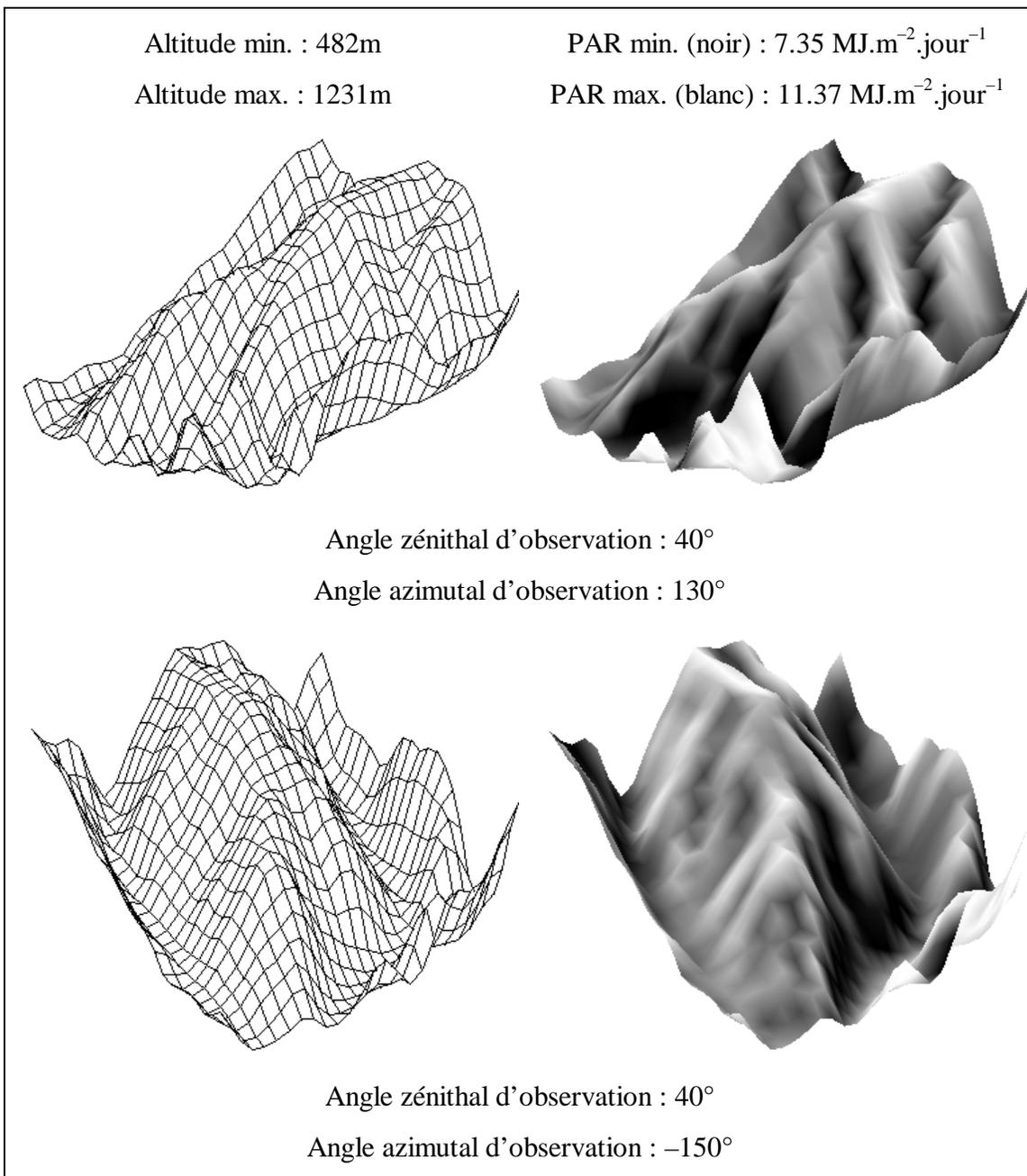


Figure 5.13 : "Schnepfenriedkopf" : relief (à gauche) et carte de l'énergie solaire PAR reçue au cours de la période végétative drapée sur le relief (à droite).

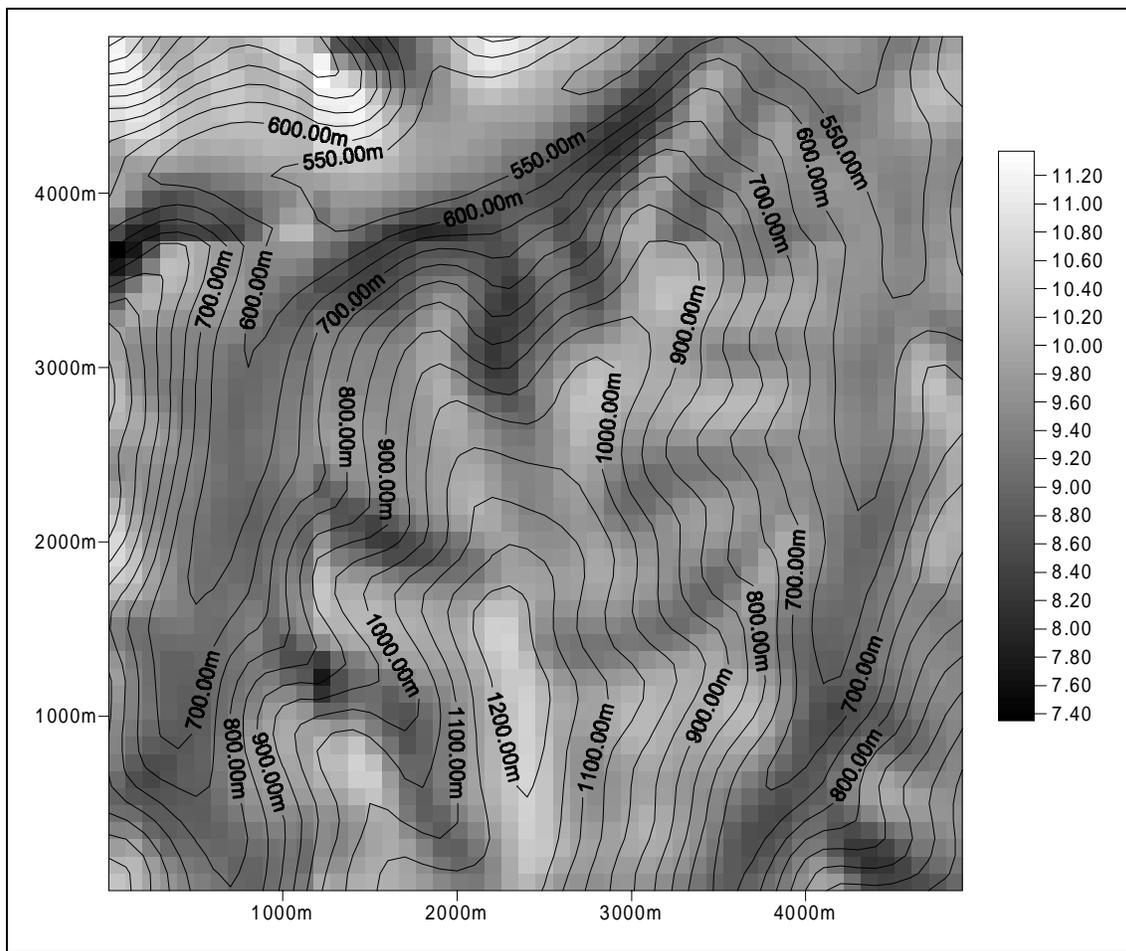


Figure 5.14 : "Schnepfenriedkopf" : cartographie de l'énergie solaire PAR en $\text{MJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ reçue au cours de la période végétative par chaque cellule et courbes hypsométriques.

5.2.7. Couplage avec le modèle de dynamique forestière

L'énergie solaire PAR reçue par une surface horizontale au cours de la période végétative, calculée par le modèle, est de l'ordre de $9.97 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Si on divise la valeur de l'énergie solaire PAR reçue par chaque cellule par cette valeur, on obtient une cartographie du paramètre AL_0 du modèle de dynamique forestière (revoir au besoin la définition de ce paramètre page 111). Pour les trois reliefs présentés, cette cartographie est sensiblement équivalente aux Figure 5.10, Figure 5.12 et Figure 5.14 où les valeurs sont divisées par 10. Le paramètre AL_0 devient un paramètre spatialisé. Si on utilise les valeurs qui définissent les conditions de régénération des trois espèces bouleau blanc, bouleau jaune et hêtre dans le Tableau 4.1 (page 118) comme valeurs de référence pour les trois types de tolérance vis-à-vis de l'ombrage, espèces intolérantes, intermédiaires et

tolérantes, les cellules qui ont une valeur de AL_0 supérieure à 0.99 (respectivement comprise entre 0.90 et 0.99, inférieure à 0.90) constituent une zone privilégiée pour la régénération d'espèces intolérantes (respectivement intermédiaires, tolérantes) à l'ombrage (Figure 5.15, Figure 5.16).

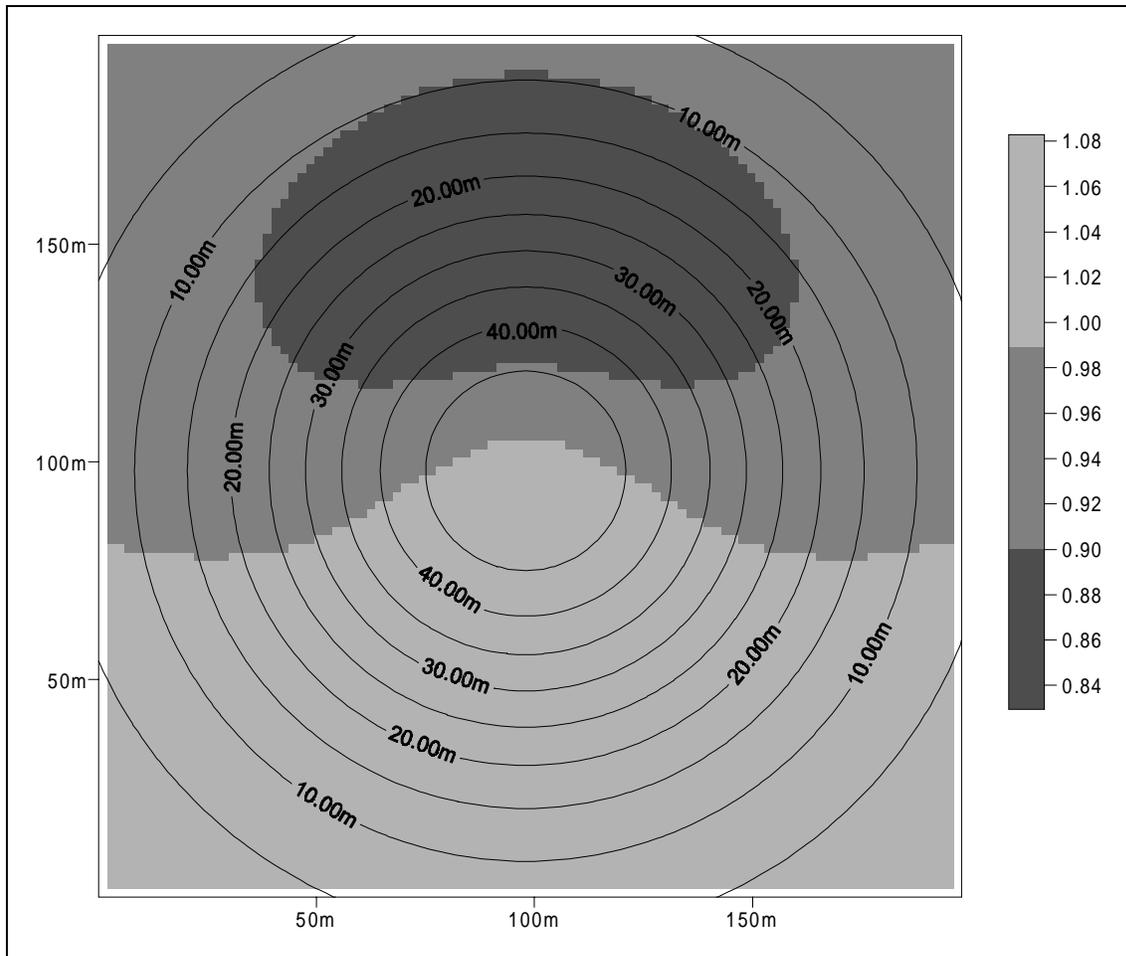


Figure 5.15 : Relief gaussien : cartographie du paramètre AL_0 seuillée, faisant apparaître trois zones privilégiées de régénération des espèces intolérantes à l'ombrage (gris clair), intermédiaires (gris intermédiaire) et tolérantes à l'ombrage (gris foncé).

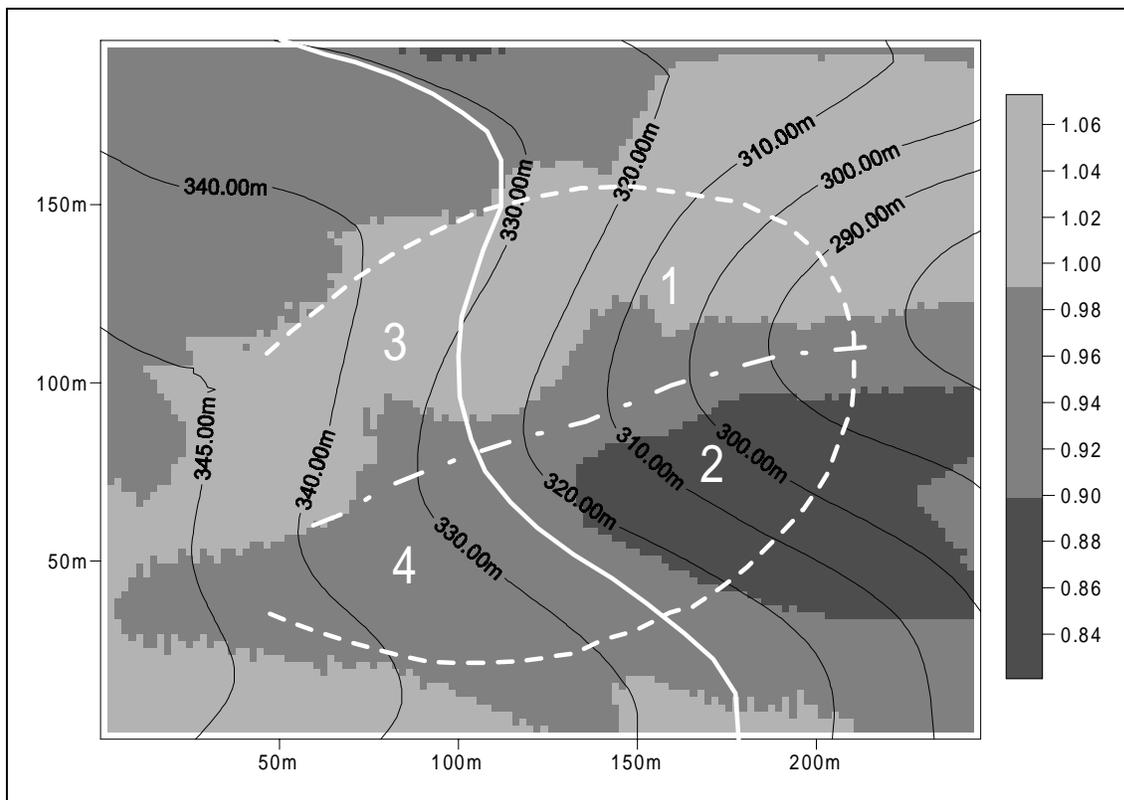


Figure 5.16: "Mummelskopf" : cartographie du paramètre AL_0 seuillée, faisant apparaître les zones privilégiées de régénération des espèces intolérantes à l'ombrage (gris clair), intermédiaires (gris intermédiaire) et tolérantes à l'ombrage (gris foncé). Une zone en chablis récent est représentée en trait pointillé blanc. La ligne de fond du vallon (trait mixte blanc) ainsi qu'un chemin (trait continu blanc) permettent de séparer 4 zones distinctes sur le terrain.

Un chablis important (3 hectares) a touché la zone d'intérêt de la forêt de "Mummelskopf" en 1990 (localisation approximative en pointillés sur la Figure 5.16). La présence d'un sentier traversant la zone et la ligne de fond de vallon nous permettent de séparer facilement quatre zones distinctes sur le terrain. Dans la zone 1, nous avons une quasi omniprésence de jeunes bouleaux avec quelques sureaux à grappe, alors que dans les zones 2, 3 et 4 nous avons une quasi omniprésence de jeunes hêtres avec aussi des sureaux à grappe, et quelques tilleuls à grandes feuilles, saules marceau, chênes et peupliers tremble (Figure 5.17). La cartographie de la Figure 5.16 explique dans une certaine mesure ce contraste observé : la zone 1 est en effet une zone privilégiée pour la présence d'une espèce intolérante à l'ombrage comme le bouleau par rapport aux zones 2 et 4 plus propices à l'installation d'une espèce plus tolérante à l'ombrage comme le hêtre. Cependant la zone 3 est occupée sur le terrain majoritairement par des hêtres alors

qu'elle connaît des conditions proches de celles de la zone 1 en matière d'ensoleillement. Les forestiers locaux, MM. Rose et Patzewitz, nous ont fourni une explication de l'absence de régénération de bouleaux dans la zone 3. Des pratiques sylvicoles en amont du sentier ont entraîné une présence importante de régénération de hêtres antérieure au chablis. Il y a donc eu succession autogénique en amont du sentier dans les zones 3 et 4 qui a profité au hêtre et succession allogénique en aval du sentier dans les zones 1 et 2 qui a profité au bouleau dans la zone 1 et au hêtre dans la zone 2.



Figure 5.17 : "Mummelskopf" : Photographie d'une partie du chablis avec en premier plan au soleil le versant sud-est à majorité de jeunes bouleaux (zone 1) et en second plan à l'ombre le versant nord-est à majorité de jeunes hêtres (zone 2) le 13 juillet 1999 vers midi.

5.2.8. Effets des nuages

De façon simplifiée, pour tenir compte de l'effet des nuages sur le rayonnement on peut introduire une fonction F qui vaut 1 s'il n'y a pas de nuage dans la direction du soleil et 0 s'il y a une couche nuageuse (très peu de lumière directe arrive au sol après la

traversée de nuages) et une fonction G qui vaut 1 s'il n'y a pas de nuage dans la direction du soleil et ξ ($0 \leq \xi < 1$) s'il y a une couche nuageuse. Les rayonnements direct et diffus instantanés reçus au point (i, j) sont alors :

$${}_{ij}D(\alpha, z) = F \cdot S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d}\right)^2 \cdot \tau^m \cdot \cos(z - s_{ij\alpha}) \quad (5.17)$$

$${}_{ij}d(z) = G \cdot S_0 \cdot \left(\frac{\bar{d}}{d}\right)^2 \cdot (0.271 - 0.294\tau^m) \cdot \cos z \quad (5.18)$$

L'intégration sur la période végétative nécessite la connaissance (ou la modélisation) de l'évolution temporelle des fonctions F et G . Nous n'avons pas retenu cette approche, mais cette rapide étude de l'influence des nuages montre que les résultats exposés précédemment dans le cas d'un ciel clair conduisent à une surestimation de la part du rayonnement direct dans le rayonnement global, et donc à une surestimation des effets de la topographie.

5.3. Modèle de bilan hydrologique – bilan hydrique spatialisé tenant compte de la topographie

5.3.1. Bilan hydrologique ⁹

Les principes qui vont être détaillés maintenant sont issus de concepts utilisés dans le cadre du modèle de simulation du régime hydrologique d'un bassin versant TOPMODEL et de sa version française TOPSIMPL. Ces deux modèles sont disponibles sous la forme de deux logiciels sur le réseau Internet

TOPMODEL : <http://es-sv1.lancs.ac.uk/es/research/hfdg/topmodel.html>

TOPSIMPL : <http://www.lthe.hmg.inpg.fr/hlsurf/index.html>

⁹ Ce travail a fait l'objet du stage d'Élodie Mehl, étudiante en Licence Géosciences à l'Université Louis Pasteur, que j'ai encadré en 1999.

accompagnés d'un manuel d'utilisation et de fichiers de données permettant leur utilisation immédiate. Pour plus de précisions concernant TOPMODEL, la publication de [Beven et al. \(1995\)](#) est conseillée.

5.3.1.1. Indice topographique

TOPMODEL emploie un Modèle Numérique de Terrain (MNT) du bassin versant. La première étape est le calcul d'un indice topographique ξ_i en chaque cellule i du MNT :

$$\xi_i = f(a_i, \tan \beta_i) \quad (5.19)$$

où a_i est l'aire de la surface drainée en amont vers la cellule i (encore appelée aire contributive), β_i est la pente locale en la cellule i vers une cellule en aval, la fonction f utilisée dépend de la loi utilisée pour relier la transmissivité T_z du sol à son déficit à saturation z . Dans TOPMODEL, c'est un profil de décroissance exponentielle qui est employé :

$$T_z = T_0 \cdot \exp(-z/m) \quad (5.20)$$

où T_0 est la valeur de la transmissivité à saturation (quand $z = 0$) et m un paramètre. L'expression de l'indice topographique ξ_i est alors :

$$\xi_i = \ln \left(\frac{a_i}{\tan \beta_i} \right) \quad (5.21)$$

mais d'autres lois peuvent être utilisées ([Ambroise et al., 1996](#)). Les cellules ont une valeur d'autant plus élevée de cet indice topographique qu'elles ont une grande valeur de l'aire contributive et une faible valeur de la pente locale. Le programme GRIDATB disponible sur le même site que TOPMODEL permet de calculer ces indices à partir d'un

MNT selon l'algorithme décrit dans [Quinn et al. \(1997\)](#). Nous avons utilisé le Modèle Numérique de Terrain fourni sur le site (Figure 5.18) qui est discret dans les directions x et y au pas de 20 m et représente environ 1000 m dans la direction x (ouest – est) et 1400 m dans la direction y (sud – nord). La distribution spatiale des valeurs de l'indice topographique obtenue est drapée sur le relief sur la Figure 5.18. Les cellules qui ont une valeur élevée de l'indice forment ce qui ressemble à un réseau hydrographique. L'indice est d'ailleurs souvent considéré comme une bonne estimation de la propension d'une cellule à être saturée en eau.

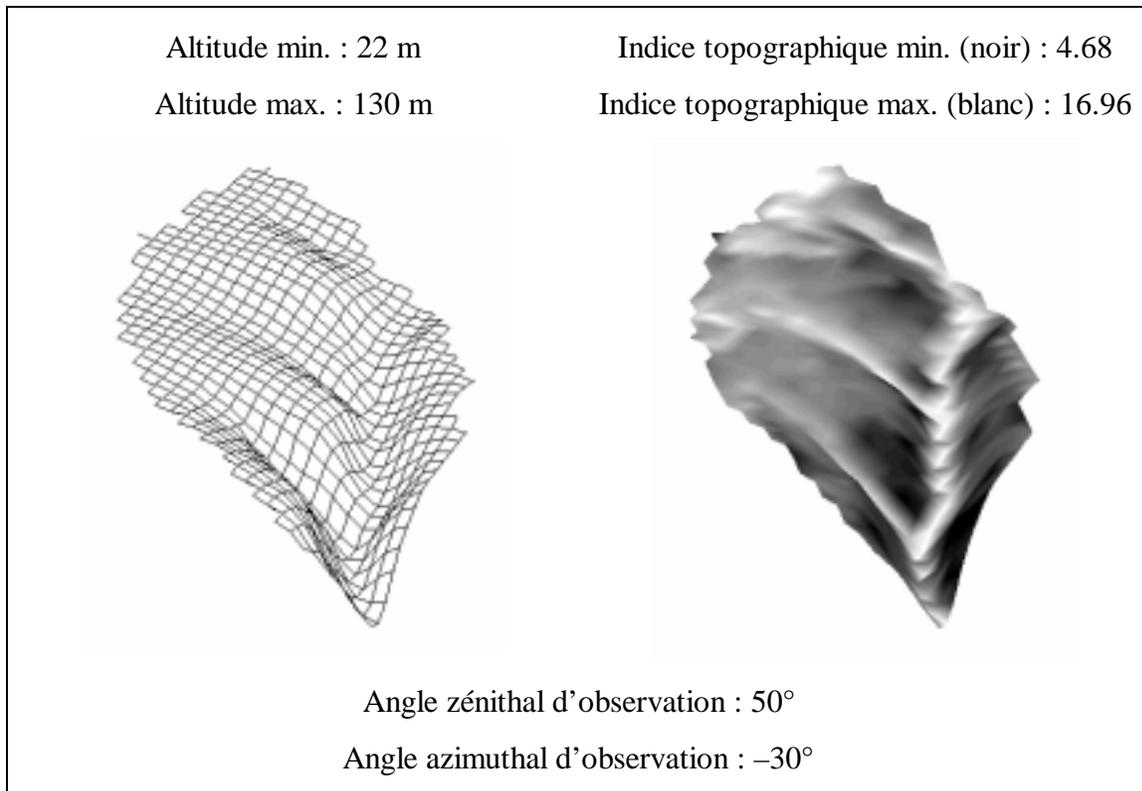


Figure 5.18 : Relief d'un bassin versant (à gauche) et carte des valeurs de l'indice topographique drapée sur le relief (à droite).

Nous allons maintenant décrire la manière dont sont modélisés les processus hydrologiques. Il s'agit essentiellement de remplissages, débordements et vidanges de trois réserves, les réserves utilisables par les végétaux, les réserves hypodermiques et les réserves hydrologiques.

5.3.1.2. Gestion des Réserves

5.3.1.2.1. Réserves utilisables par les végétaux

Une partie de l'eau qui se maintient dans les pores les plus étroits du sol par la force de capillarité alimente des réserves du sol qui sont utilisables par les végétaux pour leurs besoins en eau. La réserve utile du sol (RU en mm) est la différence entre deux taux d'humidité qui sont la capacité maximale de rétention (CR en mm) et la teneur en eau au point de flétrissement (PF en mm) :

$$RU = CR - PF \quad (5.22)$$

La capacité maximale de rétention du sol (ou capacité au champ) est la quantité d'eau maximale qui peut être retenue par la force de capillarité. La teneur en eau au point de flétrissement est la quantité d'eau minimale qui doit être présente dans le sol pour que la plante soit capable de s'alimenter.

Les réserves utilisables par les végétaux sont alimentées par les précipitations et vidées par évapotranspiration. Les précipitations P_t et les évapotranspirations potentielles ETP_t à chaque pas de temps t , supposées uniformes sur le bassin versant, sont données en fichier d'entrée du modèle.

Une des hypothèses simplificatrices utilisées dans TOPMODEL est de considérer que les étapes de remplissage et vidange des réserves se déroulent de façon séquentielle, remplissage d'abord, vidange ensuite. Soit srz_t la valeur de la réserve utilisable par les végétaux (en mm) au pas de temps t . Deux situations peuvent se présenter.

S'il n'y a pas de débordement du réservoir (Figure 5.19), c'est à dire si :

$$srz_{t-1} + P_t \leq RU \quad (5.23)$$

alors :

$$ETR_t = ETP_t \cdot \frac{srz_{t-1} + P_t}{RU} \quad (5.24)$$

$$srz_t = srz_{t-1} + P_t - ETR_t \quad (5.25)$$

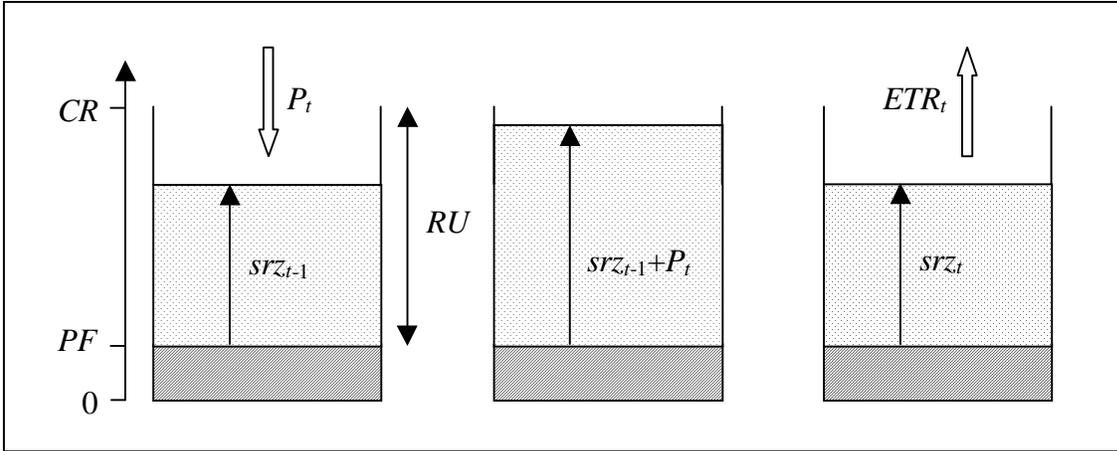


Figure 5.19 : Les réserves utilisables par les végétaux se remplissent par les précipitations puis se vident par évapotranspiration. Cas où il n'y a pas de débordement.

S'il y a débordement (Figure 5.20), c'est à dire si (5.23) n'est pas vérifiée, l'excès R_t alimente les réserves hypodermiques par percolation (voir paragraphe suivant) :

$$R_t = srz_{t-1} + P_t - RU \quad (5.26)$$

et

$$ETR_t = ETP_t \quad (5.27)$$

$$srz_t = RU - ETR_t \quad (5.28)$$

Il s'agit ici d'un bilan hydrique simplifié et non spatialisé puisqu'aucune information concernant la situation topographique des cellules n'est considérée. La recharge R_t des réserves hypodermiques est donc spatialement uniforme sur le bassin versant.

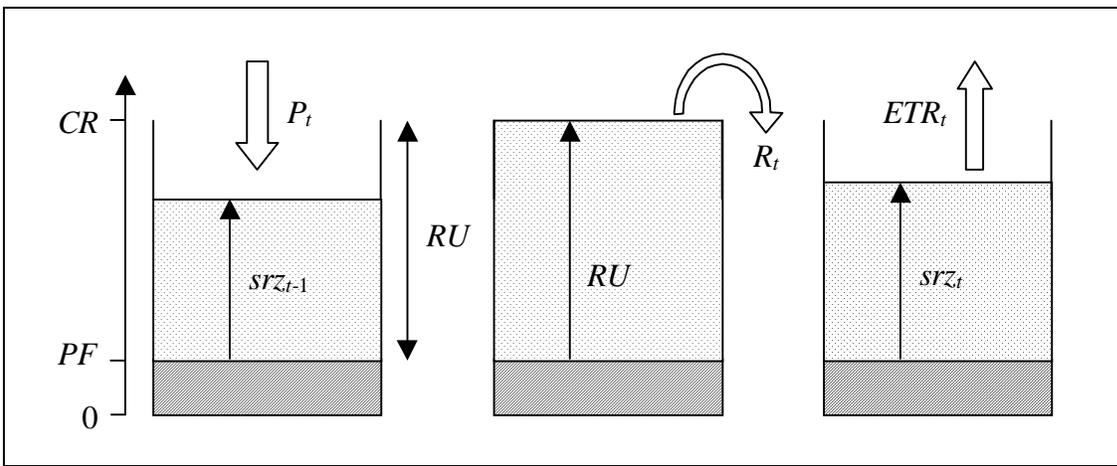


Figure 5.20 : Les réserves utilisables par les végétaux se remplissent par les précipitations, débordent et alimentent les réserves hypodermiques, puis se vident par évapotranspiration

5.3.1.2.2. Réserves hypodermiques

Une partie de l'eau qui s'infiltré sous l'effet de la force de gravité reste dans les parties les plus meubles du sol et alimente l'écoulement hypodermique sur les versants du bassin pendant et aussitôt après une averse.

Les réserves hypodermiques sont alimentées par les excès R_t des réserves utilisables par les végétaux et vidées sous forme de recharge verticale $q_{v,i,t}$ des réserves hydrologiques (voir paragraphe suivant). Soit $suz_{i,t}$ la valeur de la réserve hypodermique (en mm) de la cellule i au pas de temps t . La valeur $z_{i,t}$ du déficit à saturation du sol (en mm) fixe la taille du réservoir. $z_{i,t}$ est relié à la distance $d_{i,t}$ du sol au toit de la nappe phréatique (en mm) par l'expression :

$$z_{i,t} = \omega_e \cdot d_{i,t} \quad (5.29)$$

où ω_e est la porosité efficace du sol. ω_e est sans unité, a une valeur comprise entre 0 et 1, une valeur petite correspondant à un sol peu poreux et une valeur grande à un sol très poreux.

Si on suppose que la pente locale de la nappe phréatique est la même que la pente locale du relief en surface et que la recharge de la nappe est uniforme sur le bassin versant, la valeur $z_{i,t}$ du déficit à saturation du sol en la cellule i au pas de temps t est obtenue par (voir [Beven et al. \(1995\)](#) pour les détails) :

$$z_{i,t} = g(\xi_i, \bar{\xi}, \overline{z_{t-1}}) \quad (5.30)$$

où ξ_i est la valeur de l'indice topographique de la cellule i , $\bar{\xi}$ est la moyenne spatiale des ξ_i pour toutes les cellules i du bassin versant, $\overline{z_{t-1}}$ est la moyenne du déficit à saturation sur l'ensemble du bassin versant au pas de temps $t-1$ et représente le niveau moyen de la nappe phréatique, g est une fonction qui dépend de la loi utilisée pour relier la transmissivité T_z du sol à son déficit à saturation z . Dans TOPMODEL, c'est le profil de décroissance exponentielle (5.20) qui est employé de sorte que :

$$z_{i,t} = \overline{z_{t-1}} + \bar{\xi} - \xi_i \quad (5.31)$$

mais d'autres lois peuvent être utilisées ([Ambroise et al., 1996](#)). Selon la loi utilisée, l'écart, ou le rapport, entre le déficit à saturation du sol en la cellule i et la valeur moyenne du déficit à saturation du sol sur tout le bassin versant ne dépend pas du temps.

Plusieurs situations peuvent se présenter.

S'il n'y a pas de débordement du réservoir (Figure 5.21), c'est à dire si :

$$su_{z_{i,t-1}} + R_t \leq z_{i,t} \quad (5.32)$$

alors :

$$q_{v_{i,t}} = \min(T_{z_i}, suz_{i,t-1} + R_t) \quad (5.33)$$

(voir (5.20) pour l'expression de T_{z_i} utilisée dans TOPMODEL, et [Ambroise et al. \(1996\)](#) pour d'autres expressions utilisables)

$$suz_{i,t} = suz_{i,t-1} + R_t - q_{v_{i,t}} \quad (5.34)$$

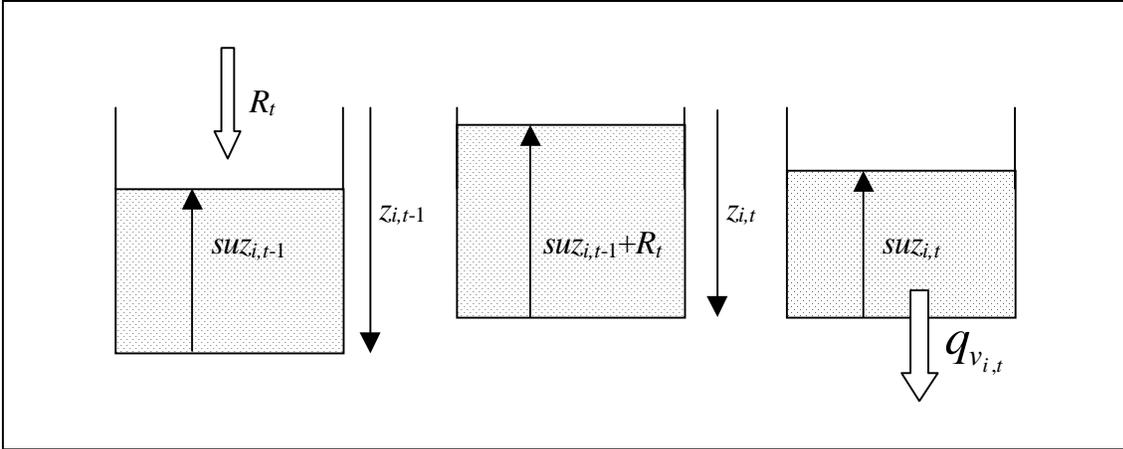


Figure 5.21 : Les réserves hypodermiques se remplissent par débordement des réserves utilisables par les végétaux puis se vident en rechargeant les réserves hydrologiques. Cas où il n'y a pas de débordement.

S'il y a débordement (Figure 5.22), c'est à dire si (5.32) n'est pas vérifiée, l'excès $e_{h_{i,t}}$ alimente l'écoulement hypodermique :

$$e_{h_{i,t}} = suz_{i,t-1} + R_t - z_{i,t} \quad (5.35)$$

et

$$q_{v_{i,t}} = \min(0, \min(T_{z_i}, z_{i,t})) \quad (5.36)$$

$$suz_{i,t} = \max(0, z_{i,t} - q_{v_{i,t}}) \quad (5.37)$$

Remarquons qu'il peut y avoir débordement même si la recharge R_t est nulle à condition que $z_{i,t}$ soit suffisamment petit, c'est à dire quand le niveau moyen de la nappe phréatique remonte. Si $z_{i,t} \leq 0$ (la cellule i est saturée en eau au pas de temps t), il n'y a plus de recharge de la nappe phréatique et les réserves hypodermiques se vident :

$$q_{v_{i,t}} = suz_{i,t} = 0 \quad (5.38)$$

Ce cas particulier explique le 0 et la deuxième fonction min dans (5.36) ainsi que le 0 et la fonction max dans (5.37).

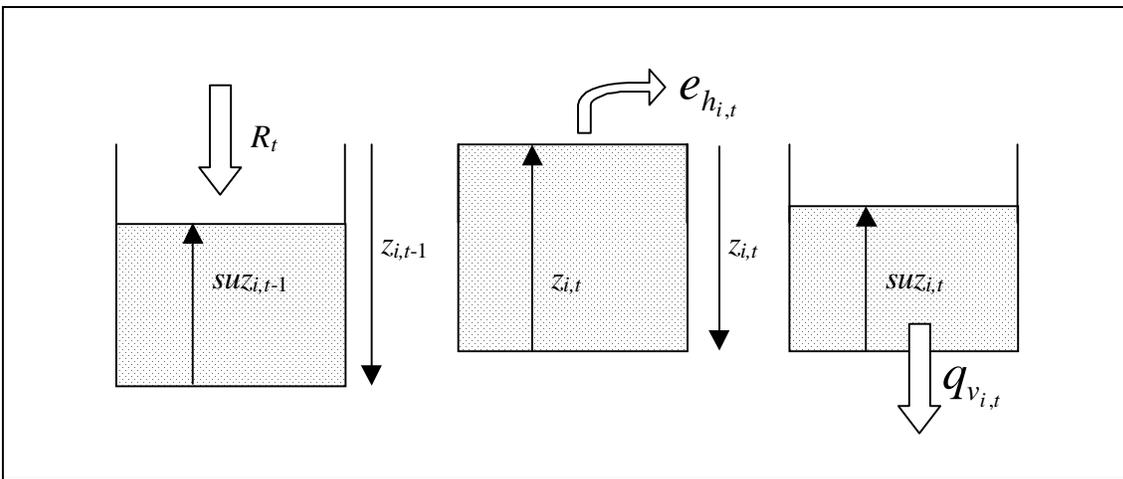


Figure 5.22 : Les réserves hypodermiques se remplissent par débordement des réserves utilisables par les végétaux, débordent et alimentent l'écoulement hypodermique, puis se vident en rechargeant les réserves hydrologiques.

5.3.1.2.3. Réserves hydrologiques

L'eau qui s'infiltré sous l'effet de la force de gravité finit par s'accumuler au contact des niveaux plus imperméables du sous-sol où elle alimente la nappe phréatique. Les eaux de cette nappe, ou réserves hydrologiques, alimentent l'écoulement retardé longtemps après les averses et aussi, tout au cours de l'année, l'écoulement permanent.

Les réserves hydrologiques sont alimentées par la recharge verticale $q_{v,i,t}$ provenant des réserves hypodermiques. Elles se vident par drainage des écoulement latéraux $q_{b,i,t}$ par les surfaces saturées où $z_{i,t} \leq 0$ (Figure 5.23). Si on suppose que la pente locale de la nappe phréatique est la même que la pente locale du relief en surface, alors :

$$q_{b,i,t} = T_{z_i} \cdot \tan \beta_i \quad (5.39)$$

(voir (5.20) pour l'expression de T_{z_i} utilisée dans TOPMODEL, et [Ambroise et al. \(1996\)](#) pour d'autres expressions utilisables)

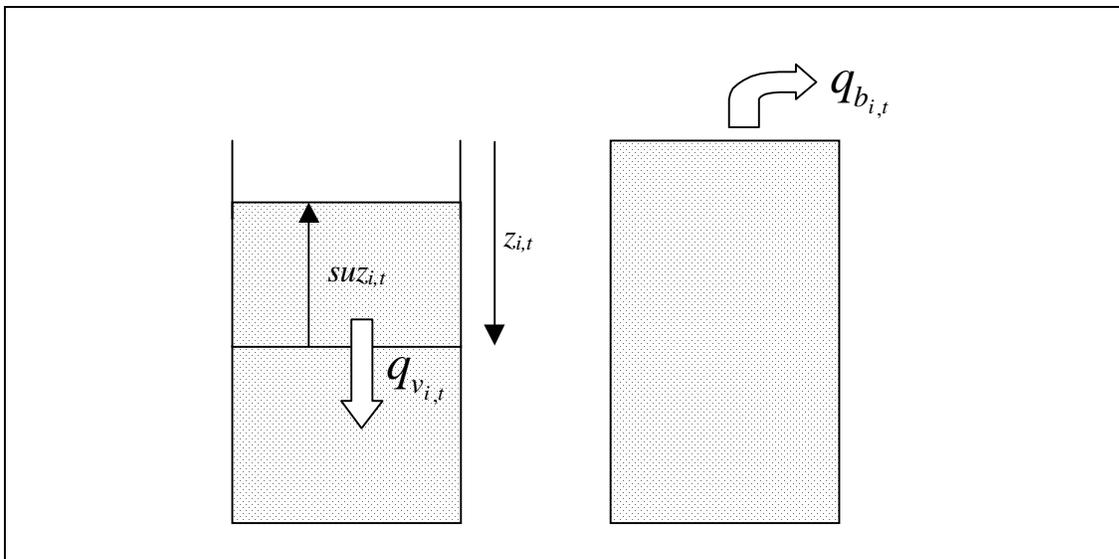


Figure 5.23 : Les réserves hydrologiques se remplissent par recharge verticale provenant des réserves hypodermiques des surfaces non saturées (cas de la cellule de gauche) et se vident par drainage des écoulements latéraux par les surfaces saturées (cas de la cellule de droite).

5.3.1.2.4. Bilan des réserves

La moyenne $\overline{e_{h_i}}$ des écoulements hypodermiques $e_{h_{i,t}}$ pour toutes les cellules i du bassin versant et la moyenne $\overline{q_{b_i}}$ des écoulements latéraux drainés $q_{b_{i,t}}$ pour toutes les cellules i du bassin versant qui atteignent l'exutoire et sortent du bassin versant au

pas de temps t sont calculées, soit en recherchant les isochrones du bassin versant à partir de sa taille et de la vitesse des écoulements, soit en utilisant une fonction de transfert. La moyenne $\overline{q_{v_i}}$ des recharges verticales de la nappe $q_{v_i,t}$ pour toutes les cellules i du bassin versant est l'unique apport au pas de temps t . La moyenne $\overline{z_t}$ du déficit à saturation sur l'ensemble du bassin versant au pas de temps t est alors calculée :

$$\overline{z_t} = \overline{z_{t-1}} + \overline{e_{h_i}} + \overline{q_{b_i}} - \overline{q_{v_i}} \quad (5.40)$$

Toutes les variables ont alors été mises à jour et on peut passer au pas de temps suivant.

Dans l'équation (5.30), nous voyons que les cellules ayant des indices topographiques proches ont des valeurs du déficit à saturation proches à chaque pas de temps, et par conséquent une contribution similaire dans les processus hydrologiques modélisés. L'indice topographique est donc aussi appelé indice de similarité hydrologique. Plus que la distribution spatiale des valeurs de cet indice, c'est donc son histogramme de distribution en un certain nombre de classes qui joue un rôle majeur.

L'indice i que nous avons utilisé pour les cellules du MNT tout au long des paragraphes précédents est en fait utilisé dans TOPMODEL pour représenter la $i^{\text{ème}}$ classe de cet histogramme. Les concepts que nous avons décrits restent évidemment les mêmes, et les équations aussi, mais pour calculer les moyennes spatiales $\overline{\xi}$, $\overline{e_{h_i}}$, $\overline{q_{b_i}}$, et $\overline{q_{v_i}}$ il faut apporter une correction tenant compte du poids de la classe i par rapport à l'ensemble des classes. Ainsi $\overline{q_{v_i}}$ devient la moyenne des recharges verticales de la nappe pondérées $q_{v_i,t} \cdot A_i$ pour toutes les classes i de l'histogramme, A_i étant la proportion des cellules du bassin versant qui ont un indice topographique situé dans la classe i (Figure 5.24).

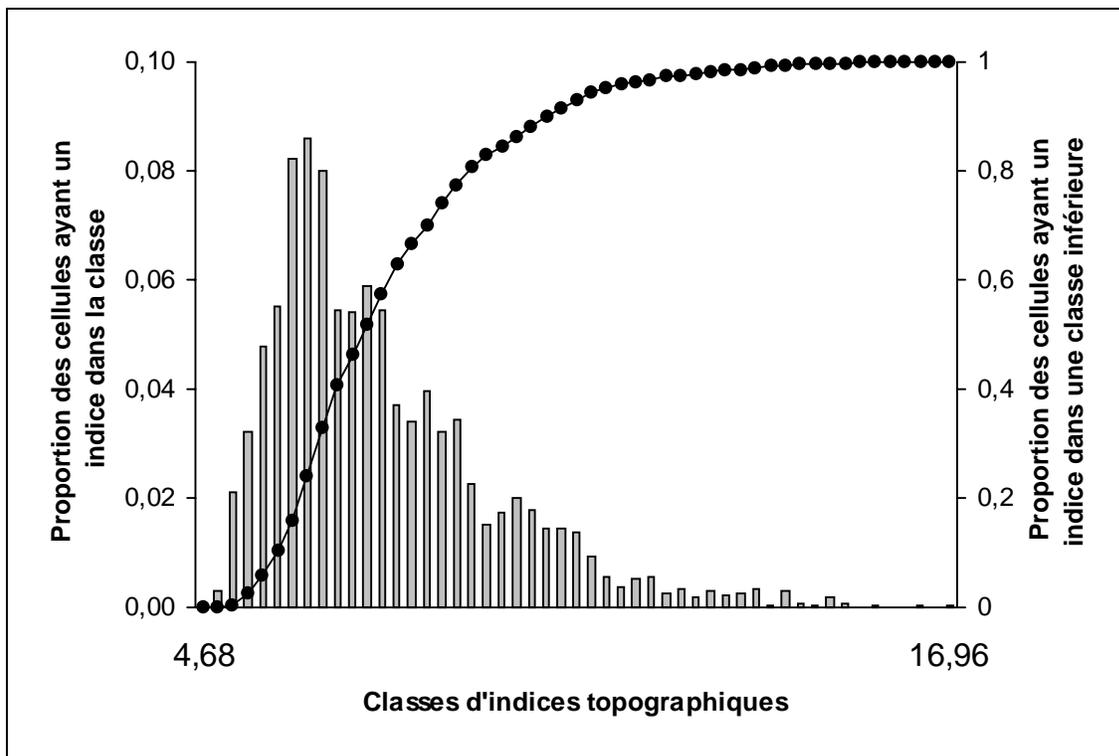


Figure 5.24 : Histogramme de distribution des valeurs de l'indice topographique pour les cellules du Modèle Numérique de Terrain de la Figure 5.18. L'histogramme cumulé peut être interprété comme la probabilité d'une classe à se saturer.

5.3.2. Bilan hydrique

Le modèle de simulation du régime hydrologique d'un bassin versant que nous venons de détailler inclut un bilan hydrique simplifié (la gestion des réserves utilisables par les végétaux, revoir au besoin le paragraphe 5.3.1.2.1) qui n'est pas spatialisé, puisque ce bilan est le même quelle que soit la cellule du Modèle Numérique de Terrain. En effet, les termes en entrée de ce bilan hydrique, précipitations P_t et évapotranspirations potentielles ETP_t à chaque pas de temps t , valeur de la réserve utile du sol RU , sont supposés uniformes sur le bassin versant.

Nous pouvons réfléchir à l'effet de la topographie sur chacun de ces termes pour voir dans quelle mesure une spatialisation de ce bilan hydrique est envisageable.

La topographie a un double effet sur les précipitations. Le premier est un effet trigonométrique local : à cause de la présence de vents dominants, la pluie tombe en

général de façon inclinée dans une direction privilégiée et n'est interceptée que par une partie du relief. Le second est un effet thermodynamique : l'air humide se refroidit et se condense avec l'altitude d'où une probabilité accrue de précipitations en altitude. L'effet de Foehn entraîne des différences de précipitations, à altitude équivalente, suivant la situation des versants vis-à-vis des vents dominants. L'air qui rencontre une barrière montagneuse se refroidit et se condense au cours de son élévation d'où une probabilité supérieure de précipitations sur le versant au vent par rapport au versant sous le vent (par exemple le versant lorrain du massif vosgien est plus arrosé que le versant alsacien à cause des vents dominants d'ouest) (Figure 5.25).

La topographie a également de multiples effets sur l'évapotranspiration potentielle. L'agronome français Turc a proposé la formule suivante pour estimer l'évapotranspiration potentielle mensuelle (*ETP* exprimée en mm) en fonction de la température moyenne de l'air sous abri au cours du mois (*T* exprimée en °C) et du rayonnement global arrivé au sol pendant le mois (*RG* exprimé en cal/cm²/jour, 1 cal = 4.184 J) :

$$ETP = \frac{0.4 \cdot T \cdot (50 + RG)}{T + 15} \quad (5.41)$$

Analysons quels sont les effets de la topographie sur le rayonnement global *RG* puis sur la température de l'air *T*.

Le modèle de calcul du rayonnement solaire spatialisé que nous avons développé au paragraphe 5.2 permet d'estimer le rayonnement global en tenant compte de la topographie.

Pour un gaz parfait à volume constant, la température est directement liée à la pression. L'air atmosphérique non saturé correspond assez bien à un gaz parfait, ce qui fait que sa température *T* subit une décroissance proportionnelle à la décroissance de pression donc d'altitude. Dans la basse couche atmosphérique, cette décroissance de température, appelée gradient adiabatique sec, est très proche de -1 °C pour une élévation en altitude de 100 m. Lorsque l'air est saturé, la condensation dégage de la chaleur qui réchauffe le milieu. La décroissance de la température sera alors inférieure, -0.6 °C en moyenne pour

une élévation en altitude de 100 m. A l'effet d'élévation en altitude s'ajoute l'effet de Foehn : lorsqu'il y a précipitation sur le versant au vent dominant, l'air qui descend sur le versant sous le vent est plus sec et subit un gradient de température plus grand qu'à la montée, ce qui entraîne des températures de l'air plus élevées de ce côté (Figure 5.25).

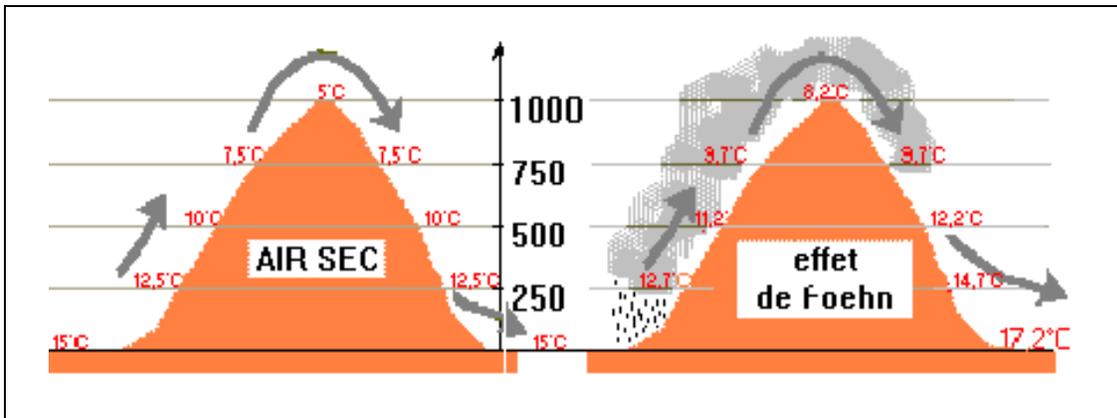


Figure 5.25 : L'effet de Foehn entraîne des précipitations accrues sur le versant au vent et une température de l'air supérieure sur le versant sous le vent.

Enfin, étudions les effets de la topographie sur la valeur de la réserve utile RU d'un sol. Comme nous l'avons vu au paragraphe 5.3.1.2.1 (équation (5.22)), cette valeur dépend de deux taux : la teneur en eau au point de flétrissement PF et la capacité maximale de rétention CR du sol en question. PF et CR sont étroitement dépendants de la porosité du sol, donc de la géologie plus que de la topographie, mais aussi de la quantité de matière organique présente dans le sol (PF dépend aussi de la nature de la couverture végétale). La matière organique a en effet une masse volumique faible et contient beaucoup d'eau. Or la topographie a deux effets distincts sur la quantité de matière organique du sol. Le premier concerne le phénomène d'érosion : la matière organique est transportée du haut vers le bas des pentes, les bas de pentes bénéficiant d'un apport de matière organique ont donc plus de réserves utiles que les hauts de pentes. Le second concerne le phénomène d'altération : la matière organique s'altère sur place plus ou moins vite en fonction de la température, donc de l'altitude, les zones en hauteur accumulant de la matière organique ont donc plus de réserves utiles que les zones du bas. Ces deux effets sont donc inverses, l'un dominant l'autre suivant que les conditions locales rendent l'érosion ou l'altération plus importante.

Au niveau d'un bassin versant, quels sont, parmi tous les effets qui viennent d'être décrits, ceux qu'il faut retenir ? La réponse à cette question dépend évidemment du bassin versant en question, en particulier de sa taille et de son relief. Dans la plupart des cas, les effets dus aux vents dominants pourront être négligés. Compte tenu des effets inverses des phénomènes d'érosion et d'altération et si le support géologique du bassin versant est uniforme, une valeur uniforme de la réserve utile du sol est une approximation raisonnable. Pour un bassin versant au relief très marqué ou bien si des différences d'exposition existent, il faut considérer l'influence des différences de rayonnement global sur l'évapotranspiration. Pour un bassin versant ayant une grande amplitude d'altitudes, considérer un gradient positif des précipitations et un gradient négatif des températures en fonction de l'altitude semble d'autant plus nécessaire que dans le bilan hydrique ces deux gradients opposés s'ajoutent et donnent des situations plus chaudes et sèches en bas, avec risque de stress hydrique, et des situations plus fraîches et humides en haut, sans risque de stress hydrique. Il est bon de noter cependant que si le gradient négatif des températures en fonction de l'altitude est généralement reconnu et employé avec des valeurs du même ordre de grandeur (de -0.4 °C à -1 °C pour 100 m), il n'en est pas de même pour le gradient positif des précipitations en fonction de l'altitude qui semble très dépendant des conditions locales (un tel gradient de $+35,89$ mm pour 100 m employé dans le modèle JABOWA-I pour transformer les données enregistrées dans une station météorologique aux conditions du site d'étude a d'ailleurs été abandonné dans le modèle JABOWA-II, voir [Botkin \(1993\)](#) p. 53).

5.3.3. Couplage avec le modèle de dynamique forestière

Nous avons vu au paragraphe 3.3.4.2.3 (page 70 et suivante) que le modèle JABOWA-II tient compte de l'eau sous la forme de deux facteurs limitants la croissance des arbres, les facteurs WiF_i ("Wilt Factor", facteur de flétrissement) et WeF_i ("Wetness Factor", facteur d'humidité). Ces facteurs dépendent de l'espèce i , mais ils sont les mêmes pour tous les individus au sein d'une même espèce. Le développement du modèle de bilan hydrologique – bilan hydrique spatialisé qui vient d'être détaillé a pour objectif de spatialiser ces facteurs en les rendant dépendant de la topographie.

Le facteur WiF_i concerne l'action limitante du manque d'eau sur la croissance et dépend de la variable $WILT$ qui est fonction des valeurs de l'évapotranspiration réelle et de l'évapotranspiration potentielle (équation (3.12) page 71). Dans une perspective de spatialisation en fonction de la topographie, l'équation (5.41) peut être utilisée pour avoir une valeur de l'évapotranspiration potentielle spatialisée. Les principes décrits dans le paragraphe 5.3.1.2.1 consacré à la gestion des réserves utilisables par les végétaux permettent alors d'obtenir une estimation de la valeur de l'évapotranspiration réelle spatialisée (équation (5.24) page 158 ou (5.27) page 158). Nous obtenons finalement une valeur spatialisée du paramètre $WILT$ du modèle JABOWA-II et du même coup du facteur limitant WiF_i .

Le facteur WeF_i concerne l'action limitante de l'excès d'eau sur la croissance et dépend du paramètre DT , distance du sol à la nappe phréatique. Les principes décrits dans l'ensemble du paragraphe 5.3.1 permettent d'obtenir une valeur spatialisée de ce paramètre à partir de l'équation (5.29) (page 159) et des valeurs spatialisées de la variable $z_{i,t}$ décrivant le déficit à saturation dans la cellule i au pas de temps t (équation (5.30) page 160). Nous obtenons finalement une valeur spatialisée du paramètre DT du modèle JABOWA-II et du même coup du facteur limitant WeF_i .

Notons que nous obtenons par les méthodes décrites ci-dessus des valeurs spatialisées différentes à chaque pas de temps du modèle de bilan hydrique – bilan hydrologique. Ce pas de temps de l'ordre de l'heure est très petit comparé au pas de temps du modèle de dynamique forestière qui est d'une année. Il convient donc d'intégrer dans le temps les valeurs spatialisées obtenues dans le modèle de bilan hydrique – bilan hydrologique pour qu'elles soient utilisables dans le modèle de dynamique forestière. Une intégration classique de type moyenne temporelle peut être utilisée. Une intégration plus subtile donnerait par exemple un poids supérieur à des périodes de manque (ou d'excès) d'eau successives.

Bien que les bases du couplage entre le modèle de bilan hydrique – bilan hydrologique tenant compte de la topographie et le modèle de simulation de la dynamique forestière

spatialisé viennent d'être détaillées, le couplage effectif n'a pas été réalisé. En effet, il nous paraît indispensable de réaliser ce couplage dans le cadre de l'étude d'un site (bassin versant) particulier, pour lequel un grand nombre de données sont disponibles. Contrairement au calcul du rayonnement solaire pour lequel la topographie semble être le facteur essentiel, le calcul du bilan hydrologique d'un bassin versant fait intervenir d'autres facteurs importants. Ces facteurs, qu'ils soient géologiques (porosité du sol), climatologiques (vents dominants, distribution spatiale des précipitations), mécaniques (importance du phénomène d'érosion) ou hydrologiques (loi reliant la transmissivité du sol à son déficit à saturation) sont très ancrés au niveau local, de sorte que deux bassins versants ayant un relief similaire peuvent avoir un comportement hydrologique très différents si ces facteurs sont différents. C'est d'ailleurs à ce résultat que parviennent [Ambroise et al. \(1996\)](#) en considérant trois lois différentes reliant la transmissivité du sol à son déficit à saturation pour un même bassin versant : en certains endroits, les valeurs spatialisées du déficit à saturation varient du simple au triple suivant que l'une ou l'autre des lois est utilisée.

5.4. Effets de la résolution du Modèle Numérique de Terrain

Dans les deux modèles que nous venons de présenter intervient la valeur de la pente locale en un point (cellule) du Modèle Numérique de Terrain. Nous avons vu (équation (5.8) page 140) que la pente $s_{ij\alpha}$ en un point (i, j) dans la direction α est en fait une fonction de la résolution x du MNT. Physiquement, il s'agit donc plutôt de la valeur de l'intégrale $S_{ij\alpha}$ de cette fonction qui a un sens puisqu'elle reflète l'effet de la topographie à toutes les échelles :

$$S_{ij\alpha} = \lim_{X \rightarrow +\infty} \left(\frac{1}{X} \cdot \int_{x=0}^X s_{ij\alpha}(x) \cdot dx \right) \quad (5.42)$$

Ce nouveau calcul est valable si on suppose que le processus qui nous intéresse fait intervenir l'ensemble des échelles spatiales avec le même poids. Si on sait que tel n'est

pas le cas et si on connaît la fonction $p(x)$ qui décrit à quelles échelles spatiales intervient le processus qui nous intéresse, le calcul à effectuer est le suivant :

$$S_{ij\alpha} = \lim_{X \rightarrow +\infty} \left(\frac{1}{X} \cdot \int_{x=0}^X s_{ij\alpha}(x) \cdot p(x) \cdot dx \right) \quad (5.43)$$

Ainsi, si on sait par exemple que ce processus ne concerne que les échelles spatiales dans un certain intervalle $[x_{\min}, x_{\max}]$, c'est à dire que les échelles spatiales en-deçà de x_{\min} sont trop fines et les échelles spatiales au-delà de x_{\max} sont trop grossières pour être considérées, et que les échelles au sein de l'intervalle interviennent avec le même poids, la fonction $p(x)$ est une fonction porte et :

$$S_{ij\alpha} = \frac{1}{x_{\max} - x_{\min}} \cdot \int_{x=x_{\min}}^{x_{\max}} s_{ij\alpha}(x) \cdot dx \quad (5.44)$$

En général, bien sûr, on ne dispose que d'un MNT à une résolution x_0 donnée. L'approximation $S_{ij\alpha} = s_{ij\alpha}(x_0)$ est alors valable seulement si on fait l'hypothèse que le processus qui nous intéresse ne fait intervenir que la seule échelle spatiale x_0 , c'est à dire $x_{\min} = x_{\max} = x_0$, ou bien seulement les échelles inférieures à x_0 , c'est à dire $x_{\min} = 0$ et $x_{\max} = x_0$ en supposant en outre que les différences d'élévation sont nulles (ou se compensent) au sein d'une même cellule, comme dans le cas d'un relief en marches d'escalier. De telles hypothèses sont évidemment très fortes.

5.5. Conclusion

L'introduction du relief, d'un modèle de calcul du rayonnement solaire et d'un modèle de calcul des bilans hydrique - hydrologique spatialisés tenant compte de ce relief, rend possible la simulation de la dynamique forestière au niveau d'un paysage. Les perspectives de spatialisation de plusieurs paramètres importants des modèles par trouée, le rayonnement solaire incident au-dessus de la canopée, la température, les

précipitations, la réserve utile du sol et la distance au toit de la nappe phréatique, ont en effet été envisagés. Les potentialités de ce genre de modèles sont très grandes parce que l'introduction du relief rend l'espace modélisé hétérogène et entraîne une grande diversité de conditions environnementales auxquelles les différentes espèces seront plus ou moins bien adaptées. Un tel modèle pose évidemment des problèmes de paramétrisation et de validation toujours plus grands, voire insolubles, sauf dans le cadre de l'étude d'un site particulier pour lequel de nombreuses données seraient disponibles : indépendamment du relief, le comportement hydrologique d'un bassin versant dépend en effet de facteurs géologiques, climatologiques, mécaniques et hydrologiques qui devront être considérés ou pas selon le bassin étudié.

6. Sensibilité et validation des modèles

6.1. Introduction

Une fois les modèles construits, il est important de tester leur sensibilité aux conditions initiales, aux valeurs des paramètres et aux conditions aux limites pour les modèles spatialisés. Il s'agit ensuite de savoir dans quelle mesure de tels modèles sont réellement validables. Les échelles de temps utilisées pour simuler la dynamique (plusieurs centaines d'années) rendent en pratique impossible la comparaison effective des résultats des modèles avec des données de terrain. Dans la mesure où les modèles individuels spatialisés construits s'appuient sur une description locale des interactions entre individus voisins, l'idée la plus forte de validation est d'observer l'émergence de propriétés caractéristiques du peuplement à différentes échelles spatiales plus globales. Si ces propriétés sont en accord avec une connaissance établie dans la communauté écologiste, cela constitue un test de validation satisfaisant.

6.2. Sensibilité des modèles

6.2.1. Sensibilité aux conditions initiales

6.2.1.1. Systèmes chaotiques

Le test de sensibilité d'un modèle aux conditions initiales revêt une importance particulière depuis la prise de conscience du comportement chaotique de beaucoup de systèmes dynamiques. La principale caractéristique des systèmes chaotiques est en effet l'extrême sensibilité aux conditions initiales : des différences infimes dans les conditions initiales conduisent rapidement à des trajectoires très différentes (May, 1991 ; Crilly, 1991).

Lorsqu'un modèle exhibe un comportement chaotique, cela signifie que la dynamique de ce modèle dépend dramatiquement de la valeur des conditions initiales. Comme il est impossible de connaître exactement les conditions initiales d'un système réel, il est du

même coup impossible d'utiliser le modèle dans un but de prévision de la dynamique d'un système réel.

6.2.1.2. Sensibilité des modèles logistiques

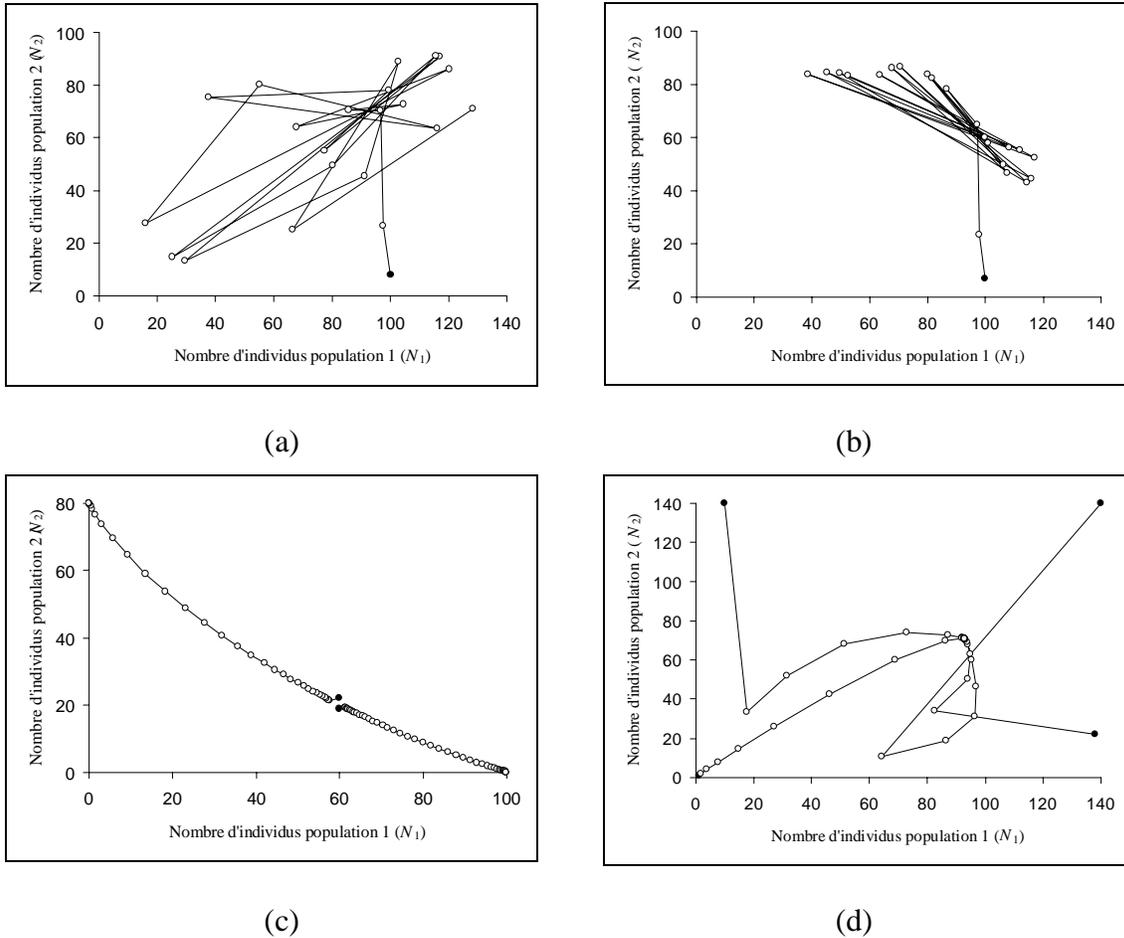


Figure 6.1 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par les équations couplées (2.9) et (2.10) représentée dans l'espace des phases. Les interactions sont de type compétition intraspécifique et compétition interspécifique. Paramètres du modèle :

(a) $N_1(0) = 100$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 3$; $a = 0.1$; $N_2(0) = 7$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 3$; $\beta = 0.1$

(b) $N_1(0) = 100$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 3$; $a = 0.1$; $N_2(0) = 8$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 3$; $\beta = 0.1$

(c) $N_1(0) = 60$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 1$; $a = 2$; $N_2(0) = 22$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 1$; $\beta = 1$

$N_1(0) = 60$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 1$; $a = 2$; $N_2(0) = 19$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 1$; $\beta = 1$

(d) $N_1(0) = 1$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 1$; $a = 0.1$; $N_2(0) = 1$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 1$; $\beta = 0.1$

$N_1(0) = 10$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 1$; $a = 0.1$; $N_2(0) = 140$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 1$; $\beta = 0.1$

$N_1(0) = 140$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 1$; $a = 0.1$; $N_2(0) = 140$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 1$; $\beta = 0.1$

$N_1(0) = 138$; $K_1 = 100$; $r_{m_1} = 1$; $a = 0.1$; $N_2(0) = 22$; $K_2 = 80$; $r_{m_2} = 1$; $\beta = 0.1$

Les modèles logistiques présentés au paragraphe 2.2 (page 23 et suivantes) sont un bon exemple de systèmes simples qui ont un comportement complexe (revoir la Figure 2.1, page 27). Il s'agit pourtant de systèmes déterministes, c'est à dire que la connaissance du système à un instant donné détermine entièrement le système à l'instant suivant.

Ainsi, le système d'équations différentielles couplées (2.9) et (2.10) (page 28) conduit à un comportement chaotique dès que les valeurs maximales r_{m_1} et r_{m_2} des taux de croissance des populations 1 et 2 sont grandes. Deux situations initiales très proches conduisent alors à deux trajectoires représentées dans l'espace des variables (N_1, N_2) (appelé aussi espace des phases) très différentes (Figure 6.1 (a) et (b)). Ce comportement se produit aussi pour des valeurs de r_{m_1} et r_{m_2} plus petites quand $K_1 > K_2/\beta$ et $K_2 > K_1/\alpha$ (revoir la Figure 2.3 (c) page 30) (Figure 6.1 (c)). Dans les autres cas, le système est au contraire très stable et des situations initiales très différentes conduisent rapidement à un même état d'équilibre (Figure 6.1 (d)).

6.2.1.3. Sensibilité des modèles markoviens

Analysons maintenant le cas des modèles matriciels présentés au paragraphe 2.3 (page 38 et suivantes). Appelons P la matrice de transition. Choisissons-la de taille $r \times r$. Dans le cas d'un modèle markovien homogène (paragraphe 2.3.1 page 38 et suivantes), les éléments de la matrice P vérifient l'équation (2.19) (page 39). Si P est une matrice de Leslie (paragraphe 2.3.3 page 43 et suivantes), elle a une forme donnée en (2.24) (page 44).

Supposons que P est diagonalisable (c'est à dire que les vecteurs propres de P sont linéairement indépendants). Alors P peut s'écrire :

$$P = A \cdot D \cdot A^{-1} \quad (6.1)$$

où A est la matrice formée par les r vecteurs propres a de P et D une matrice diagonale dont les éléments diagonaux sont les r valeurs propres λ de P .

Nous savons que la dynamique de ces systèmes matriciels revient au calcul des puissances successives de la matrice P . Or :

$$P^n = (A \cdot D \cdot A^{-1}) \cdot (A \cdot D \cdot A^{-1}) \cdot \dots \cdot (A \cdot D \cdot A^{-1}) = A \cdot D^n \cdot A^{-1} \quad (6.2)$$

de sorte que l'équation (2.21) (page 39) s'écrit :

$$V_n = A \cdot \begin{bmatrix} \lambda_1^n & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^n & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_r^n \end{bmatrix} \cdot A^{-1} \cdot V_0 \quad (6.3)$$

Notons :

$$A^{-1} \cdot V_0 = \begin{bmatrix} c_1 \\ c_2 \\ \vdots \\ c_r \end{bmatrix} \quad (6.4)$$

L'équation (6.3) devient :

$$V_n = c_1 \cdot \lambda_1^n \cdot a_1 + c_2 \cdot \lambda_2^n \cdot a_2 + \dots + c_r \cdot \lambda_r^n \cdot a_r \quad (6.5)$$

Si on suppose maintenant que λ_1 est une valeur propre strictement dominante, c'est à dire que :

$$|\lambda_1| > |\lambda_i| \text{ pour } i = 2, 3, \dots, r \quad (6.6)$$

alors :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^n = 0 \text{ pour } i = 2, 3, \dots, r \quad (6.7)$$

Donc pour de grandes valeurs de n , on peut écrire :

$$V_n \approx c_1 \cdot \lambda_1^n \cdot a_1 \quad (6.8)$$

et :

$$V_{n+1} \approx \lambda_1 \cdot V_n \quad (6.9)$$

Comme les éléments des V_n sont des réels positifs, il faut en outre supposer que λ_1 est une valeur propre réelle et positive.

Nous voyons alors que la dynamique des systèmes matriciels dépend de la valeur propre strictement dominante réelle et positive (si elle existe). En effet, si $\lambda_1 < 1$, les valeurs des éléments des vecteurs V_n successifs tendent vers 0 ; si $\lambda_1 = 1$, les valeurs des éléments des vecteurs V_n successifs se stabilisent ; si $\lambda_1 > 1$, les valeurs des éléments des vecteurs V_n successifs augmentent de façon exponentielle, mais les rapports entre les éléments d'un même vecteur V_n se stabilisent.

D'après le théorème de Perron-Frobenius, l'existence d'une valeur propre strictement dominante réelle et positive est assurée dès que la matrice P est irréductible et primitive, ce qui est le cas en général.

Dans le cas d'un modèle markovien homogène, on peut alors montrer que l'équation (2.19) (page 39) implique que la valeur propre $\lambda_1 = 1$ est la valeur propre recherchée et que le système évolue donc nécessairement vers un état stable non nul complètement indépendant de l'état initial (revoir la Figure 2.12 page 40).

Les valeurs d'équilibre sont d'ailleurs les éléments du vecteur propre a_1 associé à la valeur propre $\lambda_1 = 1$ puisqu'un tel vecteur vérifie :

$$P \cdot V = V \quad (6.10)$$

et que cette équation est équivalente à l'équation (2.22) (page 41).

Si P est une matrice de Leslie, elle a une forme particulière donnée en (2.24) (page 44) qui implique que la valeur propre recherchée est la plus grande des r racines du polynôme caractéristique de degré r en λ suivant :

$$\begin{aligned} \det(P - \lambda \cdot I) = & \lambda^r - s_1 \cdot f_1 \cdot \lambda^{r-1} - s_1 \cdot s_2 \cdot f_2 \cdot \lambda^{r-2} - \dots \\ & - s_1 \cdot s_2 \cdot \dots \cdot s_i \cdot f_i \cdot \lambda^{r-i} - \dots - s_1 \cdot s_2 \cdot \dots \cdot s_r \cdot f_r \end{aligned} \quad (6.11)$$

La matrice P suivante vérifie à la fois (2.19) et (2.24) et constitue donc un exemple de matrice de transition dans un modèle markovien homogène ou de matrice de Leslie :

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (6.12)$$

En revanche, elle n'est pas primitive puisqu'elle vérifie :

$$P^6 = P \quad (6.13)$$

Le théorème de Perron-Frobenius ne s'applique pas et on obtient alors un système avec un comportement périodique (Figure 6.2) et les valeurs successives obtenues dépendent des conditions initiales.

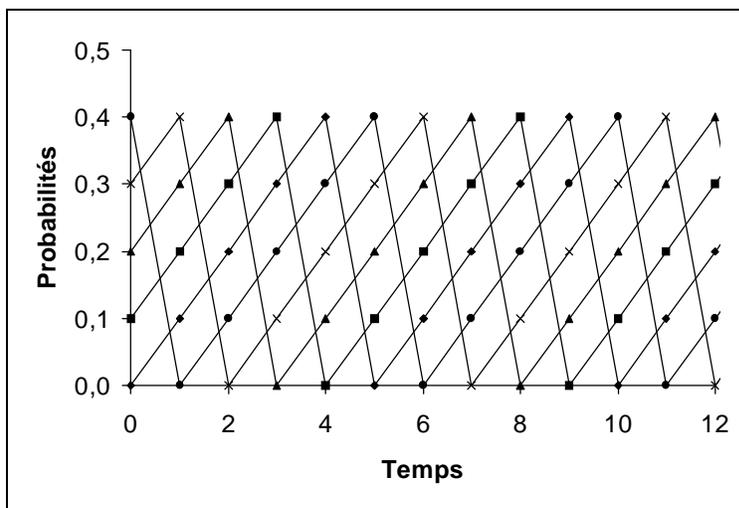


Figure 6.2 : Dynamique d'un modèle markovien modélisée par l'équation (2.21) avec la matrice de transition de l'équation (6.12).

6.2.1.4. Sensibilité du réseau d'automates cellulaires

Dans des conditions normales d'utilisation, nous constatons que le modèle est stable puisqu'il évolue vers la même position d'équilibre à partir de situations initiales très différentes (Figure 6.3).

Quatre situations initiales différentes ont été générées. La première correspond à une situation initiale de coupe : les surfaces terrières initiales des deux espèces sont nulles. Les trois autres situations ont été générées aléatoirement : on remarque dans ce cas que les situations initiales sont très instables et conduisent à une baisse rapide des surfaces terrières des deux espèces au cours des premiers pas de temps. Les situations initiales aléatoires conduisent en effet à des cas qui ne sont pas réalistes, par exemple un bouleau se trouvant sous un hêtre, ou deux gros individus très proches, et qui sont rapidement éliminés par le système.

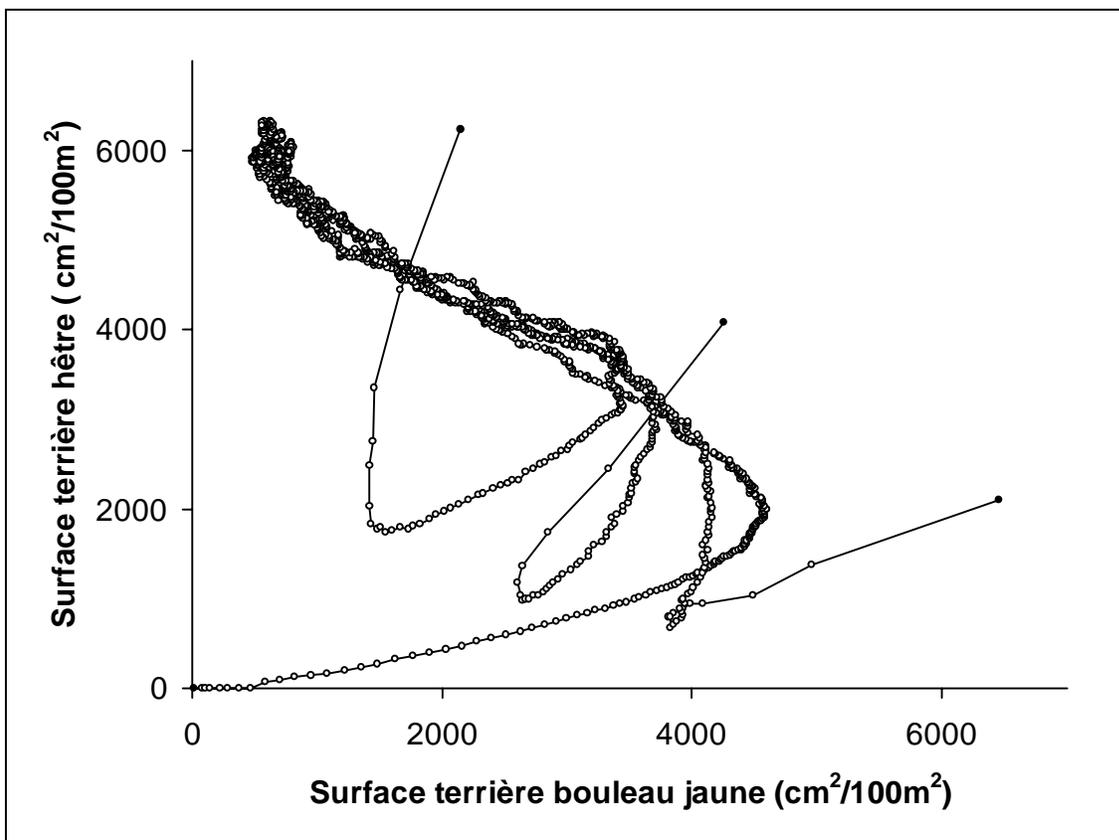


Figure 6.3 : Evolution des surfaces terrières du bouleau jaune et du hêtre pendant 500 ans (chaque point correspond à une année) simulée avec le réseau d'automates cellulaires à partir de quatre situations initiales différentes. Dans les quatre cas, la trajectoire évolue vers la même zone d'équilibre.

Une des trois situations initiales aléatoires correspond à un point de départ qui se situe assez près de l'équilibre en ce qui concerne les valeurs numériques des surfaces terrières. Cependant, il n'y a pas convergence directe vers l'état d'équilibre, mais d'abord une baisse brutale des deux surfaces terrières (le système élimine les "cas" évoqués plus haut), puis augmentation des deux surfaces terrières (les individus qui subsistent croissent, des individus naissent pour remplacer ceux qui ont été éliminés), puis chute de celle du bouleau jaune qui ne régénère plus suffisamment alors que celle du hêtre continue sa hausse jusqu'au point d'équilibre. Cette rapide explication permet de comprendre la forme en γ de la courbe obtenue sur la Figure 6.3. Le point d'équilibre se situe près du point de départ, mais le système d'équilibre et le système initial n'ont pas du tout la même structure (Figure 6.4)

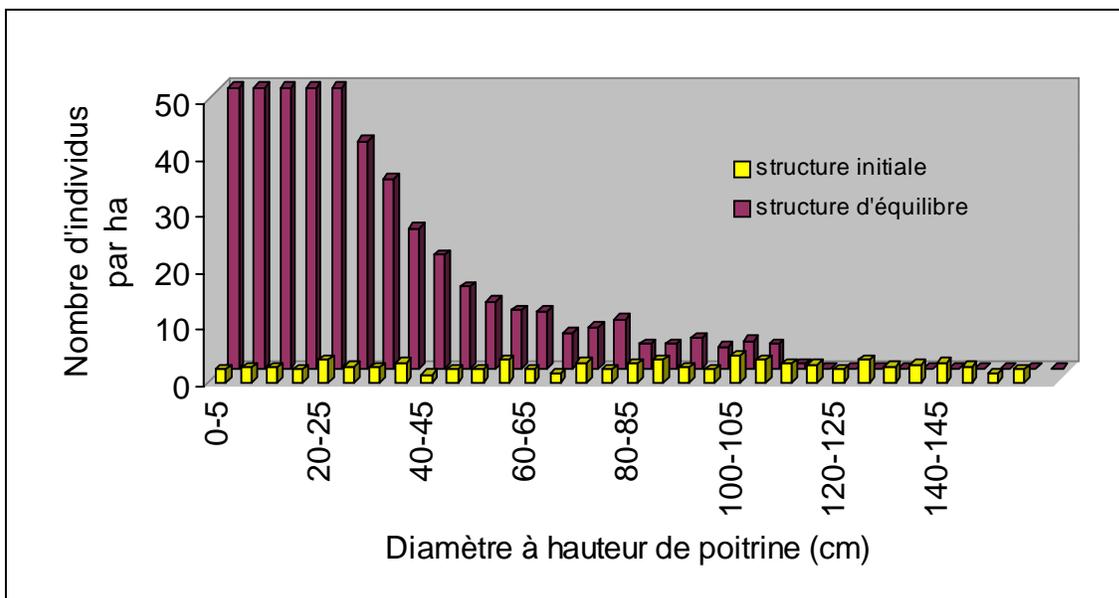


Figure 6.4 : Histogramme de distribution des classes diamétriques du hêtre à la situation initiale aléatoire (on obtient une répartition uniforme) et à la situation d'équilibre (on obtient une répartition en exponentielle décroissante, qui est tronquée ici à cause de l'échelle de l'axe z choisie) ; les deux situations donnent une surface terrière totale du hêtre à peu près identique ($6000 \text{ cm}^2/100\text{m}^2$).

6.2.2. Sensibilité aux valeurs des paramètres

6.2.2.1. Sensibilité des modèles logistiques

Des résultats de la section 6.2.1.2, nous pouvons déduire que pour les modèles logistiques ce sont les valeurs des taux de croissance qui déterminent le type de dynamique simulée : dynamique chaotique dans le cas de valeurs élevées, dynamique de croissance vers un équilibre transitoire évoluant vers une dynamique périodique ou chaotique dans le cas de valeurs intermédiaires (Figure 6.5), dynamique de croissance logistique vers un équilibre stable dans le cas de valeurs faibles. Les valeurs des autres paramètres du modèle déterminent les valeurs des effectifs des populations à l'équilibre. Ainsi pour le modèle logistique de dynamique d'un peuplement formé par les deux équations différentielles couplées (2.9) et (2.10) (page 28), les valeurs des effectifs des deux populations à l'équilibre sont :

$$\begin{cases} N_{1_{equ.}} = \frac{K_1 - \alpha \cdot K_2}{1 - \alpha \cdot \beta} \\ N_{2_{equ.}} = \frac{K_2 - \beta \cdot K_1}{1 - \alpha \cdot \beta} \end{cases} \quad (6.14)$$

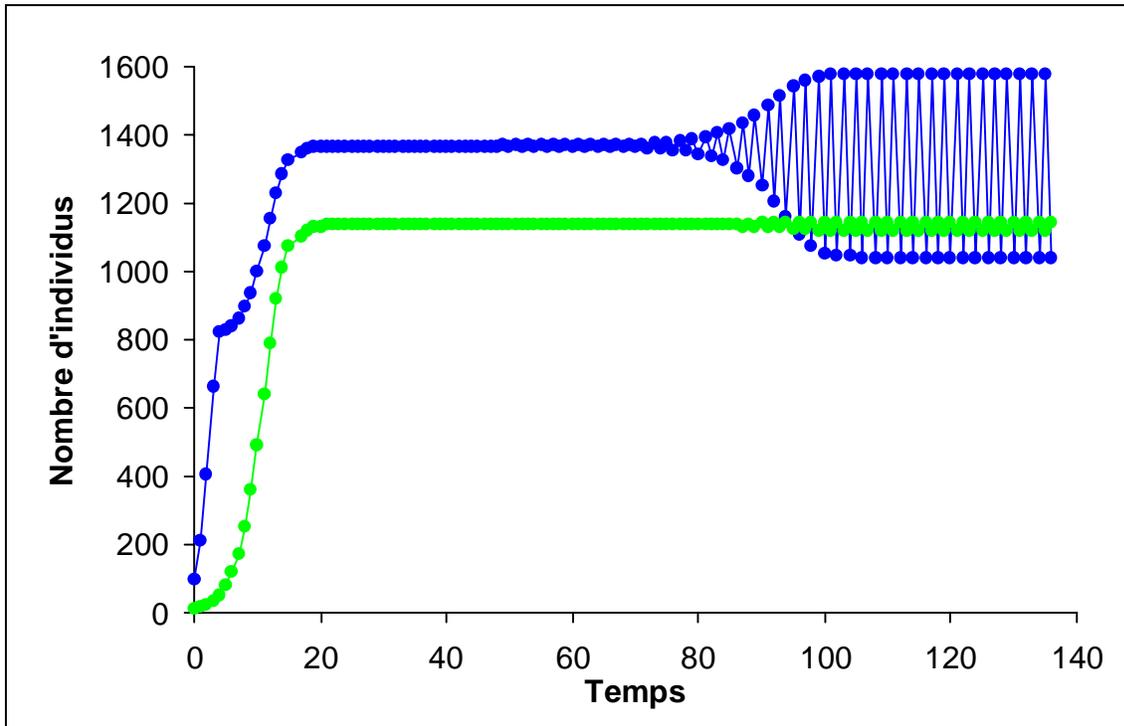


Figure 6.5 : Dynamique discrète des effectifs d'un peuplement modélisée par les équations couplées (2.9) et (2.10) (page 28). Les interactions sont de type compétition intraspécifique et mutualisme. Paramètres du modèle :

$$N_1(0) = 100; K_1 = 800; r_{m_1} = 1.25; \alpha = -0.5; N_2(0) = 10; K_2 = 1000; r_{m_2} = 0.5; \beta = -0.1$$

Il est donc assez facile d'estimer les conséquences sur les résultats du modèle d'une détermination approximative des valeurs des paramètres, qualitativement ou quantitativement. L'aspect qualitatif concerne les valeurs des taux de croissance puisque des valeurs élevées critiques risquent de faire passer d'une dynamique d'équilibre à une dynamique périodique ou chaotique et donc de faire apparaître des états transitoires. L'aspect quantitatif concerne l'effet des valeurs des autres paramètres sur les effectifs à l'équilibre à partir de l'équation (6.14).

6.2.2.2. Sensibilité des modèles markoviens

Des résultats de la section 6.2.1.3, nous pouvons déduire que pour les modèles markoviens c'est la valeur propre strictement dominante réelle et positive λ_1 (si elle existe) de la matrice de transition qui détermine le type de dynamique simulée : croissance exponentielle si $\lambda_1 > 1$, extinction si $\lambda_1 < 1$, évolution vers un équilibre stable si $\lambda_1 = 1$. Dans ce dernier cas, les valeurs d'équilibre sont données par les éléments du vecteur propre a_1 associé à la valeur propre λ_1 . Il est moins facile d'estimer les conséquences sur les résultats du modèle d'une détermination approximative des valeurs des paramètres que pour les modèles logistiques. Les valeurs de λ_1 et a_1 dépendent évidemment des paramètres du modèle, c'est à dire les probabilités de transition, mais d'une manière moins directement interprétable (valeur propre, vecteur propre) que l'équation (6.14).

6.2.2.3. Sensibilité des modèles individuels

La situation se complique grandement pour étudier la sensibilité aux paramètres d'un modèle par trouée ou des modèles par trouée spatialisés que nous avons développés. Le principe même de ces modèles est lié au concept d'émergence ; si nous étions capable d'estimer a priori les conséquences au niveau global de changements au niveau local ou dans les valeurs des paramètres, le système n'aurait aucun intérêt. Il faut donc avoir recours aux simulations. Mais le premier problème est que ces modèles sont stochastiques et il est difficile, après avoir changé les paramètres d'une simulation à une autre, de faire la part entre les différences de résultat dues à ce changement et celles dues à la stochasticité : il faut donc effectuer la moyenne et l'écart-type de plusieurs simulations (nous en avons fait en général 10). Le second problème est que ces modèles comportent un grand nombre de paramètres, une trentaine par exemple pour les modèles par trouée spatialisés (revoir le Tableau 4.1 et le Tableau 4.2 page 118). Ainsi si nous voulions simuler ces modèles avec trois valeurs différentes pour chaque paramètre, la valeur courante, la valeur courante augmentée de 5%, la valeur courante diminuée de 5%, il faudrait faire $10 \cdot 3^{30} \approx 2 \cdot 10^{15}$ simulations.

6.2.2.3.1. Sensibilité aux paramètres des modèles par trouée

L'expérience accumulée au cours des analyses des simulations effectuées avec le modèle par trouée JABOWA-II et les deux modèles par trouée spatialisés que nous avons développés nous permet néanmoins de donner un avis qualitatif sur chacun des paramètres. Ainsi les paramètres spécifiques AL_{\max} et AL_{\min} qui déterminent les conditions en matière de lumière pour la régénération de chaque espèce sont sans doute les paramètres les plus importants du modèle. La dynamique simulée sera en effet une succession des espèces ayant des valeurs élevées de AL_{\max} et AL_{\min} (espèces de lumière) vers celles ayant des valeurs faibles de AL_{\max} et AL_{\min} (espèces d'ombre). A valeurs comparables, l'espèce qui dominera sera celle qui a la longévité AGE_{\max} la plus grande, à longévités comparables, celle qui dominera en hauteur (cela dépend du taux de croissance G , de la hauteur maximale H_{\max} et du diamètre maximal D_{\max}), à croissances en hauteurs comparables, celle qui a la plus grande densité de masse foliaire C . Le plus sensible des paramètres non spécifiques est sans doute le coefficient d'extinction de la lumière k , dont la valeur détermine une succession plus ou moins rapide des espèces de lumière vers les espèces d'ombre et surtout le maintien ou la disparition des espèces de lumière. Une valeur élevée de AL_0 favorise les espèces de lumière. La valeur de BAR_{\max} détermine pour une grande part la somme des surfaces terrières spécifiques à l'équilibre. Les paramètres liés à la mortalité, α , β et $AINC$, ont peu d'influence dans des limites raisonnables de valeurs. Botkin (1993, chapitre 6) a analysé la sensibilité du modèle JABOWA-II aux valeurs de quelques paramètres. Sa conclusion (page 175) est : "The sensitivity is moderate, which is encouraging." (La sensibilité est modérée, ce qui est encourageant.). Nous arrivons à la même conclusion, avec un bémol toutefois, car il semble que les paramètres les plus sensibles soient aussi ceux parmi les plus difficiles à estimer.

6.2.2.3.2. Sensibilité aux paramètres de spatialisation

Les paramètres qui déterminent la taille de l'espace modélisé, $taille_forêt_x$ et $taille_forêt_y$, n'ont pas d'influence sur la dynamique simulée, en tout cas au-delà de valeurs raisonnables, mais plus leurs valeurs sont grandes, moins les effets dus à la stochasticité (oscillations des courbes au voisinage des valeurs d'équilibre) sont visibles. L'influence des autres paramètres liés à la spatialisation, le pas de discrétisation spatiale s_cell pour le réseau d'automates cellulaires (RAC), s_res pour le modèle centré individu (MCI), et le rayon du voisinage R , va maintenant être détaillée.

Pas de discrétisation spatiale et distribution spatiale

Par soucis de comparaison des deux modèles par trouée spatialisés au paragraphe 4.6 (page 119 et suivantes), nous avons utilisé les mêmes valeurs de paramètres dans le RAC et dans le MCI, et notamment la même valeur pour le pas de discrétisation spatiale ($s_cell = 2$ m dans le RAC, $s_res = 2$ m dans le MCI). Alors que pour le RAC pas de discrétisation spatiale et densité spécifique maximale sont reliés par l'équation (4.19) (page 110), l'un des avantages du MCI est de pouvoir changer la valeur du pas de discrétisation spatiale sans changer automatiquement la valeur de la densité spécifique maximale. C'est ce que nous proposons d'abord de faire en choisissant $s_res = 1$ cm, tout restant égal par ailleurs. Nous obtenons comme distribution spatiale représentative de la phase de domination des hêtres la Figure 6.6. Cette figure est "l'équivalent" de la Figure 4.20 (page 128) avec une valeur différente du pas de discrétisation spatiale. Nous remarquons que les constatations faites au sujet de la Figure 4.20, à savoir une distribution agrégée des petits individus et une distribution uniforme des gros individus (séparés l'un de l'autre d'environ 6 m) restent valables. La distribution obtenue sur la Figure 6.6 semble plus réaliste simplement parce que le pas de discrétisation de l'espace est plus fin, ce qui évite d'avoir de nombreux cercles concentriques comme c'est le cas sur la Figure 4.20. L'étude de la Figure 6.6 nous permet de préciser les conditions favorables à la régénération des bouleaux et des hêtres. En ce qui concerne les bouleaux, il s'agit uniquement des trouées puisque les amas de petits bouleaux (groupes de petits cercles noirs sur la figure) se trouvent toujours éloignés des gros individus. En ce qui

concerne les hêtres, il s'agit également des trouées, mais des amas de petits hêtres (groupes de petits cercles gris sur la figure) se rencontrent aussi sous les gros bouleaux et sous certains hêtres de taille moyenne. Ce n'est pas absurde en ce sens que la présence d'un gros bouleau ou d'un hêtre de taille moyenne crée des conditions d'ombrage léger propices à l'installation de jeunes hêtres, plus propices en tout cas que l'ombrage intense dû à la présence d'un gros hêtre. Ce qui surprend quand même c'est que les petits individus s'agglutinent exactement sous un individu déjà présent plutôt qu'entre deux individus déjà présents. Cela est dû à la façon dont les interactions de voisinages sont traitées dans le modèle, à savoir que l'influence des voisins ne dépend pas des distances : un individu est affecté de la même manière par un individu de son voisinage s'il se situe près de lui ou loin de lui. Comme les gros individus sont séparés l'un de l'autre d'une distance qui est aussi la taille du rayon du voisinage, les petits individus situés sous un gros individu n'ont que ce dernier comme individu très ombrageant dans leur voisinage alors que s'ils étaient entre deux gros individus ils auraient ces deux là dans leur voisinage. Les conditions leur sont donc plus favorables dans le premier cas.

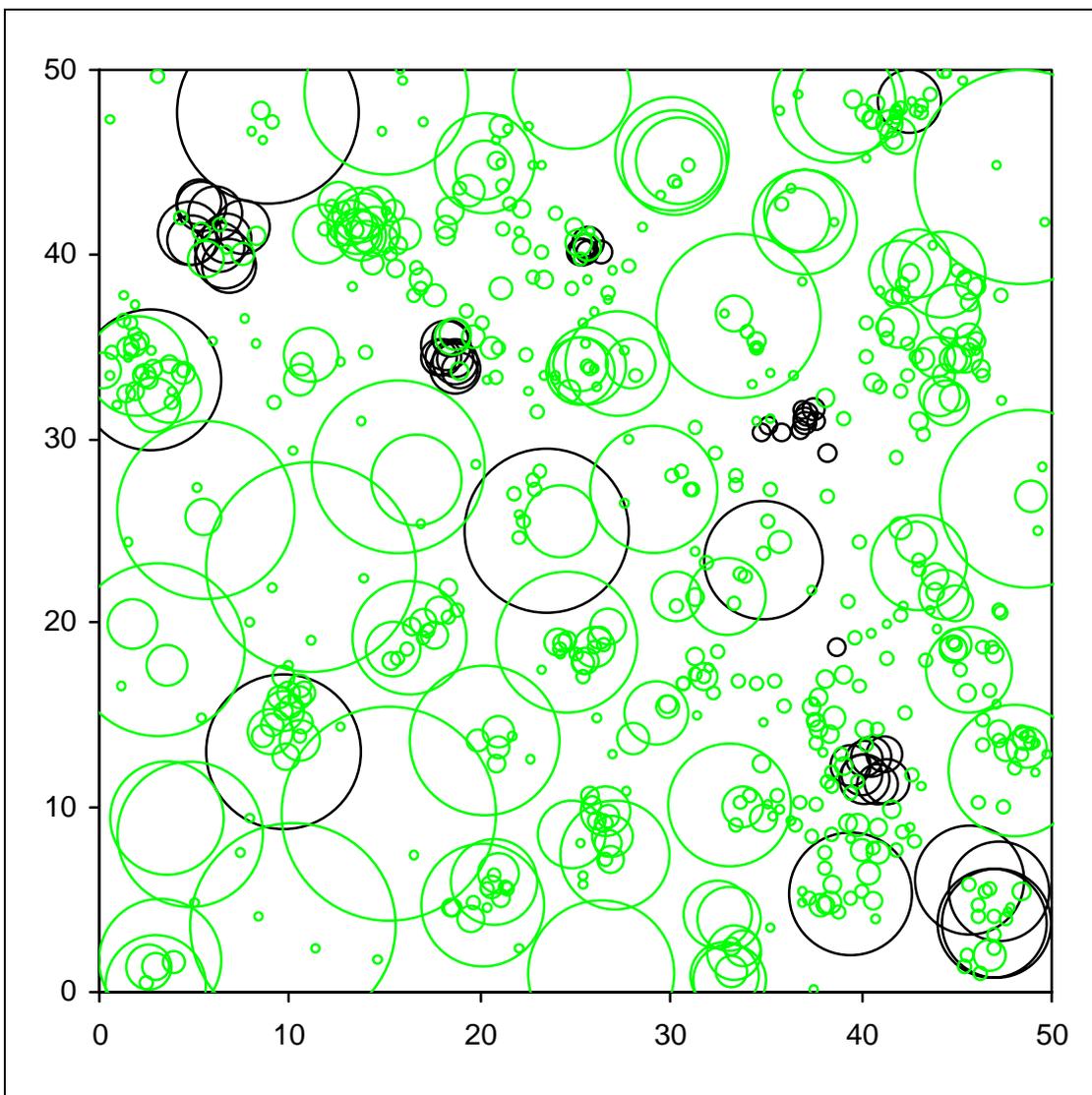


Figure 6.6 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 50 m * 50 m avec le MCI. Le pas de discrétisation spatiale $s_{res} = 1$ cm (le maillage discret de l'espace est trop fin pour être représenté) et le voisinage est indépendant des distances. Comparer avec la Figure 4.20 (page 128).

Influence des voisins indépendante/dépendante des distances et distribution spatiale

Imaginons maintenant de remplacer le système d'influence des voisins actuel par un système qui tient compte des distances r entre les individus sous la forme d'une fonction $g(r)$. Les calculs des variables dépendant du voisinage, à savoir l'indice de masse foliaire ombrageante SLA et la surface terrière totale BAR à l'intérieur du voisinage, sont alors modifiés de la façon suivante :

$$SLA = \sum_{\text{voisins}} (g(r) \cdot LA) \quad (6.15)$$

$$BAR = \sum_{\text{voisins}} \left(g(r) \cdot \frac{\pi \cdot D^2}{4} \right) \quad (6.16)$$

Pour que ce nouveau système soit comparable au premier, il faut que la somme des interactions à l'intérieur du voisinage circulaire de rayon R soit la même dans les deux cas, c'est à dire que :

$$\int_{r=0}^R (r \cdot dr) = \int_{r=0}^R (g(r) \cdot r \cdot dr) \quad (6.17)$$

Une forme classique pour la fonction $g(r)$ (Ford and Sorrensen, 1992) est la fonction suivante :

$$g_1(r) = a_1 \cdot \left(1 - \frac{r}{R} \right)^{p_1} \text{ pour } r \in [0, R] \quad (6.18)$$

où a_1 et p_1 sont deux paramètres. La fonction $g_1(r)$ est maximale (égale à a_1) pour $r = 0$ (le voisin est situé au même endroit que l'individu considéré) ; elle est minimale (nulle) pour $r = R$ (le voisin est situé à l'extrémité du voisinage) ; la décroissance de a_1 jusqu'à 0 est convexe si $p_1 < 1$, linéaire si $p_1 = 1$ et concave si $p_1 > 1$.

Avec cette fonction, l'équation (6.17) s'écrit :

$$a_1 = \frac{(p_1 + 1) \cdot (p_1 + 2)}{2} \quad (6.19)$$

Si $p_1 = 0$, on retrouve bien le cas où l'influence des voisins ne dépend pas des distances avec $a_1 = 1$.

Un autre choix possible est la fonction :

$$g_2(r) = a_2 \cdot \left(1 - \left(\frac{r}{R} \right)^{p_2} \right) \text{ pour } r \in [0, R] \quad (6.20)$$

Dans ce cas, l'équation (6.17) s'écrit :

$$a_2 = \frac{p_2 + 2}{p_2} \quad (6.21)$$

Si $p_2 \rightarrow \infty$ on retrouve le cas où l'influence des voisins ne dépend pas des distances avec $a_2 \rightarrow 1$.

Si $p_1 = p_2 = 1$, on trouve $a_1 = a_2 = 3$ et :

$$g_1(r) = g_2(r) = 3 \cdot \left(1 - \frac{r}{R} \right) \quad (6.22)$$

C'est cette fonction qui a été utilisée ici. Nous obtenons alors comme distribution spatiale représentative de la phase de domination des hêtres la Figure 6.7. Cette figure est "l'équivalent" de la Figure 6.6 avec l'influence des voisins dépendant des distances. L'effet de l'introduction de ce nouveau système est très visible. Il n'y a plus les amas de petits hêtres sous les gros bouleaux ou les hêtres de taille moyenne. Au contraire, ces petits individus sont maintenant situés en couronne autour des plus gros. Les trouées restent des zones privilégiées d'installation des petits individus.

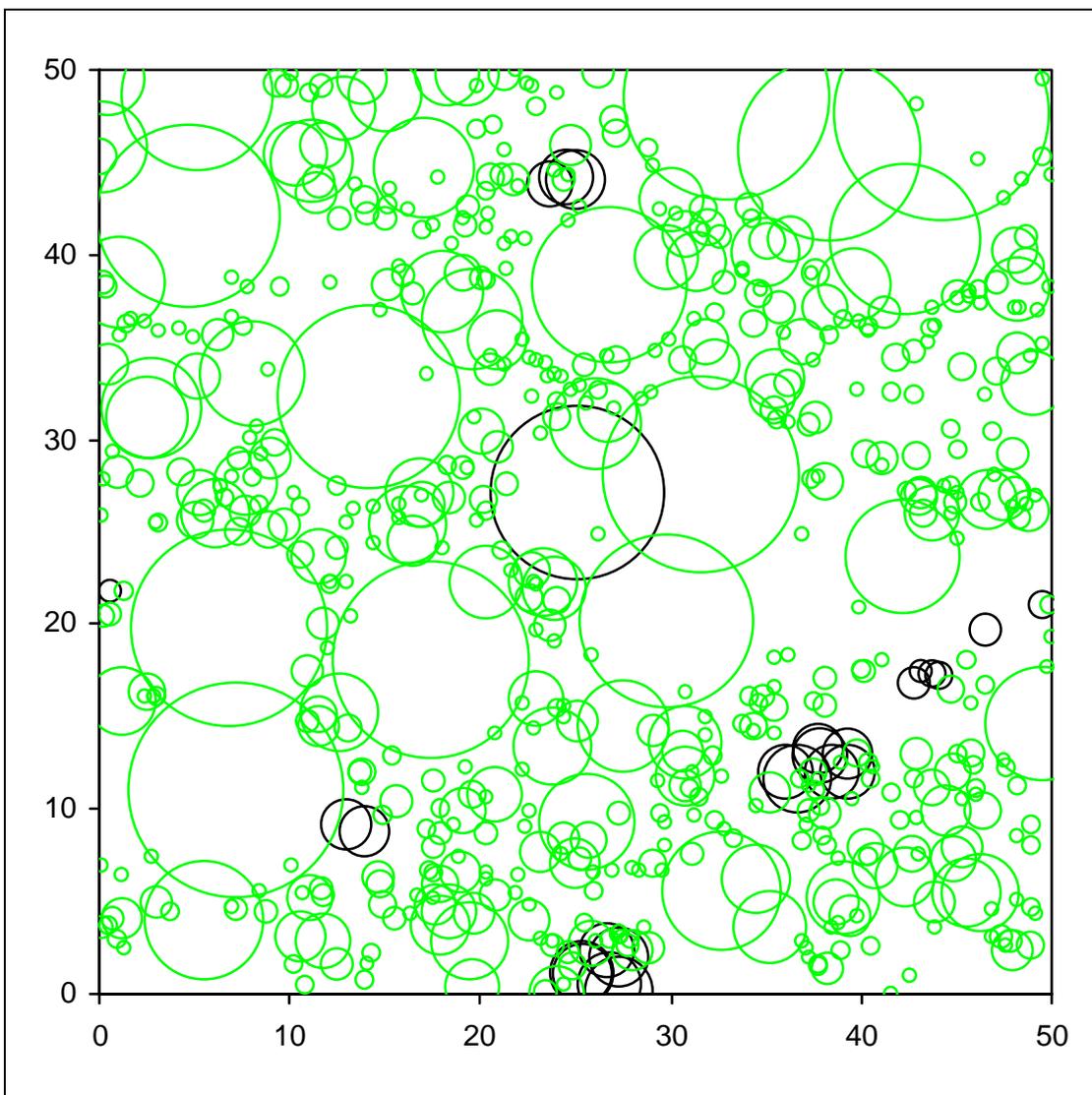


Figure 6.7 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 50 m * 50 m avec le MCI. Le pas de discrétisation spatiale $s_{res} = 1$ cm et l'influence des voisins dépend des distances. Comparer avec la Figure 6.6.

Influence des voisins indépendante/dépendante des distances et évolutions temporelles

Quels sont les effets de l'introduction de ce nouveau système d'influence des voisins sur les évolutions temporelles des surfaces terrières spécifiques ? Au regard des Figure 6.8, Figure 6.9 et Figure 6.10, les effets sont mineurs, mais on obtient quand même des valeurs de surfaces terrières spécifiques à l'équilibre significativement plus basses avec le nouveau système où l'influence des voisins dépend des distances. Ces différences sont difficiles à expliquer parce que les effets de l'utilisation d'un système plutôt qu'un autre

sont multiples. Lorsque l'influence des voisins dépend des distances, les effets de compétition entre individus proches sont renforcés et les effets de compétition entre individus éloignés sont diminués. Nous avons vu que les trouées sont des zones privilégiées de régénération, aussi bien pour les hêtres que pour les bouleaux. Or dans de telles zones, les individus sont nécessairement proches les uns des autres. Lorsque l'influence des voisins dépend des distances, les effets de la compétition au sein des trouées sont renforcés. La phase d'auto-éclaircie est donc plus sévère, mais une fois qu'un individu dominant se dégage, celui-ci n'est plus gêné ni par les individus proches (il n'y en a plus), ni par les individus lointains de son voisinage (ils sont trop loin), et acquiert donc une croissance optimale. A priori, la croissance d'un individu est donc plus lente au début de sa vie dans le cas où l'influence des voisins dépend des distances par rapport au cas où l'influence des voisins ne dépend pas des distances, mais la tendance s'inverse ensuite. Les valeurs de surfaces terrières spécifiques d'équilibre qui émergent alors dans chacun des deux cas sont un subtil mélange de ces effets inverses, des taux de croissance spécifiques, des longévités spécifiques, etc.

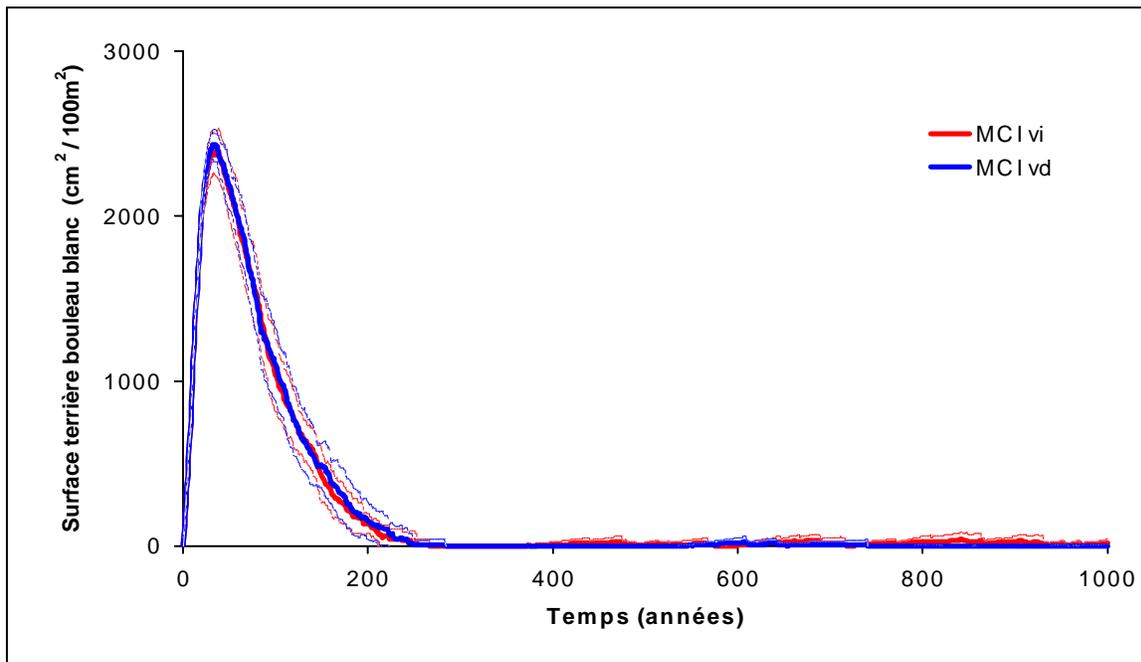


Figure 6.8 : Evolution temporelle de la surface terrière du bouleau blanc simulée avec le MCI, avec un pas de discrétisation spatiale $s_{res} = 1\text{ cm}$, et lorsque l'influence des voisins est indépendante (MCI vi) ou dépendante (MCI vd) des distances. La courbe épaisse correspond à la valeur moyenne de 10 simulations, les courbes fines à la moyenne \pm l'écart-type.

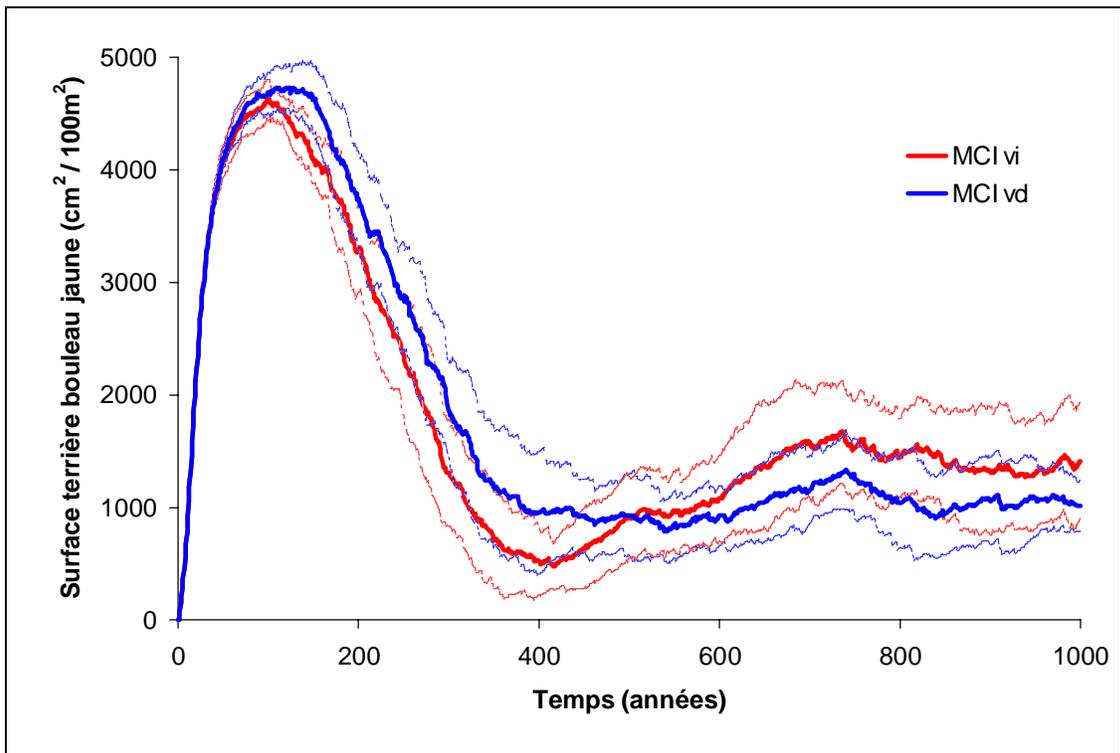


Figure 6.9 : Evolution temporelle de la surface terrière du bouleau jaune.

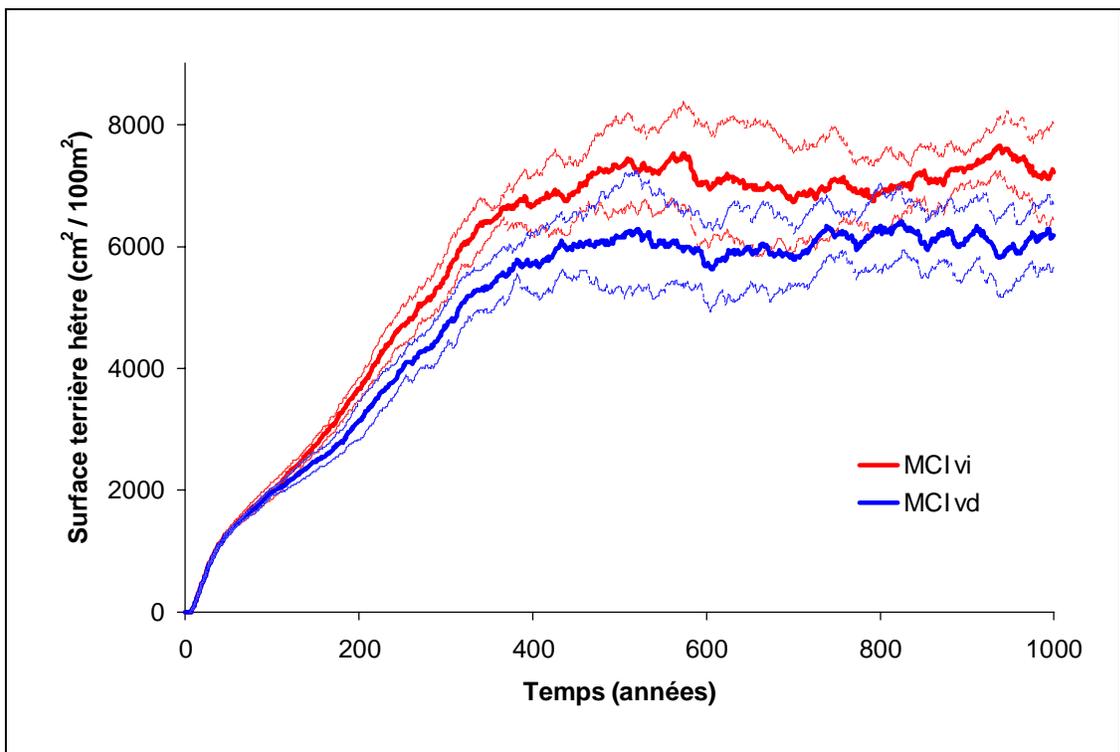


Figure 6.10 : Evolution temporelle de la surface terrière du hêtre à grandes feuilles.

Une analyse croisée des Figure 4.12 (page 120), Figure 4.13 (page 120) et Figure 4.14 (page 121) avec les Figure 6.8, Figure 6.9 et Figure 6.10 permet d'étudier les effets du choix de la valeur du pas de discrétisation spatiale sur les évolutions temporelles des surfaces terrières spécifiques. Les courbes MCI et MCI vi sont superposables pour le hêtre mais les valeurs obtenues à l'équilibre sont supérieures pour les bouleaux blancs et jaunes dans le cas $s_res = 2$ m par rapport au cas $s_res = 1$ cm. Pourquoi ? Nous avons déjà dit que les gros individus sont répartis à peu près uniformément et séparés l'un de l'autre de 6 m, valeur choisie pour le rayon R du voisinage. En réalité la distance séparant ces gros individus dépend aussi, mais de manière plus fine, de la valeur du pas de discrétisation spatiale s_res . Il est rare de trouver deux gros individus appartenant à un même voisinage. Pour un gros individu donné, les autres gros individus se situent en général juste à l'extérieur de son voisinage, ce "juste à l'extérieur" étant d'autant plus proche du "voisinage" que la discrétisation de l'espace est fine. Pouvons le raisonnement jusqu'au bout et supposons qu'on obtienne une répartition optimale des gros individus de sorte qu'ils appartiennent tous à un voisinage distinct tout en étant le plus proche possible les uns des autres. A la mort d'un de ces gros individus, seule la "cellule" qu'il occupait devient une place privilégiée pour la régénération des espèces de lumière, mais pas les "cellules" voisines ombragées par la présence des gros individus restants. La "cellule" en question a évidemment une taille qui dépend directement du pas de résolution spatiale. Cette taille est 4 m^2 quand $s_res = 2$ m et 1 cm^2 quand $s_res = 1$ cm et c'est en fait la taille de la trouée ouverte. La régénération des espèces de lumière sera bien sûr plus efficace dans le premier cas que dans le second.

Une analyse croisée similaire montre que les deux approches avec les plus grandes différences conceptuelles, à savoir le RAC et le MCI avec influence des voisins dépendant des distances, sont en fait celles qui donnent les résultats les plus proches, aussi bien en ce qui concerne les évolutions temporelles des surfaces terrières spécifiques que les distributions spatiales. Le MCI avec influence des voisins dépendant des distances, simulé avec un pas de discrétisation spatiale très fin comme 1 cm, est probablement l'approche la plus satisfaisante. Le RAC, malgré la contrainte supplémentaire qu'il impose d'avoir un arbre par espèce au maximum par cellule, en

constitue une très bonne approximation et possède l'avantage d'être beaucoup plus rapide.

6.2.3. Sensibilité aux conditions aux limites et ergodicité

Le test de sensibilité aux conditions initiales ne concerne que les modèles spatialisés que nous avons développés. C'est ici le réseau d'automates cellulaires (RAC) qui va être utilisé. Nous avons utilisé trois systèmes différents pour les conditions aux limites (revoir au besoin le paragraphe 4.3.1.3 page 108 et suivante), le premier étant un recouvrement torique (revoir au besoin la Figure 4.11 (a) page 109), le second un effet miroir (revoir au besoin la Figure 4.11 (b) page 109) le troisième une zone tampon sans individu. Les Figure 6.11, Figure 6.12 et Figure 6.13 présentent la moyenne des résultats obtenus sur 10 simulations pour chacun des trois systèmes de conditions aux limites. Par soucis de lisibilité, seule la moyenne des 10 simulations est représentée sur les figures ; les valeurs de l'écart-type sont du même ordre de grandeur que précédemment (revoir par exemple les Figure 4.12 page 120, Figure 4.13 page 120 et Figure 4.14 page 121). Pour être surs que les différences obtenues viennent vraiment du changement des conditions aux limites et pas de la stochasticité de la procédure de mortalité du modèle, nous avons utilisé les 10 mêmes séquences de nombres aléatoires dans chaque cas. Nous constatons que l'utilisation du recouvrement torique ou de l'effet miroir mène à des résultats très semblables alors que le recours à la zone tampon vide entraîne un biais significatif vers des valeurs plus grandes, les cellules du bord du réseau offrant dans ce dernier cas des conditions de croissance plus favorables que les autres cellules. Notons que dans ce cas le bouleau blanc se maintient parce que sa régénération est possible sur les cellules du bord. Ces différences sont d'autant plus importantes que le nombre de cellules qui ont des conditions privilégiées par rapport au nombre total de cellules est grand, c'est à dire quand l'espace modélisé est petit ou quand la taille du voisinage est grande. Dans le cas des figures ci-dessous, la taille de l'espace modélisé est de 50 m * 50 m, la taille du voisinage circulaire est déterminée par son rayon $R = 6$ m et la taille des cellules est $s_{cell} = 2$ m. On a donc le même voisinage que sur la Figure 4.10 (a) (page 109) et la même zone tampon que sur la Figure 4.10 (b) (page 109).

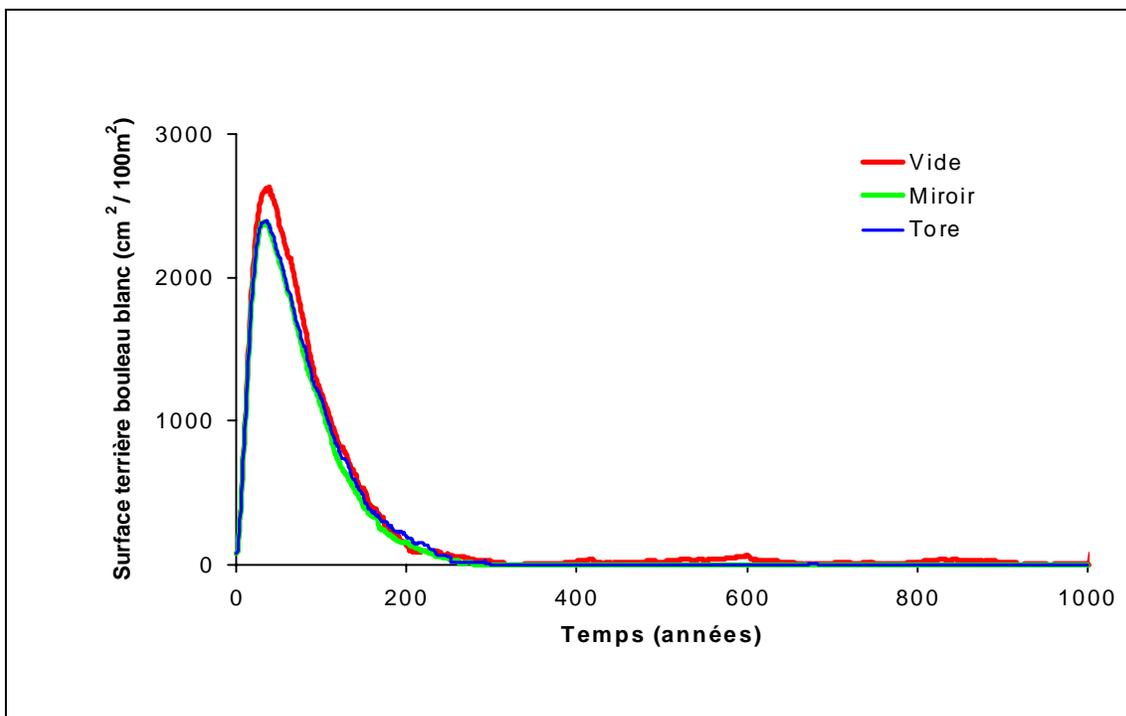


Figure 6.11 : Evolution temporelle de la surface terrière du bouleau blanc simulée avec le RAC avec trois systèmes différents de conditions aux limites du réseau : recouvrement torique, effet miroir, zone tampon sans individu. Les courbes correspondent à la moyenne de 10 simulations.

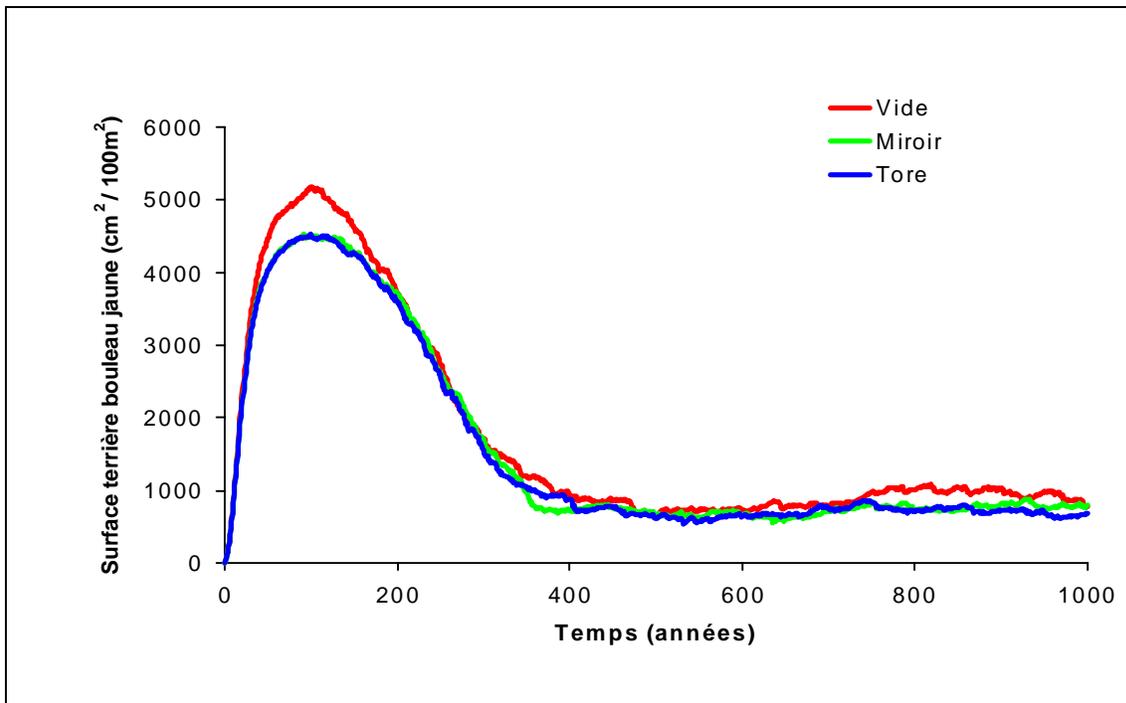


Figure 6.12 : Evolution temporelle de la surface terrière du bouleau jaune.

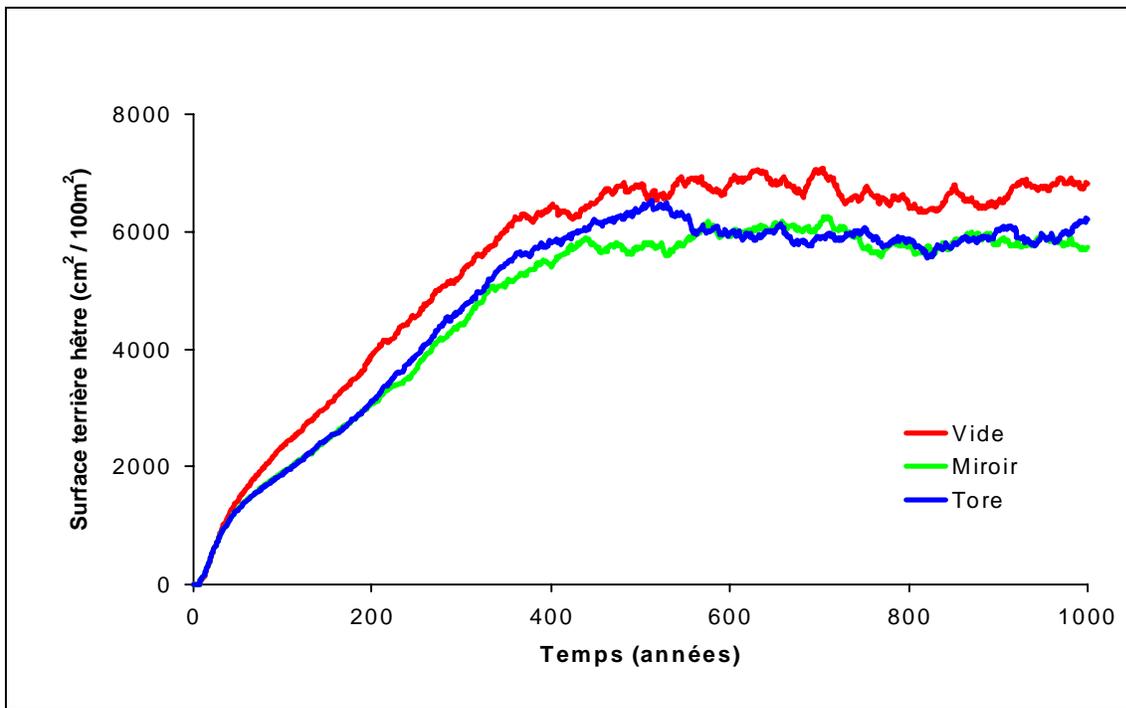


Figure 6.13 : Evolution temporelle de la surface terrière du hêtre à grandes feuilles.

Jusqu'à présent, nous avons utilisé des moyennes d'ensemble pour caractériser le comportement du modèle. Ainsi, si $st_{kij}(t)$ est la surface terrière en cm^2 de l'individu de l'espèce k dans la cellule (i, j) au temps t , nous avons tracé la moyenne $ME_k(t)$ de la surface terrière spécifique à chaque pas de temps (en $\text{cm}^2/100\text{m}^2$) :

$$ME_k(t) = \frac{100}{n_i \cdot n_j \cdot s_cell} \cdot \sum_{i=1}^{n_i} \sum_{j=1}^{n_j} st_{kij}(t) \quad (6.23)$$

Une autre possibilité est de considérer des moyennes temporelles, par exemple en traçant la moyenne temporelle $MT_{kij}(t)$ de la surface terrière spécifique dans une cellule donnée (i, j) à chaque pas de temps (en $\text{cm}^2/100\text{m}^2$) :

$$MT_{kij}(t) = \frac{100}{s_cell} \cdot \frac{1}{t} \cdot \sum_{t'=1}^t st_{kij}(t') \quad (6.24)$$

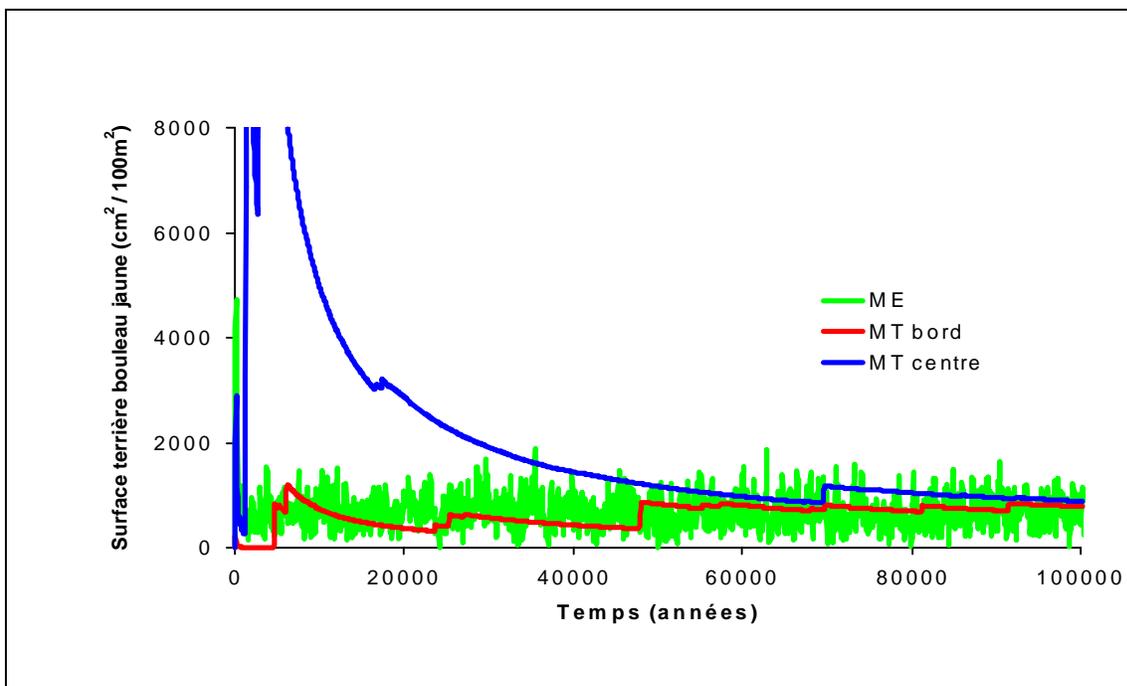


Figure 6.14 : Moyenne d'ensemble ME de la surface terrière du bouleau jaune et moyenne temporelle MT pour une cellule du bord du RAC et une cellule du centre dans le cas de conditions aux limites du réseau de type recouvrement torique.

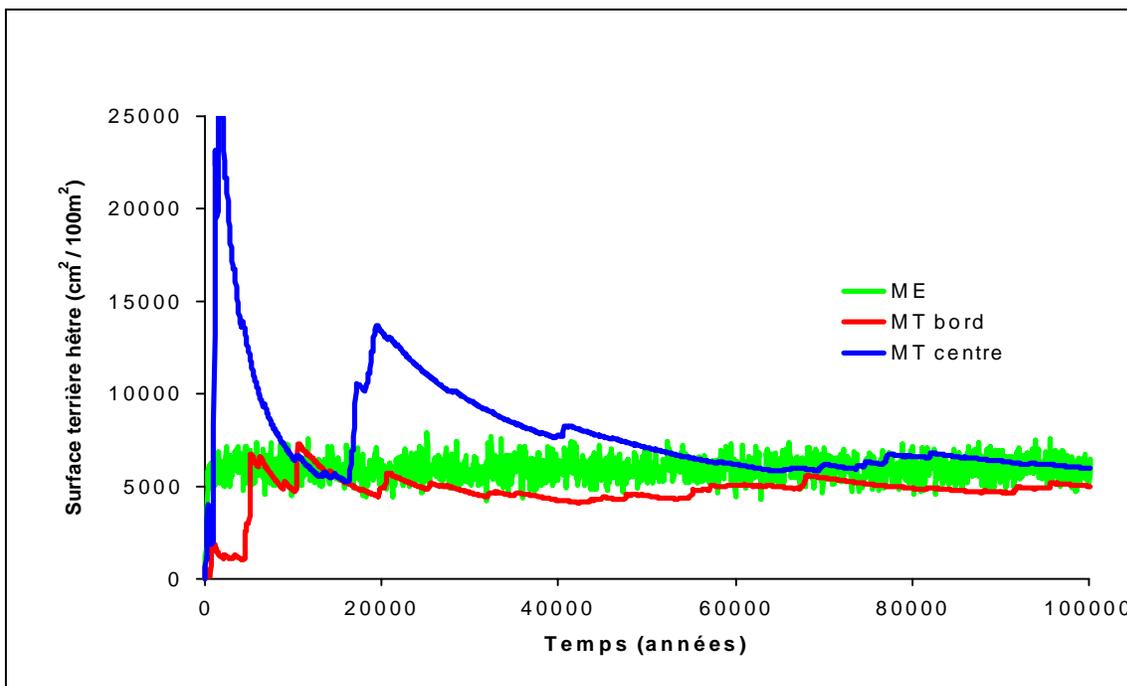


Figure 6.15 : Moyenne d'ensemble ME de la surface terrière du hêtre et moyenne temporelle MT pour une cellule du bord du RAC et une cellule du centre dans le cas de conditions aux limites du réseau de type recouvrement torique.

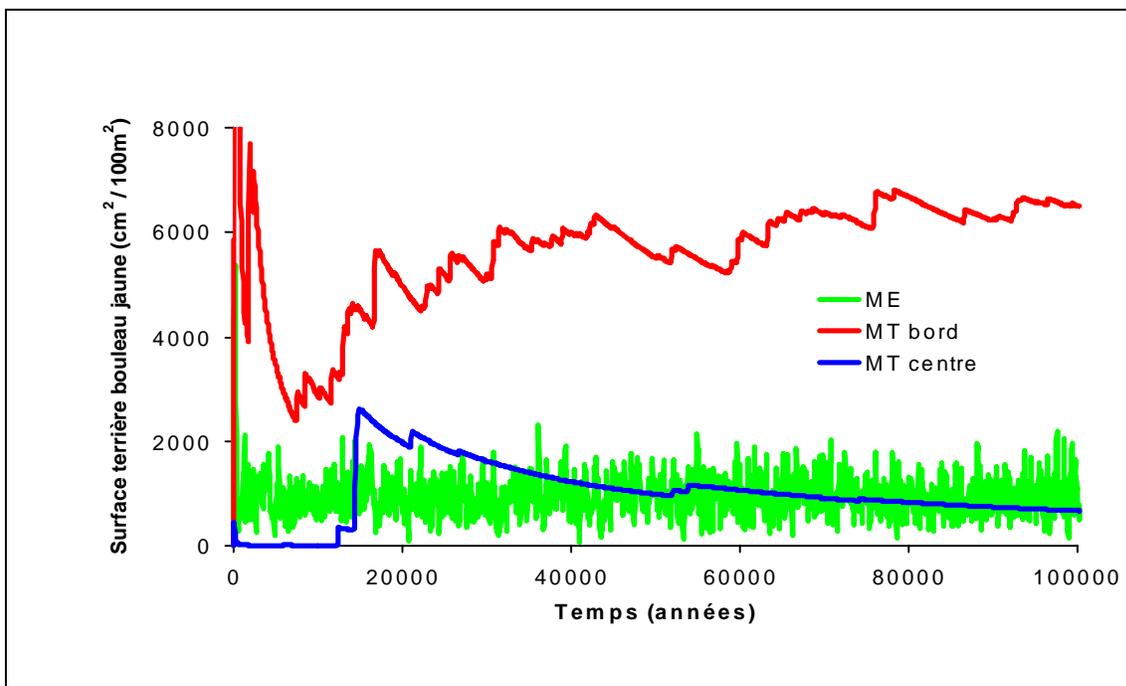


Figure 6.16 : Moyenne d'ensemble ME de la surface terrière du bouleau jaune et moyenne temporelle MT pour une cellule du bord du RAC et une cellule du centre dans le cas de conditions aux limites du réseau de type zone tampon vide.

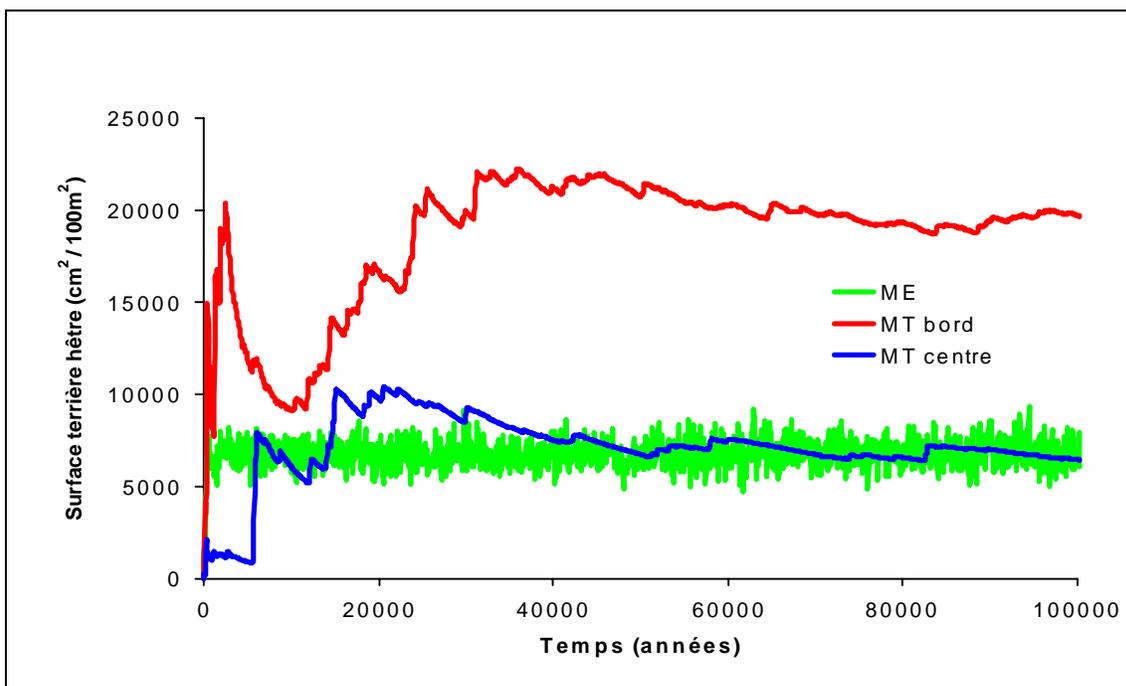


Figure 6.17 : Moyenne d'ensemble ME de la surface terrière du hêtre et moyenne temporelle MT pour une cellule du bord du RAC et une cellule du centre dans le cas de conditions aux limites du réseau de type zone tampon vide.

Pour un système à l'équilibre, moyennes d'ensemble et moyennes temporelles sont identiques dans le cas d'un système dit ergodique (Eckmann et Mashaal, 1991). A partir des Figure 6.14 et Figure 6.15, nous pouvons conclure que le réseau d'automates cellulaires avec conditions aux limites de type recouvrement torique est un système ergodique. De cette propriété, il découle qu'il y a dans ce cas équivalence entre dynamique temporelle à échelle locale et distribution spatiale à échelle globale : cela suggère que si on se poste pendant très longtemps à un endroit donné dans la forêt et qu'on observe ce qui s'y passe, on doit obtenir statistiquement les mêmes résultats que si on observe à un moment donné la forêt dans son ensemble. A partir des Figure 6.16 et Figure 6.17, nous pouvons conclure que le réseau d'automates cellulaires avec conditions aux limites de type zone tampon vide n'est pas un système ergodique.

6.3. Validation des modèles

6.3.1. Dans quelles mesures peut-on valider les modèles ?

Nous pouvons d'abord dire que la validation des modèles au sens où elle a été envisagée dans le paragraphe 1.4 (page 21 et suivantes) se heurte, dans le cas des modèles de simulation de la dynamique forestière, à la difficulté de recueillir des données expérimentales adéquates sur le système réel modélisé. En effet, les modèles que nous avons présentés, que ce soit les modèles logistiques, markoviens ou individuels, permettent de simuler la dynamique temporelle d'un peuplement forestier. Les pas de temps utilisés sont variables, de l'ordre d'une génération pour les modèles markoviens à une année pour les modèles par trouée, mais la caractéristique générale c'est que la dynamique simulée par ces modèles ne se stabilise qu'après plusieurs centaines d'années. Pour un modèle individuel et spatialisé, la comparaison effective des résultats du modèle avec des données de terrain est impossible. Une telle comparaison nécessiterait en effet un relevé annuel de chaque individu localisé dans une zone forestière naturelle de plusieurs hectares pendant plusieurs centaines d'années. De tels relevés n'existent évidemment pas, mais il suffit d'imaginer le volume de données qu'ils représenteraient pour comprendre un autre problème lié à la validation des modèles : ils produisent un volume considérable de résultats potentiellement exploitables dans une perspective de

validation. Le manque d'outils statistiques pour analyser la dynamique spatio-temporelle modélisée rend inévitable le recours à un certain nombre de variables susceptibles de "résumer" ces résultats de façon pertinente.

Nous allons maintenant nous attacher à dégager quelques présomptions de validation du modèle à base de trouée spatialisé avec le réseau d'automates cellulaires (RAC) que nous avons construit. Dans la mesure où ce modèle s'appuie sur une description locale des interactions entre individus, l'idée la plus forte de validation est d'observer l'émergence de propriétés caractéristiques du peuplement à différentes échelles spatiales plus globales. Si ces propriétés sont en accord avec une connaissance établie dans la communauté écologiste, cela constitue un test de validation satisfaisant. Nous verrons que cette connaissance établie est elle-même une vision synthétique de la réalité ou modèle. La perspective de validation qui est la nôtre ici est donc à la fois ce que [Coquillard et Hill \(1997, page 189\)](#) appellent "validation par confrontation", qui "consiste à demander aux experts du système modélisé si le comportement du modèle leur paraît cohérent", et "validation de répétitivité", qui "consiste à comparer le modèle réalisé avec d'autres modèles".

6.3.2. Dynamique temporelle à échelle globale

Il s'agit ici de voir dans quelle mesure les modèles sont capables de reproduire les schémas classiques de succession écologique d'espèces pionnières vers des espèces forestières, les distributions de classes diamétriques caractéristiques de ces espèces, et les schémas d'auto-éclaircie de type loi en $x^{-3/2}$.

6.3.2.1. Succession écologique

Nous avons déjà vu dans la présentation des résultats de simulation des deux modèles au paragraphe 4.6 (page 119 et suivantes) plusieurs figures retraçant l'évolution temporelle des surfaces terrières pour des espèces au comportement différent vis-à-vis de l'utilisation de la lumière (Figure 4.12 page 120 pour une espèce intolérante à l'ombrage, le bouleau blanc, Figure 4.13 page 120 pour une espèce intermédiaire, le

bouleau jaune, Figure 4.14 page 121 pour une espèce tolérante à l'ombrage, le hêtre à grandes feuilles). Nous remarquons que le modèle reproduit le schéma connu de succession écologique avec domination successive d'espèces de plus en plus tolérantes à l'ombrage, ici bouleau blanc, puis bouleau jaune, puis hêtre.

Nous n'insistons pas trop sur ce premier test de validation qui est celui classiquement utilisé dans la littérature sur les modèles de dynamique forestière.

6.3.2.2. Distribution des classes diamétriques

Nous avons déjà vu aussi, toujours dans le paragraphe 4.6, plusieurs histogrammes de distribution des classes diamétriques (Figure 4.17 page 125 et Figure 4.21 page 129 pour les bouleaux blanc et jaune, Figure 4.18 page 125 et Figure 4.22 page 129 pour le hêtre). Nous obtenons une distribution d'allure gaussienne pour les bouleaux et de type exponentielle décroissante pour les hêtres. Les distributions obtenues sont caractéristiques respectivement des espèces intolérantes et tolérantes à l'ombrage (voir par exemple [Lemée, 1985](#) Figs. 4–6, [Peterken \(1996\)](#) Fig. 4.9 page 69).

Ce deuxième test de validation est moins classique. Il a été utilisé par [Leemans and Prentice \(1987\)](#). Il est intéressant parce que la structure de l'histogramme obtenue dépend des trois processus démographiques modélisés : la naissance (entrée dans l'histogramme), la croissance (passage d'une classe à une autre) et la mort (sortie de l'histogramme).

6.3.2.3. Relations d'auto-éclaircie ¹⁰

Ce troisième test de validation est plus original et n'a été abordé, à notre connaissance, que par [Busing \(1991\)](#) pour son modèle SPACE et par [Colasanti and Hunt \(1997\)](#). Au cours de son développement, une population (ou un peuplement) végétale, initialement composée de nombreux petits individus, devient formée d'individus de moins en moins nombreux et de plus en plus grands. Il y a donc une corrélation inverse

¹⁰ Les résultats présentés dans ce paragraphe ont fait l'objet de la publication [Lett and Walter \(sous presse\)](#).

entre la densité de la population et la taille moyenne des individus qui la composent. La loi dite d'auto-éclaircie en $x^{-3/2}$ a été proposée pour décrire ce phénomène dans le cas d'une population équiennne, c'est à dire composée d'individus de même âge (Yoda et al., 1963). Si N est le nombre d'individus de la population en question et w la taille moyenne des individus, alors :

$$w \propto N^{-3/2} \quad (6.25)$$

Si on représente cette relation dans un diagramme en coordonnées logarithmiques, on obtient une droite de pente $-3/2$ qui a pris le nom de droite d'auto-éclaircie. La généralité de cette relation, d'abord vérifiée aussi bien pour les mousses que pour les plantes herbacées ou ligneuses (White, 1985), a été ensuite contestée au regard d'études théoriques (Zeide, 1987) et expérimentales (Weller, 1987) puis en partie réhabilitée (Lonsdale, 1990). Plutôt qu'une relation linéaire, il semblerait qu'on obtienne une courbe qui s'aplatisse progressivement et qui ne soit de pente proche de $-3/2$ que de façon transitoire.

Nous voulons observer puis expliquer quel type de relation nous obtenons avec le modèle de dynamique forestière que nous avons décrit auparavant. C'est ici le réseau d'automates cellulaires qui a été utilisé pour simuler la dynamique d'un peuplement équiennne composé d'individus des 3 espèces déjà introduites, bouleau blanc, bouleau jaune, hêtre à grandes feuilles. Toute régénération a été interdite lors des simulations de 500 ans. Au pas de temps $t = 0$, le réseau est initialisé avec un individu de 2 cm de diamètre à hauteur de poitrine pour chaque espèce dans chaque cellule. Quatre simulations ont été effectuées, correspondant à quatre valeurs différentes de la taille des cellule s_{cell} (1, 2, 3 et 6 m) donc quatre valeurs différentes de la densité initiale du peuplement, ici égale à la densité maximale (10000, 2500, 1111 et 278 individus/ha). Les autres paramètres de simulation sont les mêmes qu'au paragraphe 4.5 (Tableau 4.1 et Tableau 4.2 page 118).

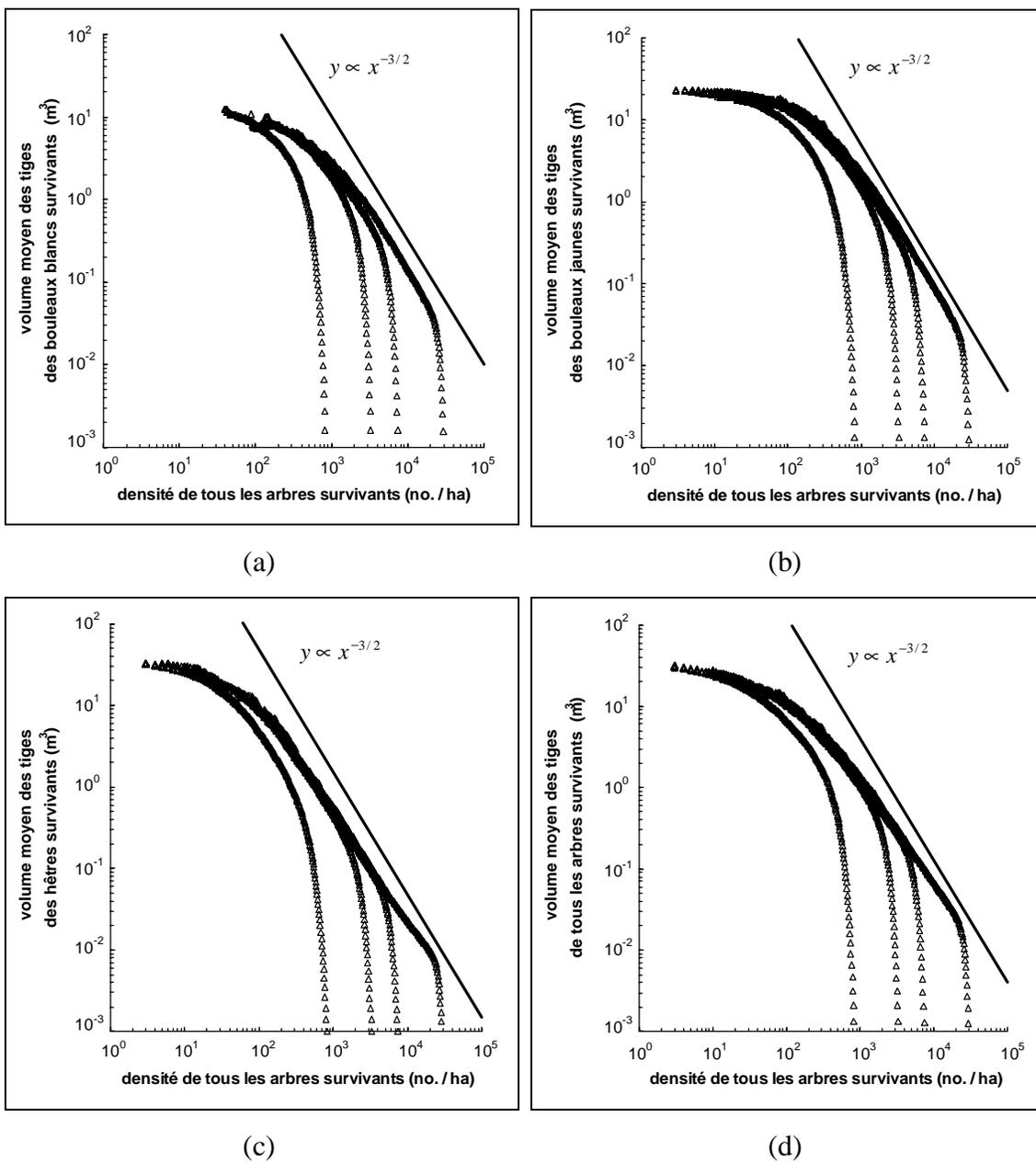


Figure 6.18 Relation d'auto-éclaircie simulée avec le RAC pour (a) le bouleau blanc, (b) le bouleau jaune, (c) le hêtre à grandes feuilles et (d) tous les arbres, avec quatre valeurs différentes pour la densité initiale, comparée avec la droite d'auto-éclaircie sur un diagramme en coordonnées logarithmiques.

La variable choisie pour représenter la taille moyenne w des individus est le volume moyen des tiges (qui sont considérées ici comme des cylindres) :

$$w = \frac{\sum_{\text{individus}} \frac{\pi \cdot D^2 \cdot H}{4}}{nb_individus} \quad (6.26)$$

où D et H sont respectivement le diamètre et la hauteur (exprimées en m) des tiges.

N est la densité du peuplement et chaque couple (N, w) est représenté par un triangle à chaque pas de temps pour les bouleaux blancs sur la Figure 6.18 (a) (dans ce cas l'équation (6.26) ne concerne que les individus bouleaux blancs), les bouleaux jaunes sur la Figure 6.18 (b), les hêtres sur la Figure 6.18 (c) et l'ensemble des individus sur la Figure 6.18 (d).

Comme suggéré par Zeide (1987), les courbes que nous obtenons s'applatissent progressivement, mais comme suggéré par la loi d'auto-éclaircie (Yoda et al., 1963), les courbes sont linéaires, au moins dans un certain intervalle, avec une pente qui est voisine de la valeur proposée de $-3/2$. Au regard de ces résultats, nous pouvons déjà conclure que ce test de validation est un succès.

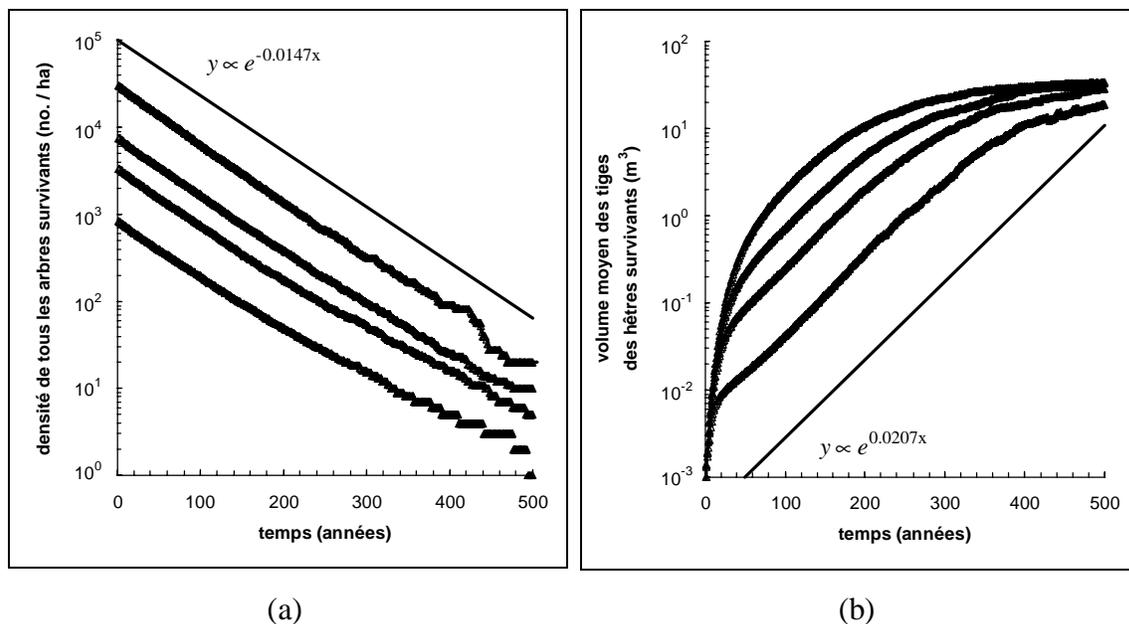


Figure 6.19 (a) : Evolution temporelle de la densité du peuplement simulée avec le RAC, comparée avec une fonction exponentielle décroissante du temps sur un diagramme en coordonnées semi-logarithmiques.

(b) : Evolution temporelle du volume moyen des tiges des hêtres simulée avec le RAC, comparée avec une fonction exponentielle croissante du temps sur un diagramme en coordonnées semi-logarithmiques.

Il reste cependant à déterminer ce qui est validé en expliquant les relations d'auto-éclaircie observées. Pour expliquer les relations entre densité et volume moyen des tiges, il est plus commode d'analyser les évolutions de chacune de ces deux variables en fonction du temps (Figure 6.19).

Nous obtenons sur la Figure 6.19 (a) une courbe presque linéaire décroissante en coordonnées semi-logarithmiques, ce qui signifie que la densité est une fonction exponentielle décroissante du temps.

Cela vient d'une des hypothèses de base du modèle concernant la procédure de mortalité, plus exactement ce que nous avons appelé au paragraphe 4.3.2.3 (équation (4.33) page 113) première cause de mortalité c'est à dire le risque permanent de mort : chaque individu d'une espèce i a une probabilité ε_i de mourir à chaque pas de temps de sorte que si $N_i(t)$ est le nombre d'individus de l'espèce i au pas de temps t on a :

$$N_i(t) = N_i(0) \cdot (1 - \varepsilon_i)^t = N_i(0) \cdot \exp[t \cdot \ln(1 - \varepsilon_i)] \approx N_i(0) \cdot \exp(-\varepsilon_i \cdot t) \quad (6.27)$$

l'approximation étant valable si ε_i est petit devant 1.

Dans notre cas, nous avons trois espèces, et si $N(t)$ est le nombre total d'individus au pas de temps t :

$$N(t) = \sum_{i=1}^3 N_i(t) \approx \frac{N(0)}{3} \sum_{i=1}^3 \exp(-\varepsilon_i \cdot t) \quad (6.28)$$

puisque $N_1(0) = N_2(0) = N_3(0) = N(0)/3$ et $\varepsilon_1 = 0.0275, \varepsilon_2 = 0.0129, \varepsilon_3 = 0.0106$ dans notre cas. Même si la somme de fonctions exponentielles n'est pas une fonction exponentielle elle-même en général, elle peut-être approchée par une fonction de ce type en particulier parce que les valeurs des ε_i sont proches. Ainsi, pour la courbe correspondant à la densité initiale du peuplement la plus grande sur la Figure 6.19 (a), nous obtenons par régression non linéaire :

$$N(t) \propto \exp(-\varepsilon_N \cdot t) \text{ pour } \varepsilon_N = 0.0147 \quad (6.29)$$

avec le coefficient de détermination $R^2 = 0.997$.

Dans les calculs ci-dessus, nous avons volontairement oublié le second risque de mortalité du modèle c'est à dire la mort par manque de croissance, qui n'intervient, dans le cas d'un peuplement équienné, que pour les individus à la fin de leur vie.

La Figure 6.19 (b) montre l'évolution du volume moyen des tiges des hêtres en fonction du temps. Nous obtenons une courbe qui s'aplatit progressivement mais qui est linéaire croissante à l'intérieur d'un certain intervalle, surtout pour les courbes qui correspondent aux densités initiales les plus grandes (les courbes du bas). Cela signifie que dans un certain intervalle, le volume moyen des tiges est une fonction exponentielle croissante du temps. Cela vient d'une des hypothèses de base du modèle concernant la procédure de croissance, à savoir que la croissance d'un individu suit une loi de type sigmoïde (revoir au besoin l'équation (4.24) page 112). Une fonction sigmoïde (ou logistique) du temps est une fonction exponentielle pour les petites valeurs du temps qui atteint un palier pour les grandes valeurs (revoir au besoin les modèles logistiques du paragraphe 2.2 page 23 et suivantes et en particulier l'équation (2.7) page 26). Si $w(t)$ est le volume moyen des tiges au pas de temps t , cette fonction peut être approchée par une fonction exponentielle de t pour les petites valeurs de t (ou de v). Ainsi, pour la courbe correspondant à la densité initiale du peuplement la plus grande et pour le hêtre (courbe du bas sur la Figure 6.19 (b)), nous obtenons par régression non linéaire :

$$w(t) \propto \exp(\varepsilon_w \cdot t) \text{ pour } \varepsilon_w = 0.0207 \quad (6.30)$$

avec le coefficient de détermination $R^2 = 0.998$.

Plus l'espèce est tolérante à l'ombrage, plus la linéarité des courbes dans un certain intervalle est claire (revoir la Figure 6.18). En effet, le modèle simule la compétition pour la lumière et l'espace. La compétition pour l'espace est symétrique, mais la

compétition pour la lumière est asymétrique puisqu'un arbre ombrage ses voisins plus petits mais pas l'inverse. A cause de cette asymétrie, et parce que les espèces intolérantes à l'ombrage ont un taux de croissance plus grands que les espèces tolérantes à l'ombrage, ces dernières souffrent de la compétition pour la lumière de la présence des premières mais pas l'inverse. Par conséquent, les espèces tolérantes à l'ombrage ont une croissance plus lente et restent plus longtemps dans la partie de type exponentielle de leur courbe de croissance. Au contraire, les espèces intolérantes à l'ombrage atteignent tôt la partie en palier.

En combinant les équations (6.29) et (6.30), nous obtenons :

$$w \propto N^{-\varepsilon_w/\varepsilon_N} \quad (6.31)$$

Cette expression, qui est valable dans un certain intervalle qui dépend à la fois de la valeur de la densité initiale du peuplement et de la tolérance de l'espèce considérée est équivalente à la loi d'auto éclaircie de l'équation (6.25). Dans le cas particulier de la densité initiale du peuplement la plus grande et pour le hêtre, nous obtenons :

$$\varepsilon_w / \varepsilon_N = -0.0207 / 0.0147 = -1.41 \quad (6.32)$$

qui donne une valeur proche du $-3/2$ proposé.

Nous venons de voir que les relations d'auto-éclaircie qui émergent dans le modèle sont en accord avec les relations théoriques et expérimentales. Dans notre cas, elles apparaissent parce que la densité du peuplement est une fonction exponentielle décroissante du temps et le volume moyen des individus une fonction exponentielle croissante du temps, du moins dans un certain intervalle. D'autres auteurs suggèrent que ces relations apparaissent parce que densité et volume moyen sont deux fonctions puissances du temps (Dewar, 1993).

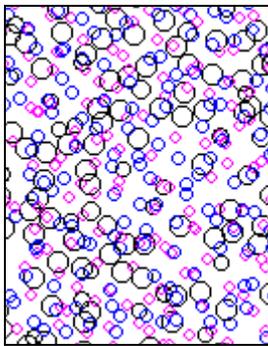
Puisque l'évolution de la densité du peuplement concerne la procédure de mortalité du modèle, et l'évolution du volume moyen des individus la procédure de croissance, nous pouvons conclure que le test de validation est un succès pour ces deux procédures. La procédure de naissance, exclue de ce test puisqu'il ne concerne que les peuplements équiennes, n'est, elle, pas validée. Notons que le réseau d'automates cellulaires que nous avons construit est particulièrement bien adapté à ce test puisqu'il a suffi de modifier un paramètre (la taille de la cellule s_{cell}) pour simuler différentes valeurs de la densité initiale du peuplement. Notons enfin que le succès de ce test de validation n'a rien à voir avec le fait que notre modèle soit spatialisé, mais il est dû à plusieurs hypothèses de base provenant directement des modèles par trouée, dont les procédures de croissance et mortalité sont donc du même coup elles aussi validées.

6.3.3. Dynamique spatio-temporelle à échelle locale

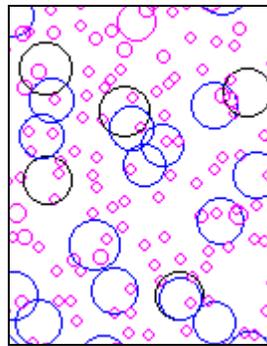
Il s'agit ici d'analyser les dynamiques spatio-temporelles simulées au niveau de l'éco-unité et au niveau de la mosaïque forestière dans son ensemble, et de comparer les résultats obtenus avec le concept de "shifting mosaic steady state" (succession cyclique au niveau de l'éco-unité dépendant de la taille de celle-ci, comportement globalement stable du système). Les termes d'éco-unité, de fusion, de fragmentation, de mosaïque forestière et de "shifting mosaic steady state" ont déjà été évoqués (revoir au besoin le paragraphe 3.3.2.2.3. page 61).

Nous allons d'abord étudier la dynamique spatio-temporelle simulée au sein d'une partie de l'espace modélisé. Cette partie a une taille d'environ 20 m * 25 m, et la distribution spatiale des individus a été représentée à différents moments de la simulation (Figure 6.20). La situation initiale est une situation de coupe, de sorte qu'on a au départ une seule et même éco-unité ($t = 20$). A $t = 130$, l'éco-unité est dominée par les bouleaux. A $t = 170$ et $t = 230$, l'éco-unité se fragmente à la mort de plusieurs bouleaux dominants. Les nouvelles éco-unités ainsi créées sont de tailles insuffisantes pour permettre une régénération efficace des bouleaux. Entre $t = 230$ et $t = 260$, les deux derniers gros bouleaux dominants issus de l'éco-unité d'origine meurent à leur tour. La mort de celui de droite entraîne l'apparition d'une nouvelle zone de régénération

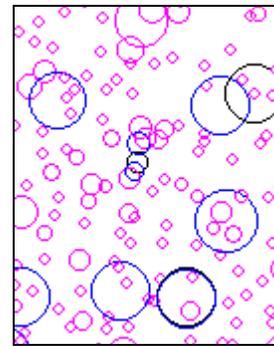
(succession allogénique et nouvelle fragmentation) alors que la mort de celui de gauche profite à des individus déjà en place (succession autogénique, pas de nouvelle fragmentation). A $t = 380$, l'ensemble des nouvelles éco-unités ont fusionné en une seule éco-unité de plus grande taille, dominée cette fois par les hêtres. A $t = 400$, $t = 420$ et $t = 450$, celle-ci se fragmente à nouveau à la mort de plusieurs hêtres. Chaque éco-unité nouvelle ainsi créée est cette fois de taille suffisante pour assurer par endroits la régénération des bouleaux. A $t = 500$, la grande éco-unité s'est plus ou moins reformée par fusion des nouvelles éco-unités. Nous avons ici un mélange de bouleaux et hêtres dominants. A $t = 560$, une nouvelle fragmentation a lieu et une nouvelle petite éco-unité est créée au centre. A $t = 660$, la grande éco-unité est reformée, dominée de nouveau par les hêtres. La situation obtenue à $t = 660$ est à peu près équivalente à celle obtenue à $t = 380$. Le cycle de succession au niveau de l'éco-unité s'est mis en place. Il sera d'autant plus marqué que les événements de fragmentation seront synchronisés (morts simultanées des individus dominants).



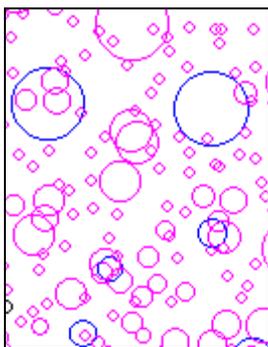
$t = 20$



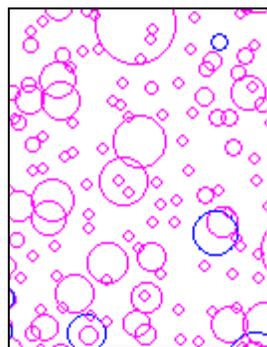
$t = 130$



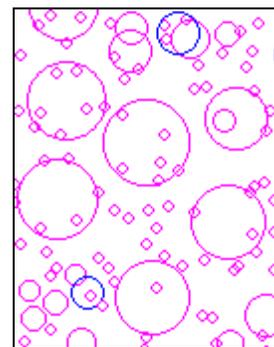
$t = 170$



$t = 230$



$t = 260$



$t = 380$

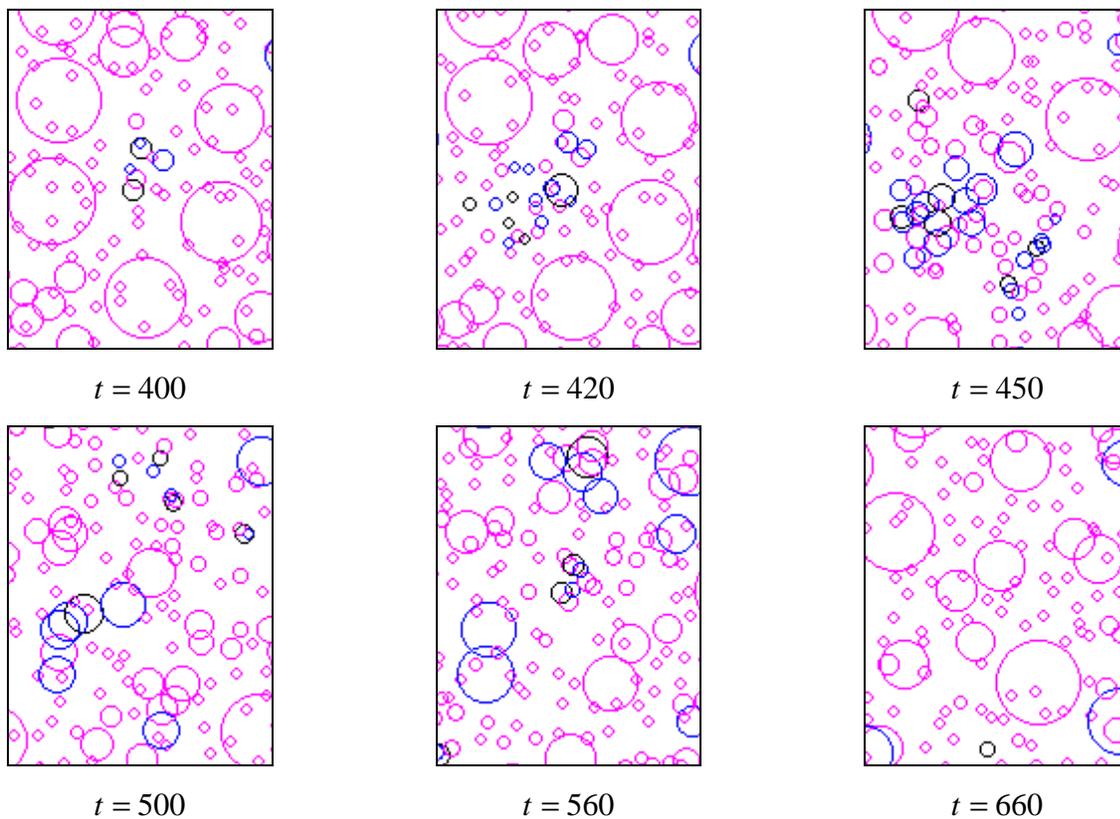


Figure 6.20 : Dynamique spatio-temporelle simulée avec le RAC et observée au niveau de l'éco-unité. Chaque individu est représenté sous la forme d'un cercle dont le diamètre est proportionnel au diamètre à hauteur de poitrine de son tronc (cercles noirs : bouleaux blancs et jaunes – cercles gris : hêtres) et dont le centre a une position aléatoire au sein de la cellule de 2 m * 2 m. L'espace représenté est une partie de l'espace modélisé d'environ 20 m * 25 m.

La mosaïque forestière, elle, est constituée d'un assemblage dynamique d'éco-unités qui change au gré du développement, des fragmentations et des fusions des éco-unités. Synchronisées au départ par la situation commune de coupe, les éco-unités tendent à se désynchroniser au hasard d'événements locaux comme la disparition prématurée d'un individu dominant. L'ensemble des différents stades de développement de l'éco-unité, tant en terme d'architecture que de composition spécifique, se trouve donc rapidement représenté au sein de la mosaïque forestière, qui atteint un état d'équilibre. Cet état d'équilibre a déjà été constaté dans les évolutions temporelles des surfaces terrières spécifiques (Figure 4.12 page 120, Figure 4.13 page 120, Figure 4.14 page 121).

6.3.4. Distribution spatiale à échelle globale

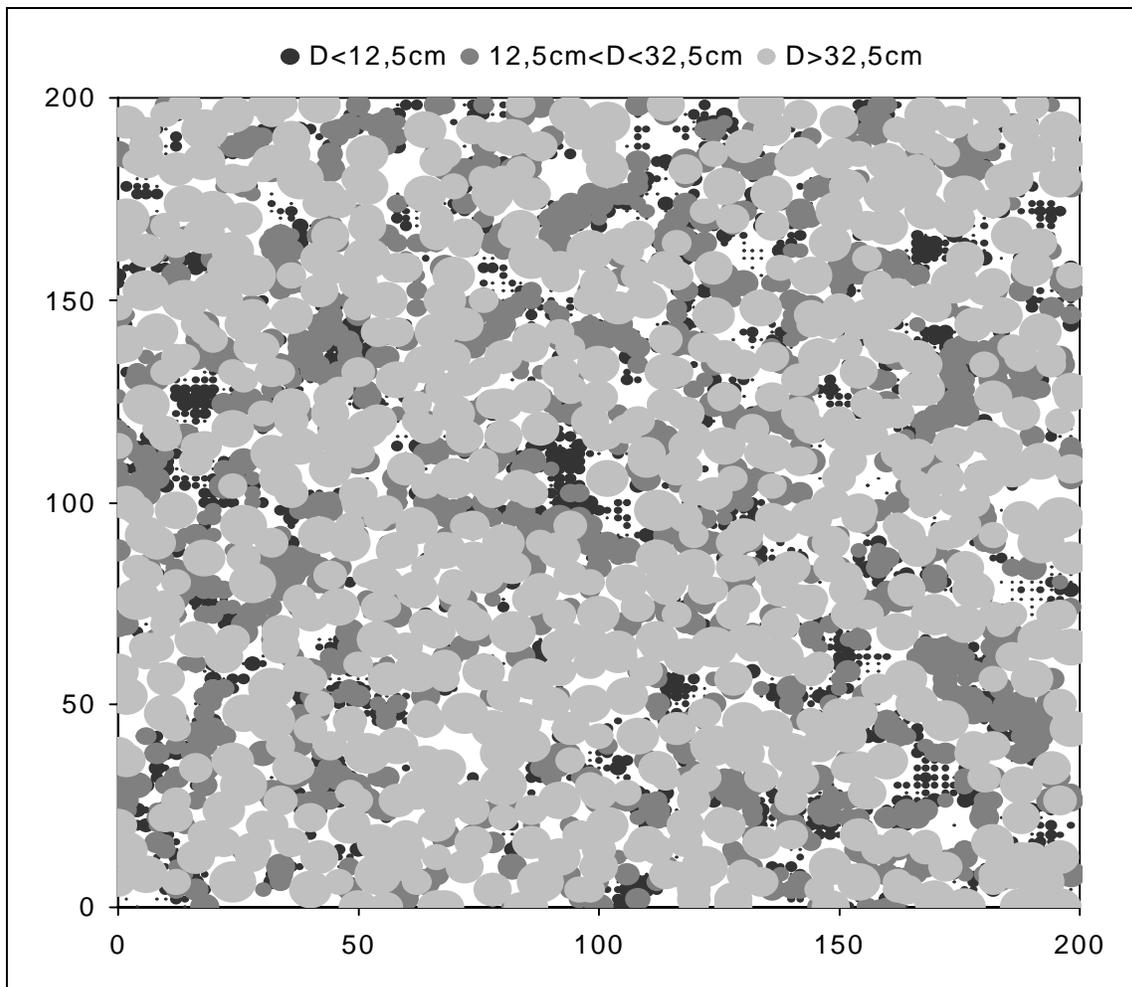


Figure 6.21 : Distribution spatiale des individus au sein de l'espace modélisé de 200 m * 200 m obtenue avec le RAC au pas de temps $t = 500$. Chaque individu est représenté sous la forme d'un cercle dont le diamètre est proportionnel au diamètre à hauteur de poitrine D de son tronc. Les 3 couleurs de remplissage des cercles correspondent à 3 classes diamétriques et symbolisent l'appartenance des individus à l'une ou l'autre des 3 strates du peuplement : fourrés-gaulis ; perchis ; futaie.

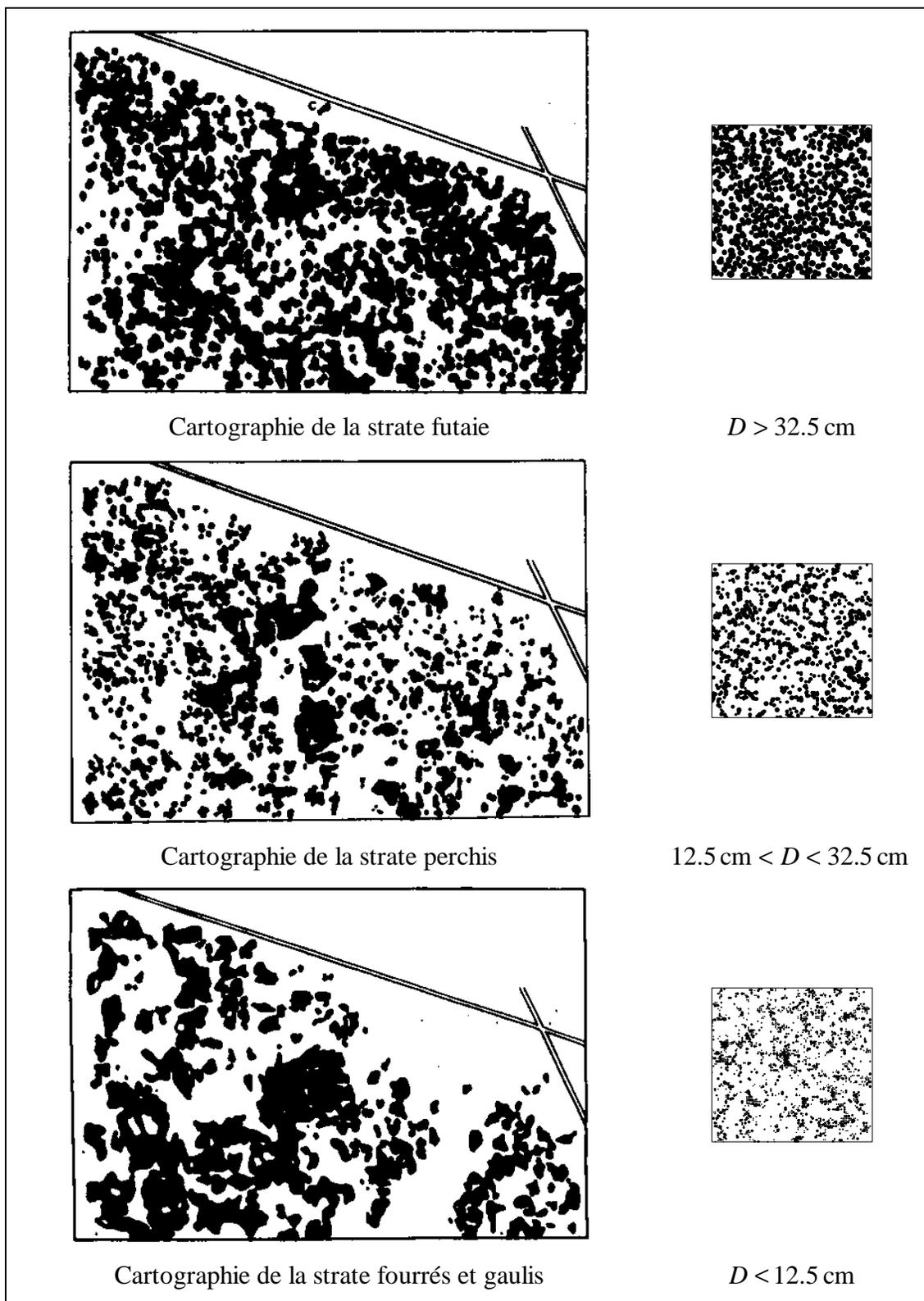


Figure 6.22 : Cartographie des 3 strates du peuplement ligneux de la réserve biologique de La Tillaie, à gauche (taille de la zone représentée : environ 700 m * 500 m) (d'après [Bachacou et al \(1979\)](#)), comparée avec la distribution spatiale simulée des individus regroupés selon leur appartenance à 3 classes de diamètre à hauteur de poitrine, à droite (taille de la zone représentée : 200 m * 200 m) (d'après la Figure 6.21).

Il s'agit cette fois d'analyser la distribution spatiale des individus obtenue à une échelle plus globale à un moment donné de la simulation. Pour analyser la structure d'un peuplement ligneux, il est d'usage de distinguer trois strates verticales, une strate arborescente supérieure (futaie), une strate arborescente inférieure (perchis) et une strate arbustive (fourrés et gaulis), correspondant à trois classes de diamètre à hauteur de poitrine (D) des individus, respectivement $D > 32.5$ cm, $12.5 \text{ cm} < D \leq 32.5$ cm et $D \leq 12.5$ cm (Lemée, 1978). Ces trois classes sont distinguées sur la Figure 6.21. Aucune distinction n'est faite vis-à-vis des espèces auxquelles appartiennent les différents individus d'abord parce que nous nous intéressons ici à la structure du peuplement plus qu'à sa composition spécifique, ensuite parce que le hêtre domine très largement (8629 hêtres contre 191 bouleaux jaunes et 2 bouleaux blancs). Nous remarquons que c'est la strate supérieure qui détermine la structuration de l'espace. Dans les trouées récentes ouvertes par la mort d'un ou plusieurs individus de cette strate dominant fourrés et gaulis. Dans les trouées plus anciennes, déjà partiellement refermées, dominant les perchis.

Le peuplement forestier de la réserve biologique de La Tillaie en forêt domaniale de Fontainebleau, situé sur un plateau sans relief, est presque exclusivement constitué d'une hêtraie. La cartographie de la structure du peuplement ligneux de La Tillaie a été effectuée par Bouchon J. et Bedeneau M. en 1968. La similitude des comportements des hêtres américain (*Fagus grandifolia*) et européen (*Fagus sylvatica*) (Peters, 1997 page 1) justifie la comparaison entre cette cartographie et la distribution spatiale que nous avons simulée (Figure 6.22). La comparaison est visuellement assez satisfaisante pour les deux strates supérieures, moins pour la strate inférieure. La présence de grandes zones homogènes dans les cartes de gauche et pas dans les distributions spatiales à droite est due à deux phénomènes. D'abord, il aurait fallu cartographier les limites de chacune des strates à partir de la distribution spatiale simulée des individus (ainsi la cartographie des zones à fourrés-gaulis à partir de la distribution spatiale simulée des individus serait plus semblable à la cartographie de terrain). La construction à la main de telles cartes inclut une grande part de subjectivité. Le recours à des méthodes plus contrôlées comme les opérations de dilatation et érosion en morphologie mathématique (Serra, 1982) est

envisageable. Ensuite, l'échelle spatiale la plus grande qui intervient dans les processus que nous avons modélisés est celle de la taille du voisinage (environ 100 m²). Il n'y a pas de phénomènes à plus grande échelle, comme la propagation de chablis, la présence de différents types de sols ou l'influence de la strate herbacée, comme c'est le cas dans la réalité de la réserve de La Tillaie (ainsi l'absence de fourrés-gaulis dans toute une zone s'explique par la présence de la fougère aigle).

6.4. Conclusion

L'étude de la sensibilité des modèles logistiques et des modèles markoviens aux conditions initiales et aux valeurs des paramètres a permis de mettre en évidence une variété de comportements qui contraste avec la simplicité des modèles. La possibilité d'étudier ces modèles de manière analytique est clairement un atout. A l'opposé, les modèles par trouée spatialisés ne peuvent être étudiés que par simulation, et les conclusions sur la sensibilité aux conditions initiales, aux valeurs des paramètres et aux conditions aux limites sont plus difficiles à dégager. Seuls l'expérience d'utilisation de ces systèmes et quelques tests en conditions normales d'utilisation permettent de supposer que les modèles sont peu sensibles aux conditions initiales et modérément sensibles aux valeurs des paramètres. Le choix des conditions aux limites de type recouvrement torique conduit à un système ergodique. De cette propriété, il découle qu'il y a équivalence entre dynamique temporelle à échelle locale et distribution spatiale à échelle globale. Cette propriété est importante dans une perspective de validation. C'est en effet l'échelle temporelle des simulations (plusieurs centaines d'années) qui rend impossible l'existence de données de validation. La distribution spatiale simulée peut, elle, être plus facilement comparée à une cartographie existante. Nous nous sommes efforcés de dégager quelques présomptions générales de validation, guidés par l'analyse de propriétés globales du peuplement émergeant des interactions locales entre les individus. Les tests de validation envisagés, succession écologique, distribution des classes diamétriques, relations d'auto-éclaircie, dynamique spatio-temporelle au niveau de l'éco-unité, distribution spatiale des individus regroupés en trois strates, sont encourageants. Dans une perspective d'utilisation des modèles pour prévoir la dynamique d'un peuplement forestier particulier, il nous paraît cependant

indispensable d'aller bien au-delà dans la phase de validation, d'où la nécessité de disposer de nombreuses données adéquates sur le peuplement en question.

Conclusion générale

Le travail accompli dans le cadre de cette thèse de doctorat débouche sur une synthèse de nombreux modèles utilisables pour simuler la dynamique des écosystèmes forestiers. Les modèles en question ont tous été soigneusement étudiés, la plupart d'entre eux ont été effectivement programmés et analysés, et les modèles individuels développés dans une perspective de spatialisation.

Les premiers modèles qui ont été présentés, les modèles agrégés de dynamique des populations, n'ont pas qu'un intérêt historique et méritent une analyse plus détaillée qu'une simple revue bibliographique. Ils sont suffisamment généraux pour s'appliquer en première approximation à de nombreuses situations. Ils ont aussi l'avantage de pouvoir être étudiés analytiquement et de bénéficier d'une solide base théorique en calcul différentiel ou en calcul matriciel. Enfin, de tels modèles présentent des comportements plus complexes que ne le laisse supposer la simplicité de la modélisation, en particulier des comportements chaotiques et des dynamiques transitoires. En conclusion, ce sont d'excellents outils pédagogiques parce qu'ils permettent d'illustrer de nombreux types d'interactions et de dynamiques différentes à partir de très peu d'équations et de paramètres. Mais ces modèles ont aussi leurs limites. Ils utilisent des paramètres difficilement mesurables. Ils ne permettent pas facilement d'étudier des phénomènes spatiaux. Ils ne permettent pas non plus d'aborder les phénomènes d'émergence de propriétés au niveau de la population à partir des interactions locales entre les individus, contrairement aux modèles individuels de dynamique des populations.

Les modèles individuels de dynamique des populations, et en particulier les modèles par trouée dans le cadre de la simulation de la dynamique forestière, conduisent à une formidable synthèse de connaissances préalablement disséminées au sein de différentes disciplines. Une telle synthèse nécessite de choisir les phénomènes à considérer, puis de les simplifier, choix et simplifications étant justifiés a posteriori au regard de la confrontation des résultats du modèle à la réalité. Les modèles constituent alors de véritables outils de recherche. Une fois paramétrés, les modèles par trouée sont très bien adaptés à la prévision de la dynamique de la composition floristique d'écosystèmes

forestiers dans des conditions très diverses de lumière, de température, d'humidité, et de fertilité. Cette dynamique émerge des interactions entre les différents individus modélisés. Les modèles par trouée ont aussi leurs limites. D'abord parce qu'il en existe beaucoup et qu'ils sont difficilement comparables : les premiers modèles par trouée ont posé les grands principes qui ont été repris ensuite par une multitude de modèles avec chacun leurs petites spécificités. Ensuite parce qu'ils restent difficiles à paramétrer, surtout s'il y a peu de données de terrain sur le système particulier étudié. Certains paramètres simplificateurs sont aussi très théoriques, sans doute non mesurables, et requièrent une estimation au bon sens. Enfin, les modèles par trouée sont à la base non spatialisés donc inutilisables pour considérer des phénomènes qui se propagent dans l'espace comme les chablis ou les maladies. Nous avons donc développé deux modèles par trouée spatialisés.

Les deux modèles par trouée spatialisés que nous avons développés sont complémentaires plus que contradictoires. D'abord, ils sont fondés l'un sur une approche orientée espace, le réseau d'automates cellulaires, l'autre sur une approche orientée individu, le modèle centré individu spatialisé. Or dans le cadre de la modélisation de la dynamique forestière, la question se pose vraiment de savoir quelle approche adopter puisque l'une et l'autre sont envisageables. Ensuite, comme les deux modèles donnent effectivement des résultats différents, leur comparaison a permis d'évaluer les conséquences de petites différences conceptuelles dans la procédure de régénération d'un modèle à l'autre. Nous pouvons ainsi conclure que cette procédure est très sensible. C'est aussi malheureusement celle qui suscite le moins d'unanimité dans les démarches adoptées dans les modèles. Enfin, les deux modèles peuvent chacun être développés dans une perspective différente, la forme matricielle du réseau d'automates cellulaires permettant un couplage facile avec un Système d'Informations Géographiques, l'architecture centrée individu du second le rendant proche d'un Système Multi Agents. Nous avons vu l'intérêt de la spatialisation dans la production de cartographies de la distribution spatiale des individus. La spatialisation permet aussi d'envisager la modélisation de phénomènes se propageant dans l'espace comme les chablis. La paramétrisation de ces modèles, comme pour les modèles par trouée, reste cependant

difficile. Certains paramètres des modèles par trouée restent non spatialisés. Leur spatialisation est possible en introduisant le relief.

L'introduction du relief, d'un modèle de calcul du rayonnement solaire et d'un modèle de calcul des bilans hydrique - hydrologique spatialisés tenant compte de ce relief, rend possible la simulation de la dynamique forestière au niveau d'un paysage. Les perspectives de spatialisation de plusieurs paramètres importants des modèles par trouée, le rayonnement solaire incident au-dessus de la canopée, la température, les précipitations, la réserve utile du sol et la distance au toit de la nappe phréatique, ont en effet été envisagés. Les potentialités de ce genre de modèles sont très grandes parce que l'introduction du relief rend l'espace modélisé hétérogène et entraîne une grande diversité de conditions environnementales auxquelles les différentes espèces seront plus ou moins bien adaptées. Un tel modèle pose évidemment des problèmes de paramétrisation et de validation toujours plus grands, voire insolubles, sauf dans le cadre de l'étude d'un site particulier pour lequel de nombreuses données seraient disponibles. Nous avons vu en effet que le comportement hydrologique d'un bassin versant dépend de facteurs géologiques, climatologiques, mécaniques ou hydrologiques qui peuvent être différents même pour deux bassins ayant le même relief, ce qui ne facilite pas la généralisation des résultats.

L'étude de la sensibilité des modèles logistiques et des modèles markoviens aux conditions initiales et aux valeurs des paramètres a permis de mettre en évidence une variété de comportements qui contraste avec la simplicité des modèles. La possibilité d'étudier ces modèles de manière analytique est clairement un atout. A l'opposé, les modèles par trouée spatialisés ne peuvent être étudiés que par simulation, et les conclusions sur la sensibilité aux conditions initiales, aux valeurs des paramètres et aux conditions aux limites sont plus difficiles à dégager. Seuls l'expérience d'utilisation de ces systèmes et quelques tests en conditions normales d'utilisation permettent de supposer que les modèles sont peu sensibles aux conditions initiales et modérément sensibles aux valeurs des paramètres. Le choix des conditions aux limites de type recouvrement torique conduit à un système ergodique. De cette propriété découle qu'il y a équivalence entre dynamique temporelle à échelle locale et distribution spatiale à échelle globale.

Cette propriété est importante dans une perspective de validation. C'est en effet l'échelle temporelle des simulations (plusieurs centaines d'années) qui rend impossible l'existence de données de validation. La distribution spatiale simulée peut, elle, être plus facilement comparée à une cartographie existante. Nous nous sommes efforcés de dégager quelques présomptions générales de validation, guidés par l'analyse de propriétés globales du peuplement émergeant des interactions locales entre les individus. Les tests de validation envisagés, succession écologique, distribution des classes diamétriques, relations d'auto-éclaircie, dynamique spatio-temporelle au niveau de l'éco-unité, distribution spatiale des individus regroupés en trois strates, sont encourageants. Dans une perspective d'utilisation des modèles pour prévoir la dynamique d'un peuplement forestier particulier, il nous paraît cependant indispensable d'aller bien au-delà dans la phase de validation, d'où la nécessité de disposer de nombreuses données adéquates sur le peuplement en question.

Nous souhaitons que ce travail contribue à donner une base solide de départ pour la construction de modèles adaptés à des problématiques diverses. Il a permis en effet de balayer le spectre étendu des méthodes à employer, calcul différentiel, calcul matriciel, simulation informatique utilisant les réseaux d'automates cellulaires ou les systèmes multi-agents, et dépasse largement le cadre de la modélisation des écosystèmes forestiers.

Références bibliographiques

Acevedo M.F., 1981 – On Horn's markovian model of forest dynamics with particular reference to tropical forests. *Theoretical Population Biology* 19, p.230–250.

Ambroise B., Beven K., Freer J., 1996 – Toward a generalisation of the TOPMODEL concepts: topographic indices of hydrological similarity. *Water Resources Research*, Vol.32, No.7, p.2135–2145.

de Angelis D.L., Travis C.C., Post W.M., 1979 – Persistence and stability of seed-dispersed species in a patchy environment. *Theoretical Population Biology* 16, p.107–125.

Auger P., 1995 – Automates cellulaires et dynamique spatiale. Modélisation de la dynamique forestière. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 50, p.261–272.

Bachacou J., Bouchon J., Tomimura S., 1979 – Etudes structurales en forêt par les techniques de morphologie mathématique. *Æcologia Plantarum* 14(3), p.205–217.

Bachelard S., 1979 – Quelques aspects historiques des notions de modèle et de justification des modèles. Actes du colloque élaboration et justification des modèles. Applications en biologie. Tome I. Présentés par Delattre P, Thellier M., Maloine S.A. éditeur Paris, p.3–19.

Barbault R., 1992 – Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité. Masson, Paris.

Barbault R., 1997 – Ecologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. 4^{ème} édition. Masson, Paris.

Bazzaz F.A., 1996 – Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Beven K., Lamb R., Quinn P., Romanowicz R., Freer J., 1995 – TOPMODEL. In *Computer models of watershed hydrology*. Edited by Singh V.P., Water Resources Publications, p.627–668.

Boon J.P., Frisch U., D'Humières D., 1993 – L'hydrodynamique modélisée sur réseau. *La Recherche* 253 Volume 24, p.391–399.

Bormann F.H, Likens G.E., 1979 – Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forest. *American Scientist* 67, p.660–669.

Botkin D.B., 1993 – Forest dynamics. An ecological model. Oxford University Press, Oxford.

- Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R., 1972 – Rationale, limitations, and assumptions of a northeastern forest growth simulator. *IBM J. Res. Develop.* 16, p.101–116.
- Brisson J., Bergeron Y., Bouchard A., Leduc A., 1994 – Beech-maple dynamics in an old-growth forest in southern Québec, Canada. *Ecoscience* 1 (1), p.40–46.
- Bugmann H.K.M., Yan X., Sykes M.T., Martin P., Lindner M., Desanker P.V., Cumming C.G., 1996 – A comparison of forest gap models : model structure and behaviour. *Climatic change* 34, p. 289–313.
- Busing R.T., 1991 – A spatial model of forest dynamics. *Vegetatio* 92, p.167–191.
- Canham C.D., Finzi A.C., Pacala S.W., Burbank D.H., 1994 – Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Can. J. For. Res.* Vol. 24, p.337–349.
- Caswell H., Etter R.J., 1993 – Ecological interactions in patchy environments: from patch-occupancy models to cellular automata. In *Patch dynamics*. Edited by Levin S.A., Powell T., Steele J.H., Springer-Verlag, p.93–109.
- Caswell H., John A.M., 1992 – From the individual to the population in demographic models. In *Individual-based models and approaches in ecology*. Edited by de Angelis D. and Gross L.J., Chapman and Hall, New York, p.36–61.
- Chesson P.L., Warner R.R., 1981 – Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* Vol. 117 No. 6, p.923–943.
- Colasanti R.L., Hunt R., 1997 – Real botany with artificial plants : a dynamic, self-assembling, plant model for individuals and populations. In *Proceedings of the Fourth European Conference on Artificial Life ECAL97*, Edited by Husbands P., Harvey I., MIT Press, Cambridge, p.266–273.
- Coquillard P., Hill D.R.C., 1997 – Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson, Paris.
- Crawley M.J., 1997 – The structure of plant communities. In *Plant ecology*, Edited by Crawley M.J., Blackwell Science, p.475–531.
- Crilly T., 1991 – The roots of chaos. A brief guide. In *Fractals and chaos*, Edited by Jones H., Crilly A.J., Earnshaw R.A., Springer-Verlag, p.193–209.
- Deutschman D.H., Levin S.A., Devine C., Buttel L.A., 1997 – Scaling from trees to forests: Analysis of a complex simulation model. *Science Online*: <http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm>.
- Dewar R.C., 1993 – A mechanistic analysis of self-thinning in terms of the carbon balance of trees. *Annals of Botany London* 71, p.147–159.

Diggle P.J., 1983 – Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London.

Dubé P., Marceau D.J., Lett C., Hay G.J., 1998 – Vers une validation directe de modèles distribués de simulation de la dynamique forestière. Actes du Colloque "Changement d'échelle et modélisation en foresterie : Apport de la télédétection et de SIGs", Montréal, 19-21 mars 1998, p.152–160.

Durand R., Legros J.P., 1981 – Cartographie automatique de l'énergie solaire en fonction du relief. *Agronomie*, 1 (1), p.31–39.

Elmoznino H., Lobry C., 1997 – Automates cellulaires et modélisation de la dynamique forestière, *Écologie*, t.28(4), p.307–321.

Eckmann J.P., Mashaal M., 1991 – La physique du désordre. *La Recherche*, No. 232, p.554–564.

Ferber J., 1995 – Les système multi-agents. Vers une intelligence collective. InterÉditions, Paris.

Ferber J., 1997 – La modélisation multi-agent : un outil d'aide à l'analyse des phénomènes complexes. Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement. Coordinateur Blasco F., Elsevier, p.113–133.

Floreano D., Nolfi S., 1997 – Adaptive behavior in competing co-evolving species. In *Proceedings of the Fourth European Conference on Artificial Life ECAL97*, Edited by Husbands P., Harvey I., MIT Press, Cambridge, p.378–387.

Ford E.D., Sorrensen K.A., 1992 – Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. In *Individual-based models and approaches in ecology*. Edited by de Angelis D. and Gross L.J., Chapman and Hall, New York, p.363–407.

Franc A., 1997 – Croissance des peuplements forestiers hétérogènes : modélisation par des réseaux d'automates cellulaires. Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement. Coordinateur Blasco F., Elsevier, p.319–327.

Frontier S., Pichod-Viale D., 1998 – Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Dunod, Paris.

Gates D.M., 1980 – *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, New York.

Gross L.J., Rose K.A., Rykiel E.J., Van Winkle W., Werner E.E., 1992 – Individual-based modelling: summary of a workshop. In *Individual-based models and approaches in ecology*. Edited by de Angelis D. and Gross L.J., Chapman and Hall, New York, p.511–522.

Hatfield J.S., Link W.A., Dawson D.K., Lindquist E.L., 1996 – Coexistence and community structure of tropical trees in a hawaiian montane rain forest. *Biotropica* 28 (4b), p.746–758.

Hegselmann R., Flache A., 1998 – Understanding complex social dynamics: a plea for cellular automata based modelling. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* vol.1, no. 3. <http://www.soc.surrey.ac.uk/JASSS/1/3/1.html>.

d'Herbès J.M., Valentin C., Thiéry J.M., 1997 – La brousse tigrée au Niger : synthèse des connaissances acquises. Hypothèses sur la genèse et les facteurs déterminant les différentes structures contractées. In *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*. Editeurs J.M. d'Herbès, J.M.K. Ambouta, R.Peltier, John Libbey Eurotext, Paris, p.131–152.

Horn H.S., 1975a – Forest succession. *Sci. Am.* 232, p.90–98.

Horn H.S., 1975b – Markovian properties of forest succession. In *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, p.196–211.

Houllier F., 1995 – A propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 50, p.273–282.

Huston M., Smith T., 1987 – Plant succession: life history and competition. *Amer. Nat.* Vol. 130, No. 2, p.168–198.

Huston M., de Angelis D., Post W., 1988 – New computer models unify ecological theory. Computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. *Bioscience* 38 (10), p.682–691.

Karafyllidis I., Thanailakis A., 1997 – A model for predicting forest fire spreading using Cellular Automata. *Ecological Modelling* 99, p.87–97.

Kawasaki K., Nakajima H., Shigesada N., Teramoto E., 1991 – Structure, stability and succession of model competition systems. In *Theoretical studies of ecosystems. The network perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, p.179–210.

Langlois A., Phipps M., 1997 – *Automates cellulaires et simulation urbaine*. Hermes, Paris.

Laplaze D., 1990 – *Le rayonnement solaire. Estimations et mesures*. Editions Européennes Erasme, Paris–Nanterre.

Lebreton J.D., 1996 – Demographic models for subdivided populations: the renewal equation approach. *Theor. Popul. Biol.*, 49(3), p.291–313.

Leemans R., Prentice I.C., 1987 – Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Picea–Pinus* forest. *Vegetatio* 69, p.147–156.

Legay J.M., Barbault R., 1995 – *La révolution technologique en écologie*. Masson, Paris.

- Lehman C.L., Tilman D., 1997 – Competition in spatial habitats. In *Spatial ecology: the role of space in populations dynamics and interspecific interactions*. Edited by Tilman D. and Kareiva P., *Monographs in population biology* 30, Princeton University Press, Princeton, p.185–203.
- Lemée G., 1978 – La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In *Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Sous la direction de Lamotte M., Bourlière F., Masson, p.75–128.
- Lemée G., 1985 – Rôle des arbres intolérants à l'ombrage dans la dynamique d'une hêtraie naturelle (forêt de Fontainebleau). *Acta Œcologica Œcologica Plantarum*, Vol. 6 (20), n°1, p.3–20.
- Lett C., Silber C., Dubé P., Walter J.M., Raffy M., 1998 – A spatial model of forest dynamics using a cellular automata network. *Proceedings of the International Workshop "Scaling and modelling in forestry: Applications in Remote Sensing an GIS"*, Montréal, March 19-21, 1998, p.141–151.
- Lett C., Silber C., Barret N., 1999 – Comparison of a cellular automata network and an individual-based model for the simulation of forest dynamics. *Ecological Modelling*, 121: 277–293.
- Lett C., Walter J.M.N. – Validation of an individual-based model of forest dynamics using self-thinning relationships. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série III - Sciences de la Vie*, sous presse.
- Lomnicki A., 1992 – Population ecology from the individual perspective. In *Individual-based models and approaches in ecology*. Edited by de Angelis D. and Gross L.J., Chapman and Hall, New York, p.3–17.
- Lonsdale W.M., 1990 – The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology* 71(4), p.1373–1388.
- Looijen R.C., 1998 – Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programmes. *Proefschrift*, Rijksuniversiteit Groningen.
- Maily D., 1998 – Influence of the disturbance regime on forest succession in the Coastal Western Hemlock drier maritime subzone, British Columbia. Thesis, University of British Columbia, Department of Forest Sciences.
- Marceau D.J., Gratton D.J., Fournier R.A., Fortin J.P., 1994 – Remote sensing and the measurement of geographical entities in a forested environment. 2. The optimal spatial resolution. *Remote Sensing of Environment* 49, p.105–117.
- Markus M., Kusch I., 1995 – Cellular automata for modelling shell pigmentation of molluscs. *Journal of biological systems*, Vol. 3, No. 4, p.999–1011.

- de Marsily G., 1997 – De la validation des modèles en sciences de l'environnement. Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement. Coordinateur Blasco F., Elsevier, p.375–382.
- May R.M. (Editor), 1981 – Theoretical ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publications.
- May R.M., 1991 – Le chaos en biologie. La Recherche, No. 232, p.588–598.
- Monteith J.L., Unsworth M.H., 1990 – Principles of environmental physics. Second edition. Edward Arnold.
- Moravie M.A., Pascal J.P. and Auger P., 1997 – Investigating canopy regeneration process through individual-based spatial models: application to a tropical rain forest. Ecological Modelling, 104: 241–260.
- Murdoch W.W., McCauley E., Nisbet R.M., Gurney W.S.C., de Roos A.M., 1992 – Individual-based models: combining testability and generality. In Individual-based models and approaches in ecology. Edited by de Angelis D. and Gross L.J., Chapman and Hall, New York, p.18–35.
- Oldeman R.A.A., 1990 – Forests: Elements of Silvology. Springer-Verlag, Berlin.
- Pacala S.W., Canham C.D., Silander J.A., 1993 – Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. Can. J. For. Res., 23: 1980–1988.
- Pacala S.W., Canham C.D., Silander J.A., Kobe R.K., Ribbens E., 1996 – Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics, Ecol. Monogr., 66:1–43.
- Pascal J.P., Moravie M.A., Auger P., 1997 – Modélisation de la dynamique forestière : recherche de configurations spatiales. In: Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement. Coordinateur Blasco F., Elsevier, p.365–373.
- Perrin de Brichambaut C., 1963 – Rayonnement solaire et échanges radiatifs naturels. Gauthier-Villars Editeur, Paris.
- Peterken G.F., 1996 – Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peters R., 1997 – Beech forests. Geobotany 24, Kluwer Academic Publishers.
- Platt W.J., Strong D.R. (Editors), 1989 – Special Feature Treefall gaps and forest dynamics. Ecology, Vol.70, No.3.

Quinn P.F., Beven K.J., Lamb R., 1997 – The $\ln(a/\tan\beta)$ index: how to calculate it and how to use it within the TOPMODEL framework. In *Distributed modelling in hydrology: applications of TOPMODEL*. Edited by Beven K.J., Wiley, Chichester, p.31–52.

Ramade F., 1994 – *Éléments d'écologie. Écologie fondamentale*. Edisciences international, Paris.

Ramstein G., Raffy, M., 1989 – Analysis of the structure of radiometric remotely-sensed images. *International Journal of Remote Sensing*, Vol.10, No.6, p.1049–1073.

Schenk H.J., 1996 – Modeling the effects of temperature on growth and persistence of tree species : a critical review of tree population models. *Ecological Modelling* 92, p.1–32.

Serra J., 1982 – *Image analysis and mathematical morphology*. Academic Press.

Shugart H.H., 1984 – *A theory of forest dynamics*. Springer-Verlag, New York.

Shugart H.H., West D.C., 1977 – Development of an appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *Journal of Environmental Management* 5, p.161–179.

Smith T.M., Urban D.L., 1988 – Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74, p.143–150.

Thiéry J.M., d'Herbès J.M., Valentin C., 1995 – A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. *Journal of Ecology* 1995, 83, p.497–507.

Thom R., 1979 – *Modélisation et scientificité. Actes du colloque élaboration et justification des modèles. Applications en biologie. Tome I. Présentés par Delattre P, Thellier M., Maloine S.A. éditeur Paris*, p.21–29.

Thom R., 1984 – *Modèles physiques et biologiques de la singularité. Querelle de modèles. Cahiers S.T.S. Science – Technologie – Société. Editions du CNRS*.

Tilman D., Lehman C.L., Kareiva P., 1997 – Population dynamics in spatial habitats. In *Spatial ecology: the role of space in populations dynamics and interspecific interactions*. Edited by Tilman D. and Kareiva P, *Monographs in population biology* 30, Princeton University Press, Princeton, p.3–20.

Tilman D., 1999 – Diversity by default. *Science*, Vol. 283, p.495–496.

Urban D.L., Shugart H.H., 1992 – Individual-based models of forest succession. In *Plant Succession. Theory and prediction*. Edited by Glenn-Lewin D.C., Peet R.K. and Veblen T.T., Chapman & Hall, London, p.249–292.

- Van der Meer P.J., Bongers F., Chatrou L., Riéra B., 1994 –Defining canopy gaps in a tropical rain forest: effects on gap size and turnover time. *Acta Ecologica* 15 (6), p.701–714.
- Ventrella J., 1996 – Emergent morphology and locomotion without a fitness function. In *From animals to animats 4. Proceedings of the Fourth International Conference on Simulation of Adaptive Behavior*. Edited by Maes P., Mataric M.J., Meyer J.A. Pollack J., Wilson S.W., MIT Press, p.484–495.
- Walraven R., 1978 – Calculating the position of the sun. *Solar Energy*, Vol. 20, p.393–397.
- Watkinson A.R., 1997 – Plant population dynamics. In *Plant ecology*, Edited by Crawley M.J., Blackwell Science, p.359–400.
- Weisbuch G., 1989 – Dynamique des systèmes complexes. Une introduction aux réseaux d'automates. *Savoir actuels*, InterEditions / Editions du CNRS.
- Weiss A., Norman J.M., 1985 – Partitioning solar radiation into direct and diffuse visible and near-infrared components . *Agricultural and Forest Meteorology* 34, p.205–213.
- Weller D.E., 1987 – A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs* 57(1), p.23–43.
- White J., 1985 – The thinning rule and its application to mixtures of plant populations. In: *Studies on plant demography*. Edited by White J., Academic Press, London, p. 291–309.
- Whitmore T.C., 1989 – Canopy gaps and the two major groups of forest trees. In *Special Feature Treefall gaps and forest dynamics*. Edited by Platt W.J., Strong R.J., *Ecology*, Vol.70, No.3, , p.536–538.
- Wissel C., 1991 – A model for the mosaic–cycle concept. In *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. Edited by Remmert H., Springer–Verlag, p.22–45.
- Wissel, C., 1992 – Modelling the mosaic cycle of a middle European beech forest. *Ecol. Modelling*, 63, p.29–43.
- Wolfram S., 1994 – Cellular automata and complexity. *Collected papers*. Addison Wesley, Reading.
- Woodcock C.E., Strahler A.H., Jupp D.L.B., 1988 – The use of variograms in remote sensing: I. Scene models and simulated images. II. Real data images. *Remote Sensing of Environment* 25, p.323–379.
- Woodcock C.E., Strahler A.H., 1987 – The factor of scale in remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 21, p.311–332.

Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K., 1963 – Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology Osaka City University* 14, p.107–129.

Zeide B., 1987 – Analysis of the $3/2$ power law of self-thinning. *Forest Sciences* 33(2), p.517–537.

Index

A

Angle solaire	
azimutal.....	136
zénithal.....	135

C

Chablis.....	60
Climax.....	38
Compétition.....	23

E

Eco-unité	
définition.....	62
fragmentation.....	62
fusion.....	62
Effet de Foehn.....	166
Espèce	
intermédiaire.....	57
intolérante à l'ombrage.....	57
tolérante à l'ombrage.....	57

G

Gap model.....	<i>Voir</i> Modèle par trouée
----------------	-------------------------------

I

Ile 62	
Indice topographique.....	155

L

Loi d'auto-éclaircie.....	201
---------------------------	-----

M

Matrice	
de Leslie.....	43
de Leslie multisites.....	47
de transition.....	39

Modèle

agrégé.....	23
de réaction-diffusion.....	44
définition.....	19
d'occupation de sites.....	48
individuel.....	53
logistique.....	23
logistique multisites.....	46
markovien homogène.....	38
markovien non homogène.....	43
par trouée.....	56

Mosaïque forestière.....	62
--------------------------	----

N

Niche écologique.....	31
-----------------------	----

R

Rayonnement	
diffus instantané.....	138
direct instantané.....	137
global instantané.....	139
photosynthétiquement actif.....	143

Réseaux d'automates cellulaires

définition.....	85
exemples.....	87

Réseaux d'automates cellulaires

spatialisation d'un modèle par trouée.....	107
--	-----

Réserve

hydrologique.....	162
hypodermique.....	159
utile.....	157

S

Shifting mosaic steady state.....	62
-----------------------------------	----

Stratégies biodémographiques r et K	33
---	----

Succession

allogénique.....	42
autogénique.....	41
primaire.....	60
secondaire.....	60

Surface terrière.....	119
-----------------------	-----

Système

chaotique.....	173
complexe.....	14
déterministe.....	175
ergodique.....	199

T

Trouée.....	59
-------------	----

V

Validation

définition.....	21
tests de.....	199

Volis.....	60
------------	----

Résumé en français

Le travail accompli dans le cadre de cette thèse de doctorat débouche sur une synthèse de nombreux modèles utilisables pour simuler la dynamique des écosystèmes forestiers, allant des modèles agrégés aux modèles individuels spatialisés. Les modèles ont tous été soigneusement étudiés, la plupart d'entre eux ont été effectivement programmés et analysés, et une extension des modèles par trouée dans une perspective de spatialisation a été proposée. Deux approches conceptuelles différentes de spatialisation ont été envisagées. La première, orientée espace, qui consiste à discrétiser l'espace forestier en cellules régulières et à faire une association du type une cellule / un arbre, conduit à un réseau d'automates cellulaires. La seconde, orientée individu, qui consiste à donner aux arbres des coordonnées spatiales, conduit à un modèle centré individu spatialisé. Chaque approche a été mise en œuvre et cela a conduit à deux modèles légèrement différents dont les résultats de simulation ont été comparés en analysant les évolutions temporelles des surfaces terrières spécifiques et les distributions spatiales des individus. Une extension supplémentaire vers un modèle de simulation à l'échelle du paysage a ensuite été proposée en introduisant le relief et ses effets sur l'ensoleillement et l'humidité. Des tests de sensibilité des modèles aux conditions initiales, aux valeurs des paramètres et aux conditions aux limites ont été effectués. Des tests de validation des modèles montrent que les propriétés du peuplement qui émergent des interactions locales entre individus voisins sont en accord avec une connaissance établie dans la communauté écologique, ce qui est encourageant.

Titre en anglais

Modelling and simulating the dynamics of forest ecosystems : from aggregated models to spatially-explicit individual-based models.

Résumé en anglais

The work carried out within this Ph.D. thesis leads to a synthesis of many models that can be used for simulating the dynamics of forest ecosystems, going from aggregated models to spatially-explicit individual-based models. The models were all carefully studied, most of them were actually programmed and analysed, and an extension of the gap models toward spatialisation was proposed. Two different conceptual approaches for spatialisation are possible. The first one is space-oriented, consists in a segmentation of space into regular cells and an association cell / tree, and leads to a cellular automata network. The second one is individual-oriented, consists in giving the trees a location in space, and leads to a spatially-explicit individual-based model. Both approaches were considered and two slightly different models were developed. Both models were simulated, and the temporal evolutions of specific basal area and the spatial distribution of individuals were compared. A further extension toward a simulation model at the landscape scale was proposed, introducing the effects of topography on light and water resources. Sensitivity tests of the models to initial conditions, values of the parameters and boundary conditions, were performed. Validation tests indicate that properties of the populations that emerge from the local interactions among individuals are consistent with the knowledge of ecologists, which is encouraging.

Mots-clés

modèle, dynamique forestière, "gap model", spatialisation, réseau d'automates cellulaires, validation.

Intitulé et adresse du laboratoire

Laboratoire des Sciences de l'Image, de l'Informatique et de la Télédétection
Groupe de Recherches en Télédétection et Spatialisation
Parc d'Innovation
5, Boulevard Sébastien Brant
67400 STRASBOURG-ILLKIRCH
