Disturbance, diversity and permanence of structures in forest ecosystems

Thomas Cordonnier

▶ **To cite this version:**

Thomas Cordonnier. Disturbance, diversity and permanence of structures in forest ecosystems. Life Sciences [q-bio]. ENGREF (AgroParisTech), 2004. English. NNT : 04ENGR0010 . pastel-00000909

HAL Id: pastel-00000909
https://pastel.hal.science/pastel-00000909

Submitted on 11 Jan 2005

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ECOLE NATIONALE DU GENIE RURAL DES EAUX ET DES FORÊTS
ENGREF

Cemagref
Grenoble, Unité EPM

Université Paris XI
Département EPC
Ecologie, Systématique et Evolution

N° Ordre :

/0/4/E/N/G/R/0/0/1/0/

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'ENGREF

Présentée et soutenue publiquement par
Thomas CORDONNIER

le 17 juin 2004

PERTURBATIONS, DIVERSITE ET PERMANENCE DES STRUCTURES DANS LES ECOSYSTEMES FORESTIERS

Spécialité : Sciences Forestières

JURY :

Jean-François DHOTE (INRA)	**:**	**Rapporteur**
Paul LEADLEY (Université Paris XI)	**:**	**Rapporteur**
Philippe DREYFUS (INRA)	**:**	**Examinateur**
Jacques GIGNOUX (CNRS)	**:**	**Examinateur**
Alain FRANC (INRA)	**:**	**Directeur de thèse**
Benoît COURBAUD (Cemagref)	**:**	**Codirecteur de thèse**

ECOLE NATIONALE DU GENIE RURAL DES EAUX ET DES FORÊTS
ENGREF
19 avenue du Maine
75732 Paris Cedex 15

Cemagref
Grenoble, Unité EPM
2 rue de la Papeterie
38402 Saint-Martin-d'Heres cedex

Université Paris XI
Département EPC
Ecologie, Systématique et Evolution
UMR 8079, Bât. 362
91405 Orsay cedex

PERTURBATIONS, DIVERSITE ET PERMANENCE DES STRUCTURES DANS LES ECOSYSTEMES FORESTIERS

DISTURBANCE, DIVERSITY AND PERMANENCE OF STRUCTURES IN FOREST ECOSYSTEMS

Mots-clés :

Hypothèse des perturbations intermédiaires; dynamique en patchs; limitation par le recrutement; fréquence dépendance négative; immigration; compromis compétition-colonisation; niche de succession; forêt de protection; résilience; résistance; constance; persistance.

Keywords :

Intermediate disturbance hypothesis; patch dynamics; recruitment limitation; negative frequency dependence; immigration; competition-colonisation trade-off; succession niche; resistance; resilience; temporal stability; persistence.

Un arbre nu
Sauf une feuille
Qui tient toujours

Un homme nu
Sauf un visage
Qui ment toujours

Abattre l'arbre
Pour qu'elle tombe

Et tuer l'homme
Pour qu'il soit vrai ?

Pierre Emmanuel

Du monde confus, opaque
des ossements et des graines
ils s'arrachent avec patience

afin d'être chaque année
plus criblés d'air

Philippe Jacottet

La nuit
Il y a des arbres
Où le vent s'arrête
Sans bruit se déshabille

Et au matin les gens de la vallée
Disent avec sourire
Cette nuit le vent s'est calmé

Paul Vincensini

REMERCIEMENTS

• Je remercie tout d'abord mes encadrants Alain Franc et Benoît Courbaud pour leur patience (mise à rude épreuve) et pour leur participation à l'élaboration de mon travail de thèse et son suivi tout au long de ces trois années. Chacun a su apporter ses compétences, ses savoirs et ses conseils constructifs.

• Je voudrais ensuite remercier Jean-François Dhôte, Philippe Dreyfus, Jacques Gignoux et Paul Leadley, membres de mon jury, d'avoir accepté d'évaluer avec indulgence le fruit de trois années de travail, parfois exaltant, souvent laborieux, toujours enrichissant.

• Merci également à tous les membre de mon comité de thèse: Richard Michalet, Jacques Gignoux, Christophe Lett, Annabelle Porté pour leurs remarques pertinentes et leurs regards critiques.

• Je voudrais saluer François Goreaud pour son accueil chaleureux au Cemagref de Clermont Ferrand et ses sages conseils, à François de Coligny pour son aide en Java et son accueil à Montpellier, à Philippe Dreyfus pour son accueil à Avignon et notre excursion sur le Mont Ventoux.

• Je remercie vivement la Formation des Ingénieurs Forestiers et ses enseignants pour m'avoir donné, indirectement, le goût de l'écologie. Je remercie chaleureusement Nathalie Frascaria-Lacoste pour son encouragement à réaliser un DEA en troisième année d'école d'Ingénieurs et pour sa présence dans les moments difficiles. Je remercie également Claude Millier pour sa confiance et l'énergie qu'il déploie pour nous aider dans notre parcours professionnel.

• Pour les thésards et amis d'Orsay, merci à Anne Deredec, à ses questions toujours surprenantes et à son aide précieuse, merci à Benjamin Genton mon vieux compagnon de route, à Yann Martineau le chercheur toujours ingénieur, à Gaëlle Lahoreau dont les rires m'ont beaucoup manqué en deuxième et troisième année de thèse, à Philippe Rivalan spécialiste des saluts à tout va (et des tortues il paraît !), à Xavier Raynaud thésard informaticien pour ses conseils en Latex et nos discussions pseudo-scientifiques, à Hendrick Davi et Romain Barnard pour leur accueil en DEA. A tous, je leur souhaite un brillant avenir.

Merci également à Marc Girondot et à Frank Courchamp pour des relectures de manuscrits. Je voudrais également exprimer ma profonde gratitude à Paul Leadley et Eric Dufrêne pour la confiance qu'il m'ont accorder dans le module de DEA d'écologie. Un petit clin d'œil à Jean-Christophe Lata qui sait apporter un peu de folie dans notre quotidien. Enfin, merci à Anne-Caroline Julliard, à Laure Barthes et à tous les autres membre de l'équipe pour leur gentillesse ainsi qu'à l'ensemble du laboratoire pour la saine ambiance qui y règne.

- Un grand merci à l'ancienne équipe forêt du Cemagref, à Frédéric Berger et son activité débordante, à Murièle Millot et son aide au moment de mon affectation, à Christophe Chauvin et nos discussions. Une mention particulière pour Eric Mermin, son soutien constant et ses coups de gueule qui vont me manquer. Je voudrais également dire mon amitié à Alain Bedécarrats, André Evette, Francis Isselin et Caroline Quétel. Je n'oublie pas non plus Philippe Ancelin, Jean-Jaques Brun, Philippe Delscros, Fancis Galvez, Innocent Koua, Céline Lehir, Julien Pottier, Amanda Regolini, Freddy Rey, Sonia Saïd, Pascal Tardif, Denise Varet, mes stagiaires Mathieu Chesneau et Olivier Fayard. Enfin, je pense à Bénédicte Boisseau qui s'est tant battu pour mon éventuelle affectation au Cemagref.

- Je souhaite adresser ma profonde gratitude à l'ensemble du personnel ONF qui m'a si agréablement secondé dans la recherche de sites d'études.

- Une pensée pour Roland Métral, sa passion communicative pour la forêt de montagne et sa grande intelligence du terrain.

- Une pensée également à S.P. Hubbell, pour son accessibilité et sa bon humeur communicative.

- Un gros merci à Vivien pour avoir accepté ma compagnie et d'avoir supporté ma propension à dévaliser son frigo, à détourner son dentifrice et sa crème à raser. Merci à Pierre pour sa gentillesse et sa sagesse, à Vincent pour son esprit logique, à Jean-Marc pour son exemple de rigueur au travail. Merci à Jacques pour nos discussions ésotériques sur le devenir des sciences.

- Sans oublier Isabelle qui apporte joie et bonheur à mon fils Paul.

- Merci à mes parents, mes frères et leurs compagnes.

- Merci à toi Agnès pour ton dévouement, ta réussite et pour notre fils Paul, si sage, si plein de joie.

- Merci à toi Christiane pour ta confiance, ton soutien sans failles.

- Merci à tous… et mille excuses à ceux que j'oublie.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE 13

I- LES PERTURBATIONS : UN FACTEUR ÉCOLOGIQUE FONDAMENTAL 14

II- DÉFINITION DE PERTURBATION 15

III- LE PROCESSUS DE PERTURBATION 16

IV- UNE GESTION GUIDÉES PAR LES PERTURBATIONS NATURELLES 17

V- S'INSPIRER DU PROCESSUS DE PERTURBATION ; COMPOSER AVEC LE PROCESSUS DE PERTURBATION. 18

VI- VOIES D'APPROFONDISSEMENT 21

VII- OBJECTIF ET CONTENU DE LA THÈSE 22

PARTIE I 25

I.1- INTRODUCTION 26

I.1.1- L'HYPOTHÈSE DES PERTURBATIONS INTERMÉDIAIRES (HPI) 26

I.1.2- LES CONDITIONS D'APPLICATION DE L'HPI : ASPECTS THÉORIQUES 28

I.1.3- OBSERVATION DU PATTERN DE L'HPI DANS LES ÉTUDES DE TERRAIN 32

I.1.4- QUESTIONNEMENT ET PROBLÉMATIQUE 33

I.2- MODELES EN PATCH 37

I.2.1- STRUCTURE DE BASE DES MODÈLES EN PATCHS 37

I.2.1.1- Un modèle simple de métapopulation: le modèle de Levins 38

1.2.1.2- Un patch, un individu 39

I.2.2- MODÈLES DE COMPÉTITION 40

I.2.2.1- Modèle avec "founder effect": exclusion compétitive 41

I.2.2.2- Modèles avec hiérarchie compétitive: compromis entre compétition et colonisation et fenêtre de coexistence 43

a- Cas deux espèces 43

b- Cas n espèces 46

I.2.3- NICHE DE SUCCESSION 51

I.2.4- EFFET D'UNE LIMITATION PAR LE RECRUTEMENT ("RECRUITMENT LIMITATION"): RÉ-INTERPRÉTATION DU MODÈLE DE KONDOH 54
I.2.5- CONCLUSIONS 55

I.3- EFFET D'UNE FREQUENCE DEPENDANCE NEGATIVE DES TAUX DE COLONISATION SUR LA COEXISTENCE DES ESPECES ET SUR LA RELATION PERTURBATION-DIVERSITE 58

I.3.1- INTRODUCTION 58
I.3.2- MODÉLISATION DE LA FRÉQUENCE DÉPENDANCE NÉGATIVE DES TAUX DE COLONISATION 61
I.3.3- EFFET DE LA FRÉQUENCE DÉPENDANCE NÉGATIVE DES TAUX DE COLONISATION SUR LA COEXISTENCE 62
I.3.4- EFFET DE LA FRÉQUENCE DÉPENDANCE NÉGATIVE DES TAUX DE COLONISATION SUR LA RELATION PERTURBATION - DIVERSITÉ 65
I.3.4.1- Modèle avec "founder effect" 65
I.3.4.2- Modèle avec hiérarchie compétitive 68
I.3.5- EFFET D'UNE AUGMENTATION DE LA FÉCONDITÉ SUR LA RELATION PERTURBATION-DIVERSITÉ DANS LE MODÈLE AVEC HIÉRARCHIE COMPÉTITIVE 68
I.3.6- CONCLUSIONS 70

I.4- EFFET D'UNE SOURCE REGIONALE DE GRAINES SUR LA RELATION PERTURBATION - DIVERSITE 71

I.4.1- INTRODUCTION 71
I.4.2- CAS DU MODÈLE DE COMPÉTITION AVEC "FOUNDER EFFECT" 72
I.4.3- CAS DU MODÈLE AVEC HIÉRARCHIE COMPÉTITIVE 73
I.4.4- INFLUENCE DE LA LIMITATION PAR LE RECRUTEMENT 75
I.4.5- CONCLUSIONS 77

I.5- FREQUENCE D'OCCURRENCE DU PATTERN DE L'HPI POUR DES ASSEMBLAGES ALEATOIRES 77

I.5.1- INTRODUCTION 77
I.5.1- MÉTHODE 77
I.5.2- RÉSULTATS 78

I.6- DISCUSSION 80

I.6.1- LES LIMITES DE L'HPI MISES EN ÉVIDENCES PAR LES MODÈLES EN PATCHS 80
I.6.2- NICHE DE SUCCESSION ET HPI 81
I.6.3- LE COMPROMIS ENTRE COMPÉTITION ET COLONISATION EXISTE-T-IL RÉELLEMENT DANS LES COMMUNAUTÉS ? 82
I.6.4- EXISTE-T-IL UN COMPROMIS ENTRE COMPÉTITION ET RÉSISTANCE AUX PERTURBATIONS ? 85
I.6.5- LIENS ENTRE LE COMPROMIS COMPÉTITION - COLONISATION ET LE "STORAGE EFFECT" 86
I.6.6- VERS UNE PRISE EN COMPTE PLUS EXPLICITE DES PERTURBATIONS 87
I.6.7- CONSÉQUENCES POUR LA GESTION FORESTIÈRE 88
I.6.7.1- Favoriser une dynamique en patchs *88*
I.6.7.2- Gérer la limitation par le recrutement *90*
I.6.7.3- Interventions ciblées sur la régénération *90*
I.6.8- CAS DES SAPINIÈRES-PESSIÈRES DANS LES ALPES DU NORD (*ABIES ALBA*, MILL.; *PICEA ABIES* (L.) KARST) 91
I.6.8.1- Problématique *91*
I.6.8.2- Ecologie des deux espèces *91*
I.6.8.3- Conséquences sur les mécanismes de coexistence *94*
I.7- CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 96

PARTIE II 101

II.1- INTRODUCTION 102

II.2- L'EQUILIBRE SUR LA SELLETTE 103

II.2.1- DÉFINITION GÉNÉRALE 103
II.2.2- «BALANCE OF NATURE» *VERSUS* «FLUX IN NATURE» 104
II.2.3- DOMAINE FORESTIER 105
II.2.3.1- Quelques exemples où l'équilibre domine *106*
II.2.3.2- Les nuances *107*
II.2.4- CONCLUSIONS 109

II.3- PROPRIETES DE STABILITE 110

II.3.1- DÉFINIR LA STABILITÉ 110

II.3.2- LA RÉSILIENCE AU SENS DE L'ÉCOLOGIE ("ECOLOGICAL RESILIENCE") ET LA RÉSILIENCE AU SENS DE L'INGÉNIERIE ("ENGINEERING RESILIENCE") 113
II.3.2.1- Définitions *113*
II.3.2.2- Mesures *115*
II.3.2.3- Résilience dans le domaine forestier *116*
II.3.3- LA RÉSISTANCE 116
II.3.3.1- Définition *116*
II.3.3.2- Mesures *117*
II.3.4- RELATIONS ENTRE RÉSILIENCE ET RÉSISTANCE 117
II.3.4.1- Une hypothèse ? *117*
II.3.4.2- Domaine forestier *118*
II.4- PROPRIETES DES DYNAMIQUES DES SYSTEMES ECOLOGIQUES 119
II.4.1- CONSTANCE 119
II.4.1.1- Définition *119*
II.4.1.2- Mesures *120*
II.4.2- PERSISTANCE 120
II.4.2.1- Définitions *120*
II.4.2.2- Mesures *122*
II.4.3- RELATIONS ENTRE RÉSISTANCE, RÉSILIENCE, CONSTANCE ET PERSISTANCE 123
II.4.4- CONSTANCE ET AUTRES MÉTHODES DE DESCRIPTIONS DE SÉRIES TEMPORELLES 124
II.5- LA PERMANENCE 125
II.5.1- DÉFINITION 125
II.5.2- EXPLICITER LES CRITÈRES DE PERMANENCE 127
II.5.3- UNE ADAPTATION À DES MODÈLES DE SIMULATION 128
II.5.4- MÉTHODES DE QUANTIFICATION 129
II.5.4.1- Cas d'une série temporelle *129*
II.5.4.2- Cas de plusieurs séries temporelles *133*
II.5.4.3- Deux utilisation différentes de la permanence *135*
II.5.5- UNE REMARQUE SUR PERMANENCE ET VIABILITÉ 135
II.6- PROPRIETES DE STABILITE ET FONCTION DE PROTECTION DANS LES ALPES DU NORD : EVALUATION A PARTIR DE LA CONSTANCE ET DE LA PERMANENCE. 136

II.6.1- INTRODUCTION 137
II.6.1.1- Contexte : gestion durable et gestion intégrée *137*
II.6.1.2- Forêts de montagnes et fonction de protection *137*
II.6.1.3- Fonction de protection et critères de stabilité *138*
II.6.1.4- Questionnement et problématique *142*
II.6.1.4- Apport des modèles *143*
II.6.2- MÉTHODE 144
II.6.2.1- Le modèle Mountain *144*
a- Modules de croissance et de mortalité 144
b- Module de régénération 145
II.6.2.2- Indicateurs de stabilité *146*
a- Résistance au vent : 146
b- Elasticité 147
II.6.2.3- Indicateurs de fonction de protection *148*
a- Chutes de blocs: 148
b- Avalanches 148
II.6.2.4- Régimes d'éclaircies *149*
II.6.2.6- Simulations *150*
II.6.2.5- Moyenne temporelle, constance et permanence *152*
II.6.3- RÉSULTATS 152
II.6.3.1- Dynamiques temporelles *152*
II.6.3.1.1- Absence d'interventions 152
II.6.3.1.2- Effets des interventions 154
II.6.3.2- Moyenne temporelle, écart-type temporel et constance *155*
II.6.3.2.1- Moyenne temporelle 160
II.6.3.2.2- Constance 167
II.6.3.3- Permanence *169*
II.6.4- DISCUSSION 174
II.6.4.1- Intérêts d'une sylviculture par trouées *174*
II.6.4.2- Relations entre propriétés de stabilité et fonction de protection *175*
II.6.4.3- Une sylviculture basée sur des compromis *176*
II.6.4.3- Perspectives *176*
II.7- PROTECTION CONTRE LES CHUTES DE BLOCS **179**

II.7.1- MÉTHODE 179
II.7.1.1- Evaluation de la protection contre les chutes de blocs *179*
II.7.1.2- Simulations *179*
II.7.1.3- Permanence *180*
II.7.2- RÉSULTATS 181
II.7.2.1- Scénario aléatoire *181*
II.7.2.2- Scénario agrégé *185*
II.7.3- CONCLUSIONS 185

II.8- BILAN 186

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 189

I- PRINCIPAUX RESULTATS 190

I-1- HYPOTHESE DES PERTURBATIONS INTERMEDIAIRES 190
I-2- PERMANENCE 190
II.3- DYNAMIQUE EN PATCHS 191

II- PERSPECTIVES: RETOUR SUR L'EXEMPLE DES SAPINIERES-PESSIERES DANS LES ALPES DU NORD 192

II.1- UNE APPROCHE PAR MODELISATION : COUPLAGE DE MODELES 192
II.2- UNE APPROCHE SUR LE TERRAIN 194

REFERENCES 197

ANNEXES 229

INDEX DES TABLEAUX ET FIGURES 245

RESUME 255

SUMMARY 256

INTRODUCTION GENERALE

S'inspirer des perturbations; composer avec les perturbations

"There can be no doubt that disturbance is an important and widespread phenomenon in nature… Disturbance is common to many different systems. It functions or has functioned at all temporal and spatial scales and levels of organization of ecological and evolutionary interest."

Pickett, S.T.A., et P.S. White (1985)

"The literature on experimentation and observation of disturbance as a natural force in forest ecology […] *is enormous, and the conclusion from this literature that development of most forest of the world is moulded by disturbances and that their sustainability depends on disturbance seem incontrovertible."*

Attiwill, P.M. (1994)

"The study of mechanisms involved in the dynamics of forest ecosystems […], the evaluation of these mechanisms in the light of forest ecosystem diversity, forest function and forest management, would help forestry to successfully cope with the obstacles arising from nature, changing environments and socio-economic forces."

Führer, E. (2000)

I- Les perturbations: un facteur écologique fondamental

Les perturbations constituent des événements discrets dans le temps, souvent imprévisibles, agissant à toutes les échelles d'espace et affectant une majorité d'écosystèmes terrestres (Pickett et al. 1999; White et Jentsch 2001). Depuis l'importante synthèse de White en 1979, de nombreux articles ou ouvrages tentent de recenser et d'analyser les effets des perturbations sur la structure et le fonctionnement de différents systèmes écologiques, les communautés de plantes notamment (Sousa 1984[1]; Pickett et White 1985; Van der Maarel 1993; Attiwill 1994; Rogers 1996; Pickett et al. 1999; Laska 2001; White et Jentsch 2001; Frelich 2002; pour ne citer qu'eux), tout en précisant la notion même de perturbation (Pickett et White 1985; Rykiel 1985; Pickett et al. 1989; Laska 2001). En raison de leur extension et leur répartition, les écosystèmes forestiers sont touchés par une grande variété de perturbations : incendies, tempêtes, ouragans, cyclones, tornades, insectes ravageurs, tempêtes de glace, glissements de terrain, avalanches, érosions torrentielles (White1979; Attiwill 1994; Rogers 1996; White et Jenstsch 2001; Frelich 2002), avec des conséquences importantes sur la biodiversité, les cycles de nutriments, le cycle de l'eau (Aber et al. 2000). Inéluctablement, l'écologie des perturbations en forêt prend de l'importance, avec la prise de conscience du fait que la fréquence des événements extrêmes (ou catastrophes) pourrait sensiblement augmenter dans l'avenir[2] en raison de l'augmentation générale de la pression anthropique (changements climatiques, urbanisation, gestion forestière intensive) (Dale et al. 2001). Dans le cadre d'une gestion forestière, cette prise de conscience implique une meilleure distinction entre les effets des perturbations anthropiques et celles des perturbations naturelles sur les structures des peuplements à différentes échelles (Aber et al. 2000; Dale et al. 2001). Tout l'enjeu actuel consiste à comprendre en quoi la connaissance du processus de perturbation peut aider les praticiens à développer des stratégies d'interventions opportunistes et polyvalentes permettant de préserver l'intégrité écologique de ces écosystèmes[3] (Schütz 1999 ; Mitchell et al. 2002).

---

[1] L'article de Sousa est le 6ième article le plus cité de la revue *Annual Review of Ecology and Systematics* (Jonhston 2000).

[2] La tempête de 1999 en Europe et les incendies récents en Australie (2002) et en Californie (2003) nous le rappelle douloureusement sans nous permettre toutefois de conclure sur une réelle augmentation de la fréquence de ces événements extrêmes.

[3] *"Ecological integrity includes maintaining viable populations of native species, representation of ecosystem types across their natural range of variation, maintaining ecological processes, management over the long term, and accommodating human use within the above constrain"* (Grumbine 1997).

II- Définition de perturbation

L'écologie des perturbations représente un domaine complexe difficile à synthétiser et pour lequel toute tentative de généralisation semble être un exercice particulièrement délicat (White et Jentsch 2001). Le terme "perturbation", polysémique, vague et ambigu (Rykiel 1985; voir Regan et al. 2002 pour la définition des incertitudes sémantiques) cache une grande diversité de situations, de points de vue n'épargnant pas le domaine forestier lui-même. Le concept de perturbation doit ainsi être précisé en fonction du contexte écologique et des objectifs de l'étude. Par perturbation[4], nous entendons tout événement discret dans le temps et dans l'espace provoquant une réduction de biomasse ou une mortalité des entités fondamentales du système, par exemple les arbres dans un peuplement forestier. Cette définition absolue des perturbations[5] épouse les définitions de Huston (1994) et Grime (1979). Elle se rattache également à celles de Pickett et White (1985)[6] et de Pickett et al. (1989)[7], amplement utilisées dans les études sur les perturbations. Privilégiant les effets sur les structures, notre définition se limite volontairement aux événements qui ne modifient pas fondamentalement les potentialités du milieu, excluant ainsi les glissements de terrain, les effets des agents polluants. Elle englobe en revanche les perturbations de classe I et II (Pickett et White 1985; White et Jentsch 2001) qui conduisent respectivement aux dynamiques de trouées et aux successions secondaires dans les communautés de plantes. Elle s'applique donc essentiellement aux dégâts provoqués par le vent (chablis), les incendies, les tempêtes de glace, de neige, les avalanches, les chutes de blocs et les insectes ravageurs. Peut être considéré comme perturbation tout événement brutal de mortalité (fig. 1a) ayant une magnitude minimale (fig. 1b), ce qui exclut les agents à action prolongée ou permanente tels les effets de l'introduction d'une espèce ou de l'herbivorie.

---

[4] Les anglo-saxons utilisent deux termes différents : "disturbance" et "perturbation" leurs permettant de faire une distinction entre la cause (l'événement) et l'effet (la destruction de biomasse).

[5] La définition relative met l'accent sur une déviation par rapport à un état ou une dynamique de référence (White et Jentsch 2001).

[6] "*A disturbance is any relatively discrete event in time that disrupts the ecosystem, community or population structure and changes resources, substrate availability or physical environment".*

[7] "*Minimal structure of an entity at a particular level is the system of interacting subunits allowing the focal entity to persist*.[…] *Disturbance is a change in the minimal structure caused by a factor external to the level of interest.* […] *An entity or subentity is physically destroyed by disturbance*".

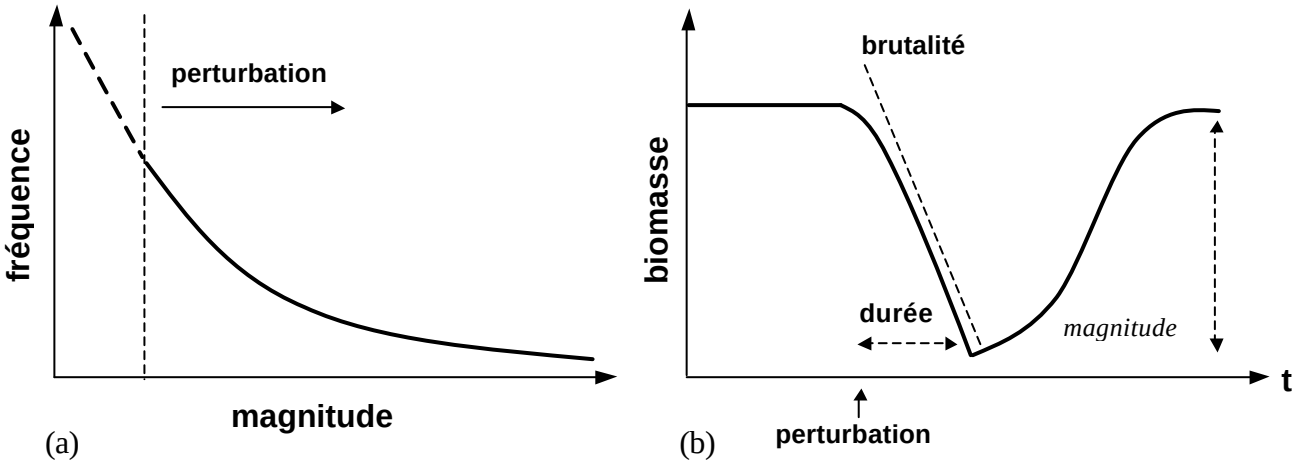


Figure 1: *(a) il existe généralement une relation négative entre fréquence et magnitude des perturbations. Cette distribution permet, en théorie, de fixer un seuil de magnitude à partir duquel un événement de mortalité est considéré comme perturbation. (b) Trois critères permettent de caractériser un événement de mortalité: durée, magnitude et brutalité. Ces schémas sont extraits de l'article de White et Jentsch (2001).*

III- Le processus de perturbation

Trois grandes étapes accompagnent le déroulement du processus de perturbation: (*i*) occurrence d'un agent de perturbation (ex. vent), (*ii*) effet sur le système (ex. chablis, volis, mortalité) et (*iii*) réponse du système (ex. régénération, croissance) (fig. 2). Cette distinction offre l'avantage de bien séparer la cause de l'effet, souvent confondus dans les études sur les perturbations (Rykiel 1985 ; Collins et al. 1995). L'agent de perturbation possède ses propres caractéristiques: fréquence, prédictibilité, intensité, hétérogénéité spatiale. Ainsi, les tempêtes peuvent être caractérisées par une distribution spatiale et temporelle des vitesses de vent instantanées ou moyennes associées à un facteur de turbulence[8]. Ces caractéristiques se révèlent parfois étroitement liées à la structure de la végétation. C'est le cas des incendies de forêt dont l'occurrence dépend de l'inflammabilité de la végétation et l'intensité, de la quantité de matériaux combustibles accumulés (He et Mladenoff 1999). C'est également le cas des insectes ravageurs qui nécessitent une biomasse minimum pour se développer (Ludwig et al. 1997). Les effets de l'agent de perturbation dépendent tout à la fois de facteurs abiotiques et de facteurs biotiques tels, pour le vent en forêt, l'engorgement du sol, la topographie, la taille des individus, et les espèces (Everham III et Brokaw 1996). C'est

[8] La distribution de Weibull reproduit bien la distribution des vitesses moyennes horaires du vent au cours d'une année. Une distribution de Gumpel ou de Pareto décrit également bien la distribution des événements extrêmes mensuels ou annuels (Quine 2000).

l'interaction entre ces facteurs et les caractéristiques de l'agent de perturbation qui détermine la structure des dégâts et par là même la perturbation proprement dite. Sévérité (ex. taux de mortalité, perte de biomasse), extension spatiale (ex. surface des trouées) et hétérogénéité spatiale sont alors des descripteurs usuels des dégâts (Sousa 1984; Pickett et White 1985). La réponse des écosystèmes à de tels dégâts dépend des potentialités du milieu et des individus restés en place. En forêt, on parle de recouvrance ("recovery"). Sous cette terminologie se regroupent différents mécanimes de reconstitution et de restructuration du couvert: croissance des arbres, reproduction végétative, expression de la banque de graines, de la banque de semis. La dynamique du processus de perturbation (ou régime de perturbation) conduit à l'émergence de patterns macroscopiques telle la relation entre fréquence et taille des trouées ou fréquence et taille des feux en forêt (Foster et Reiners 1986; Runkle et Yetter 1987; Battles et al. 1995; Nakashizuka et al. 1995; Solé et Manrubia 1995; Yamamoto 1995; Kubo et al. 1996; Cumming 2001 ; Miura et al. 2001).

IV- Une gestion guidées par les perturbations naturelles

En gestion forestière, l'action de l'homme consiste à prélever des arbres pour des motifs commerciaux, paysagers ou touristiques, pour la protection des habitations, des infrastructures et des personnes. On parle d'ailleurs de fonction assignées aux forêts: fonction de production, fonction sociale (paysagère et récréative) et fonction de protection. Par ses interventions, le forestier agit de manière directe sur les structures et de manière indirecte sur les dynamiques en diminuant la compétition entre les individus et en créant, *via* la ressource lumière en particulier, des opportunités de régénération. Il existe différents modes de traitement en fonction des objectifs poursuivis, des espèces en présence, et des possibilités d'intervention: traitement en futaie régulière, futaie irrégulière, traitement en taillis et taillis sous futaie. Il existe également différents types d'interventions (éclaircies, coupes secondaires, coupes définitives etc. …) certaines ayant pour principal objet de diminuer le nombre de tiges et de sélectionner les espèces, d'autres se focalisant sur le prélèvement des arbres arrivés à maturité et sur l'acquisition d'une régénération. Certains modes de traitement cumulent les deux types d'intervention au sein d'une même unité de gestion (ex. futaie irrégulière).

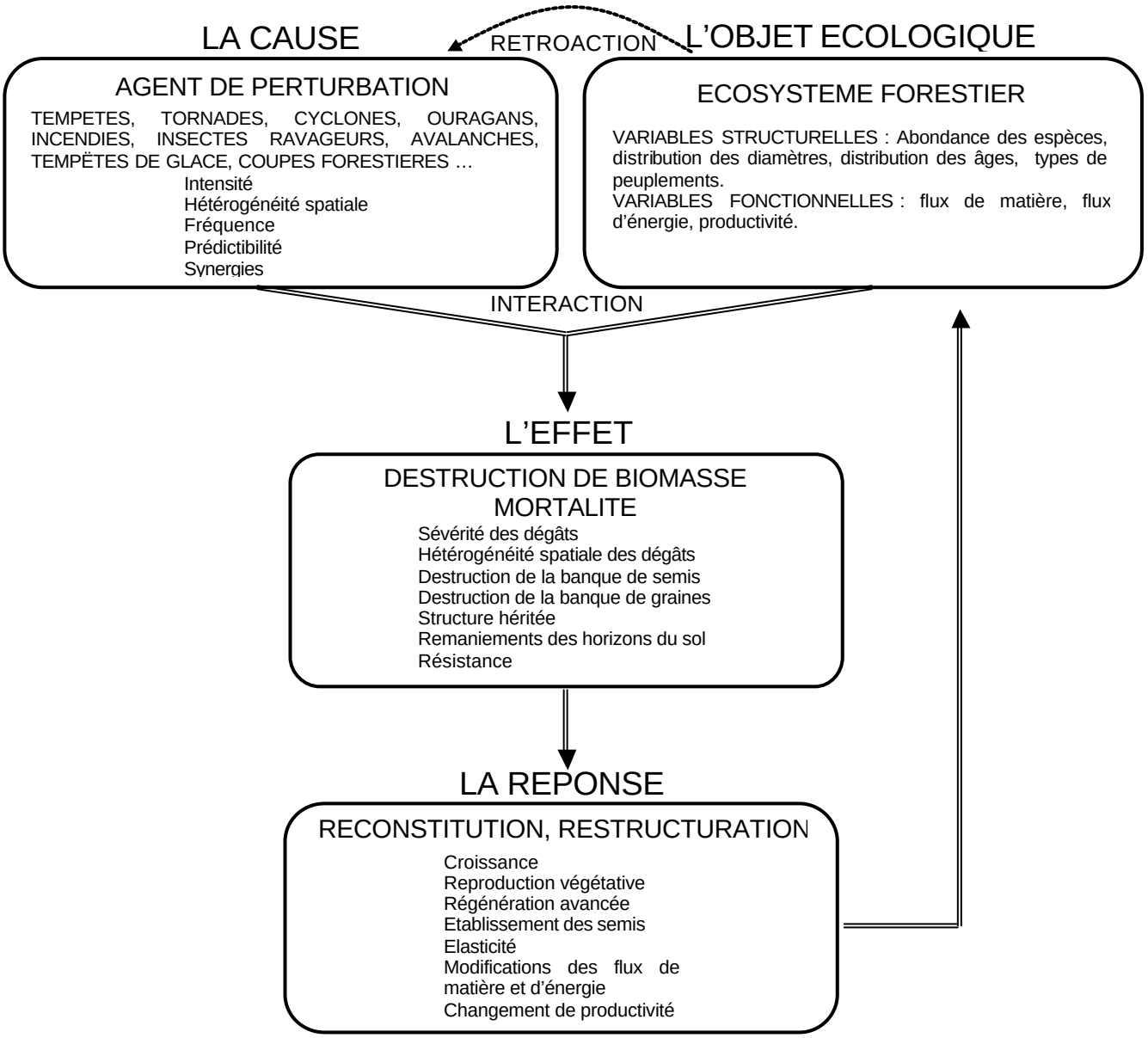


Figure 2: *schématisation du processus de perturbation. L'agent de perturbation, en fonction de ses caracgtéristiques et de celles de l'écosystème, provoque une destruction de biomasse, une mortalité des arbres, une perturbation des horizons du sol. La réponse du système se traduit essentiellement par un rétablissement et une restructuration du couvert (ou recouvrance): stratégies de régénération et croissance jouent alors un rôle prépondérant. Dans un perspective dynamique, on parle de régime de perturbation.*

Depuis un dizaine d'années maintenant, écologues et praticiens de la forêt se demandent si une sylviculture pertinente ne consisterait pas à reproduire ou imiter les effets des perturbations naturelles (Armstrong 1999; Bergeron et al. 1999 ; Niëmela 1999; Bengtsson et al. 2000; Franklin et al. 2002; Mitchell et al. 2002; Seymour et al. 2002). Cette

réflexion s'inscrit dans une "philosophie" antérieure plus consensuelle qui consiste à s'appuyer sur les dynamiques naturelles pour guider les peuplements vers les objectifs qui leurs sont assignés (Schütz et Oldeman 1996), à édifier une sylviculture s'appuyant sur les processus naturels (Schütz 1999).

L'idée d'imiter les perturbations naturelles est née du constat suivant: les méthodes sylvicoles actuelles génèrent des peuplements homogènes, plus homogènes que les peuplements "naturels", menaçant à terme la diversité et le fonctionnement de ces écosystèmes. Les raisons invoquées pour cette homogénéisation diffèrent sensiblement entre l'Europe centrale d'une part, et l'Amérique du Nord et plus généralement les forêts boréales d'autre part. Dans le premier cas, on incrimine volontiers l'abandon de nombreuses pratiques sylvicoles (ex. taillis sous futaie) associé à une sylviculture prudente depuis le début du XXième siècle (Shütz 1999). Dans le deuxième cas, une régularisation des structures est imputée à la mise en place d'une sylviculture par coupes rases avec des rotations courtes (Bergeron et al. 1999; Niemelä 1999).

Pourquoi laisser agir ou imiter les perturbations naturelles? Les raisons en sont principalement d'ordre écologique: recréer des conditions d'évolutions naturelles des peuplements permet de limiter les effets des perturbations anthropiques en créant des structures hétérogènes, capables d'autorégulation, offrant les conditions optimales pour la mise en place d'une gestion durable (Bengtsson et al. 2000; Mitchell et al. 2002). Les perturbations naturelles seraient les garants du maintien de la biodiversité, de la stabilité des écosystèmes forestiers. Les raisons en sont aussi d'ordre économique: mieux comprendre les dynamiques naturelles et le rôle des perturbations permet de mieux cibler les interventions et d'en augmenter l'efficacité. De façon plus générale, l'étude du processus de perturbation et des dynamiques naturelles peut nous aider à définir des structures "objectifs", résistantes et résilientes, adaptées aux objectifs de gestion (ex. fonction de protection). Il s'agit de promouvoir des systèmes fondés sur une rationalisation biologique des interventions (Schütz 1999)[9].

[9] Schütz et Oldeman (1996) mettent en avant le concept d'automation biologique : s'appuyer sur les mécanismes biologiques pour satisfaire des objectifs.

V- S'inspirer du processus de perturbation ; composer avec le processus de perturbation.

Comment imiter les perturbations naturelles ? Cela nécessite en premier lieu d'identifier les nombreuses différences entre les effets des perturbations naturelles et ceux des interventions forestières afin de pouvoir réaliser des ajustements (Bergeron et al. 1999; Niemelä 1999; Franklin et al. 2002). Les coupes forestières prélèvent préférentiellement des tiges appartenant à certaines catégories de diamètre (déficit en gros bois), perturbent moins le sol, engendrent des structures homogènes, laissent moins de bois mort sur pied et au sol, exportent les éléments minéraux. Malgré ces différents constats, il n'existe actuellement que de rares recommandations pour des applications concrètes sur le terrain. Seymour et al. (2002) proposent une sylviculture basée sur une abaque fréquence-intensité définie à partir de régimes de perturbations naturelles dans différentes forêts du Nord-Est de l'Amérique. Niemelä (1999) et Bergeron et al. (1999) insistent sur la nécessité de créer des mosaïques de peuplements d'âges différents, de surface plus réduite, et d'augmenter la quantité de bois mort au sol et sur pied. Bref, il s'agit surtout de reproduire les structures spatiales et temporelles des dégâts ou de promouvoir les structures de peuplements résultant du processus de perturbation.

Il existe cependant des limites à ce type d'approche. Nous avons vu que le processus de perturbation repose sur une interaction complexe entre un agent de perturbation et l'écosystème forestier (fig. 2). Cette interaction détermine à la fois les dégâts et les réponses dynamiques des différentes espèces. Il existe par exemple des différences de sensibilité des individus au vent en fonction de leur taille et de l'espèce à laquelle ils appartiennent. Faut-il également reproduire ces effets? Ces effets contribuent-ils à maintenir la diversité? Tout l'enjeu consiste, au travers du processus de perturbation, à démêler les mécanismes qui favorisent la coexistence des espèces et à déterminer les moyens de s'en inspirer en gestion forestière. Ce type d'approche met l'accent sur une conception mécaniste plutôt qu'imitative des perturbations. C'est ce que Wolgemuth et al. (2001) adoptent lorsqu'ils préconisent de réduire systématiquement l'abondance des espèces dominantes dans les forêts pour préserver la biodiversité. C'est également le cas de Coates et Burton (1997) qui, aux fins de reconstituer les niches de régénération des différentes espèces, justifient des interventions basées sur une dynamique de trouées de dimensions variables.

Promouvoir une gestion qui reproduit les effets des perturbations naturelles, c'est supposer que l'homme peut se substituer aux autres agents de perturbation, que les régimes de perturbation sont stables (cf Armstrong 1999) et que les dynamiques naturelles sont propices à la réalisation des objectifs de gestion. Or, il peut en être tout autrement. Une bonne illustration en est fournie par l'exemple des forêts de l'étage montagnard des Alpes du Nord où domine l'épicéa commun (*Picea abies*). Ces forêts tendent naturellement vers des structures régulières avec une succession de phases de développement, de maturité, de désagrégation et de régénération, les tempêtes contribuant le plus souvent à accélérer les phases de désagrégation. Dans les forêts à rôle de protection contre les aléas naturels où un couvert minimum doit être maintenu en permanence, cette dynamique est particulièrement préjudiciable. D'un point de vue économique, l'occurrence d'une tempête dans les phases de développement ou les phases de maturité est également préjudiciable. Le forestier doit donc développer des stratégies de gestion permettant de contrarier la dynamique naturelle et de limiter les dégâts dues aux tempêtes. Cet exemple montre que la sylviculture doit composer avec le régime de perturbation pour aboutir à des objectifs précis de gestion.

En résumé, le forestier peut s'inspirer du processus de perturbation mais doit également composer avec lui pour atteindre le double objectif de maintenir la biodiversité et de satisfaire aux multiples fonctions assignées aux forêt (fig. 3).

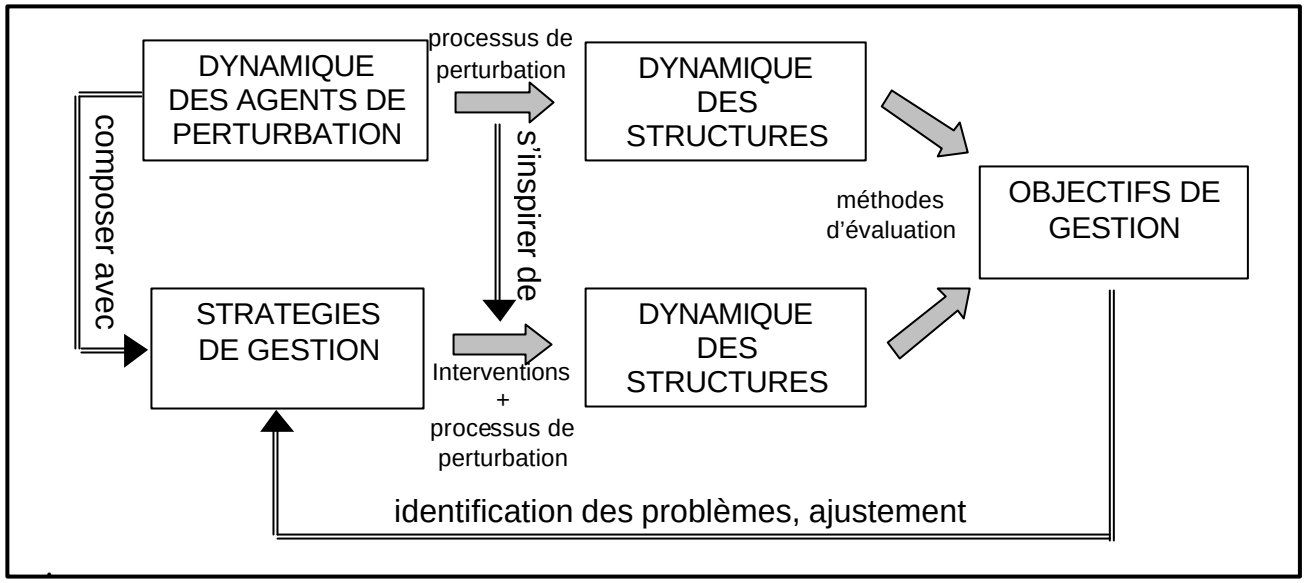


Figure 3: *confrontation entre les effets des perturbations naturelles et celles de la gestion forestière sur la dynamique des structures. Cette confrontation permet d'envisager une imitation du processus de perturbation lorsque ces dernières permettent d'atteindre les objectifs de gestion. Dans le cas contraire, elle aide à définir des stratégies de gestion permettant de composer avec l'agent de perturbation. Ce processus passe par un approfondissement des connaissances du processus de perturbation et par l'élaboration de méthodes d'évaluation.*

VI- Voies d'approfondissement

Cette réflexion menée autour du processus de perturbation conduit à développer plusieurs angles d'analyses qui relèvent à la fois du domaine de l'écologie des perturbations et du domaine de la gestion. Il convient:

a- De déterminer en quoi la diversité peut contribuer à augmenter la résistance et la résilience des écosystèmes (ex. "insurance hypothesis[10]").

b- D'approfondir les effets des perturbations naturelles sur la dynamique des structures et le fonctionnement des écosystèmes forestiers et ce à différentes échelles. Cette étape passe éventuellement par la distinction entre ce qui est généralisable et ce qui est particulier (ex. hypothèse des perturbations intermédiaires[11]).

c- D'établir un diagnostic des dynamiques naturelles en fonction des objectifs de gestion. Cette étape nécessite l'élaboration de méthodes d'évaluation multicritères à différentes échelles.

d- De déterminer les mécanismes associés aux perturbations qui favorisent le maintien de la diversité et/ou qui permettent de satisfaire les objectifs de gestion.

e- De définir comment on peut s'inspirer du processus de perturbation pour maintenir ou favoriser la diversité, pour atteindre des structures stables, et comment on peut composer avec les perturbations afin de satisfaire les multiples critères de gestion. Cette étape passe par une analyse des différences et des interactions (ou synergies) entre interventions sylvicoles et perturbations naturelles. Elle nécessite également la mise en place de programmes de développement permettant de comparer différentes stratégies de gestion.

Ces différentes voies d'approfondissement possèdent leur dynamique propre et ne peuvent être menées de façon séquentielle. Il s'agit plutôt d'instaurer une dynamique basée

[10] Il s'agit d'une hypothèse qui suppose que plus le nombre d'espèces est grand, plus il y a de redondance et de complémentarité entre les espèces, et plus il y de chance d'avoir une espèce qui sera adaptée aux changements de l'environnement (Walker et al. 1999; Yachi et Loreau 1999).

[11] Hypothèse qui suppose qu'un maximum de diversité est obtenu pour un taux de perturbation intermédiaire (voir Partie I, Connell 1978).

sur une mise à jour régulière des connaissances issues de l'écologie des perturbations afin de pouvoir les intégrer aussi rapidement que possible dans une démarche de gestion adaptative[12].

VII- Objectif et contenu de la thèse

Cette thèse se donne pour objectif d'approfondir l'impact des perturbations naturelles et anthropiques sur les structures des populations et des communautés[13] afin d'étoffer la problématique d'une gestion pilotée par les perturbations. Le terme "structure" est à prendre ici au sens large. Il s'agit de l'agencement des différentes entités du système, leur identité ainsi que leur interaction : nombre d'espèces, nombre d'individus par espèces, caractéristiques des individus, distribution spatiale des individus etc. …

Dans la première partie, nous nous attachons aux effets des perturbations sur la diversité des communautés de plantes en testant l'Hypothèse des Perturbations Intermédiaires (HPI) à l'aide de modèles de dynamique en patchs ("patch models"). Dans sa formulation actuelle, l'HPI reste certes intéressante par son apparente simplicité mais s'avère peu opérationnelle en raison du manque de prédictions quantitatives, d'une opacité de son domaine d'application et des mécanismes présupposés. Nous montrons que l'HPI est sensible aux hypothèses concernant les mécanismes de compétition (hiérarchie compétitive, "founder effect"), les mécanismes de coexistence (compromis entre compétition et colonisation, niche de succession), les mécanismes affectant le processus de colonisation (limitation par le recrutement, fréquence dépendance négative des taux de colonisation et immigration) et enfin les mesures de diversité privilégiées (richesse en espèce, diversité de Shannon). Selon nous, les hypothèses sur les patterns perturbations-diversité doivent expliciter les caractéristiques de l'agent de perturbations (dont les actions anthropiques), les descripteurs utilisés, les traits de vie des espèces, les mécanismes de coexistence supposés et les facteurs biotiques et abiotiques contrôlés. Nous présentons un exemple d'hypothèse alternative fondée sur la limitation par le recrutement ("recruitment limitation"). Bien que très théorique, ce chapitre

[12] *"Adaptive management is a systematic process for continually improving management policies and practices by learning from the outcomes of operational programs. Its most effective form–"active" adaptive management–employs management programs that are designed to experimentally compare selected policies or practices, by evaluating alternative hypotheses about the system being managed."* (Nyberg, J.B. 1998)

[13] Les théories et concepts présentés ou développés dans ces deux parties s'appliquent à l'ensemble des communautés de plantes. Cependant, au fil du texte et dans les discussions, nous privilégions des exemples issus du domaine forestier.

permet d'étayer la réflexion sur une gestion soucieuse de favoriser la coexistence des espèces. Nous donnons un exemple à partir du cas des sapinières-pessières dans les Alpes du Nord.

Dans la deuxième partie, nous rappelons différents concepts qui permettent de caractériser le comportement des systèmes écologiques en présence des perturbations et en leur absence : équilibre, résistance, résilience au sens de l'écologie, résilience au sens de l'ingénierie, constance et persistance. Nous présentons une méthode d'analyse basée sur le concept de permanence qui permet, à partir d'un objectif et d'un indicateur donné, de diagnostiquer différents scénarios écologiques ou scénarios de gestion. Nous appliquons cette méthode d'évaluation à la problématique des forêts de protection dans les Alpes du Nord. A l'aide d'un modèle de dynamique de pessières d'altitude, nous testons différents scénarios de gestion et déterminons leurs conséquences sur des indicateurs de propriétés de stabilité et de fonction de protection. Nous montrons notamment l'intérêt d'implémenter une sylviculture par trouées. Cette partie permet d'illustrer une réflexion de gestion basée sur des compromis plutôt que sur l'optimisation simultanée d'un ensemble de critères.

En conclusion nous replaçons nos résultats dans le contexte d'une gestion adaptative qui s'inspire des perturbations. La notion de dynamique en patch et la notion de permanence représentent, selon nous, des cadres conceptuels et méthodologiques propres à établir un pont entre écologie des perturbations et gestion forestière. Nous ouvrons des perspectives de recherche à partir de l'exemple des sapinières-pessières dans les Alpes du Nord, exemple qui intègre à la fois la problématique de la coexistence des espèces et celle de la réalisation des fonctions de production et de protection dans des peuplements gérés où dominent les perturbations par le vent.

PARTIE I

Influence des processus de colonisation et de compétition sur la relation entre perturbation et diversité dans les communautés de plantes

Discussion autour de l'Hypothèse des Perturbations Intermédiaires

"The successional process, trade-offs that cause species to do best at different stages of succession, and spatial asynchrony of disturbance all play important role in this diversity-maintaining mechanism."

Chesson, P., et N. Huntly (1997)

"…disturbance should create a shifting mosaïc of conditions that differs from location to location and does not repeat in time. This shifting mosaic provides the heterogeneity that allows many species to coexist at the local (stand) scale."

Loehle, C. (2000)

"The intermediate frequency is predicted to be that which implies the optimum life history that coincides with the life histories of the greatest number of species."

Clark, J.S. (1991)

I.1- INTRODUCTION

I.1.1- L'Hypothèse des Perturbations Intermédiaires (HPI)

Comment expliquer la coexistence des espèces dans les communautés végétales? De nombreux facteurs ou mécanismes ont été proposés pour apporter une réponse à cette interrogation omniprésente en écologie (Hutchinson 1961; Ricklefs et Schluter 1993; Chave et al. 2002). Actives à toutes les échelles de temps et d'espace, modifiant les interactions entre les individus et favorisant les flux d'espèces, les perturbations représentent un facteur écologique fondamental à même d'agir sur la structure des communautés (Tilman et Pacala 1993). Les perturbations sont parfois mêmes considérées comme les déterminants majeurs de la distribution des espèces à l'échelle régionale (Huston 1994; White et Jentsch 2001). L'un des objectifs légitimes de l'écologie est d'élaborer des hypothèses générales (Colyvan et Ginzburg 2003) heuristiques[14] et réfutables, hypothèses permettant de motiver recherches théoriques et recherches expérimentales. Dans le domaine de l'écologie des perturbations, l'Hypothèse des Perturbations Intermédiaires (HPI) (Grime 1973; Connell 1978; Huston 1979; Wilson 1994; Collins et Glenn 1997; Sheil et Burslem 2003) constitue certainement un cas d'école. Cette hypothèse propose que, dans les communautés d'organismes sessiles[15], un maximum de diversité est obtenu pour une fréquence ou une taille intermédiaire des perturbations (fig. I.1). Des perturbations fréquentes et de forte intensité empêchent les espèces les plus compétitives de dominer, favorisant ainsi les espèces moins compétitives, plus résistantes aux perturbations ou meilleures colonisatrices. Cette hypothèse suppose également qu'un pic de diversité est atteint au cours du temps après occurrence d'une perturbation et initiation d'une succession (fig. I.1). Les espèces pionnières, peu compétitives dominent les premières phases de la succession puis laissent peu à peu la place aux espèces tolérantes[16], plus compétitives (Rees et al. 2001).

[14] Qui permet de formuler des règles de recherche scientifiques.
[15] Il s'agit d'organismes qui passent la plus grande partie de leur vie immobiles. Il s'agit bien sûr des plantes mais également de certaines espèces animales comme les barnacles. L'hypothèse des perturbations intermédiaires n'est en général pas vérifiée pour les animaux terrestres mobiles (Fuentes 1988 ; Makey et Currie 2001).
[16] On dit d'une espèce qu'elle est tolérante lorsqu'elle n'est pas affectée par la présence d'une autre espèce.

Connell (1978) évoque une hypothèse de non-équilibre. Les perturbations empêchent le système d'atteindre un équilibre dominé par quelques espèces[17]. En revanche des perturbations trop fréquentes empêchent les espèces de fin de succession de réaliser leur cycle de développement. Connell illustre cette hypothèse à partir d'études de successions en prenant comme indice de diversité le nombre d'espèces. Il est important de souligner que c'est pour expliquer la diversité des forêts tropicales, communautés riches parfois de plus de 150 espèces à l'hectare (Hill et Hill 2001; Wright 2002), que Connell a avancé cette hypothèse. L'une des faiblesses majeures du modèle conceptuel de Connell est le manque de précision de son cadre d'application, notamment l'influence de l'échelle d'observation et l'absence de prédictions quantitatives (Wilson 1994; Collins et Glenn 1997; Sheil et Burslem 2003). Les agents de perturbations sont nombreux, et leurs effets sur les communautés, complexes et diversifiés, impliquent l'action de différents facteurs à différentes échelles (White et Jentsch 2001). Pour certains l'HPI ne peut donc être considérée comme une simple hypothèse (car difficilement réfutable en pratique) mais plutôt comme un cadre de référence pour les études sur la relation perturbations-diversité (Collins et Glenn 1997; Sheil et Burslem 2003). Il s'agit cependant bien d'une hypothèse prédictive dont la nature qualitative révèle un degré de maturité plutôt modéré (Loehle 1986).

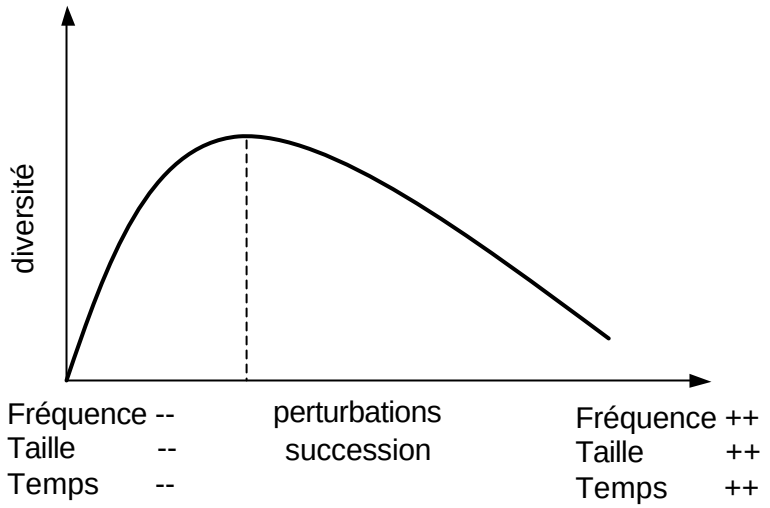


Figure I.1: *dans l'hypothèse des perturbations intermédiaires, un maximum de diversité est observé pour une fréquence ou une taille intermédiaire des perturbations, ou un temps intermédiaire depuis la dernière perturbation (théorie des successions). La relation entre perturbations et diversité est unimodale.*

[17] Selon Connell (1978), un processus tel que la diversification des niches ou la compensation par la mortalité peut maintenir à l'équilibre une certaine diversité cependant moins grande à *priori* que celle induite par les perturbations.

La relation entre perturbations et diversité est l'objet de nombreuses études théoriques (Levin et Paine 1974; Huston 1979; Hasting 1980; Abugov 1982; Sebens 1987; Petraitis et al. 1989; Caswell et Cohen 1991; Clark 1992 ; Lavorel et Chesson 1996; Moloney et Levin 1996; Chesson et Huntly 1997; Dial et Roughgarden 1998; Makey et Currie 2000; Savage et al. 2000; Abrams 2001; Kondoh 2001; Liddel 2001; Gamarra et Solé 2002; Ohsawa et al. 2002 entre autres), études qui ont testé ou mis en évidence directement ou indirectement le pattern de l'HPI dans différents contextes (équilibre *versus* non-équilibre), pour différentes échelles (locale *versus* régionale), pour différents indices (richesse spécifique *versus* diversité de Shannon[18] et même diversité des trajectoires), pour différents types d'organismes (animaux et végétaux, herbacées et ligneux…), pour différentes caractéristiques spatiales et temporelles des perturbations et pour des gammes de richesse en espèces allant de deux espèces à plus de cent. Sur le plan expérimental, la diversité des situations est tout aussi importante (voir Mackey et Currie 2001). Dans le paragraphe qui suit, nous énumérons les différents pré-requis identifiés pour obtenir le pattern de l'HPI.

I.1.2- Les conditions d'application de l'HPI : aspects théoriques

L'HPI nécessite un certain nombre de pré-requis identifiables à partir du schéma initial de Connell, pré-requis qui aboutissent à des prédictions différentes selon l'échelle spatio-temporelle envisagée (encart I.1). A une échelle spatio-temporelle réduite (échelle de la perturbation par exemple), différents résultats sont obtenus en fonction de l'avancement de la succession et l'intensité de la perturbation (fig. I.2). Pour une échelle spatio-temporelle plus large (échelle du régime de perturbations, c'est à dire l'ensemble des perturbations affectant le système) l'HPI prédit un maximum de diversité lorsque les perturbations permettent le maintien dans l'espace et dans le temps des différents états d'une succession.

Le pattern de l'HPI apparaît étroitement lié à l'existence d'une dynamique en patchs (Levin et Paine 1974; Wilson 1994; Collins et Glenn 1997): les perturbations créent des structures spatiales élémentaires appelées "patchs" caractérisées par une extinction de la

[18] Il s'agit d'un indice prenant en compte l'abondance relative des différentes espèces. Dans sa formulation la plus courante cet indice s'écrit $s = -\sum_i p_i \ln(p_i)$ avec p_i proportion d'individus appartenant à l'espèce *i*.

plupart des individus puis une dynamique de succession (ou d'exclusion compétitive) au sein des patchs (fig. I.3). Les perturbations favoriseraient la coexistence des espèces en créant une hétérogénéité spatiale et temporelle des dynamiques de successions, hétérogénéité permettant aux espèces fugitives de réaliser leur cycle de développement en dépit de la présence de compétiteurs. Une auto-corrélation spatiale ou temporelle des perturbations peut certes modifier quantitativement la relation entre perturbations et diversité sans remettre fondamentalement en cause le modèle de l'HPI (Abugov 1982; Moloney et Levin 1996; Oshawa et al. 2002).

Encart I.1- Pré-requis invoqués par différents auteurs pour le modèle de l'HPI

-En partant d'un sol nu et en l'absence de perturbations ultérieures, la dynamique du système doit suivre clairement une séquence de succession (Sheil et Burslem 2003). Le nombre d'états de la série de succession doit être au minimum de 2 (Collins et Glenn 1997).
-La diversité augmente en début de succession et diminue ensuite par exclusion compétitive pour aboutir à la dominance de quelques espèces (Sheil et Burslem 2003). Il existe une très forte compétition entre les espèces colonisatrices conduisant éventuellement à l'exclusion compétitive de la plupart d'entre elles (Fuentes 1988 ; Collins et Glenn 1997).
-Les espèces doivent présenter une hiérarchie compétitive. Les interactions sont transitives, consistantes et asymétriques (Sousa 1984).
-Selon leur intensité, les perturbations provoquent une régression dans la succession et évitent ainsi l'exclusion compétitive (Glenn et Collins 1997 ; Sheil et Burslem 2003).
-Les perturbations doivent empêcher que l'exclusion compétitive ait lieu sur toute la surface du système (Wilson 1994). Les perturbations doivent favoriser la coexistence des différents états de la succession (Sheil et Burslem 2003).
-Les espèces doivent présenter un compromis entre compétition et colonisation ou un compromis entre tolérance aux perturbations et compétition (Wilson 1994 ; Glenn et Collins 1997).
-La fréquence des perturbations doit être interprétée en fonction de la durée de vie des organismes et les perturbations doivent créer des patchs vides ou presque vides (Wilson 1994).
-Les perturbations doivent favoriser l'accès aux ressources et les propagules des espèces doivent être rapidement disponibles pour la colonisation (Fuentes 1988).
-Le pool régional d'espèces doit être supérieur aux nombre d'espèces qui peuvent coexister à l'échelle locale (Glenn et Collins 1997).

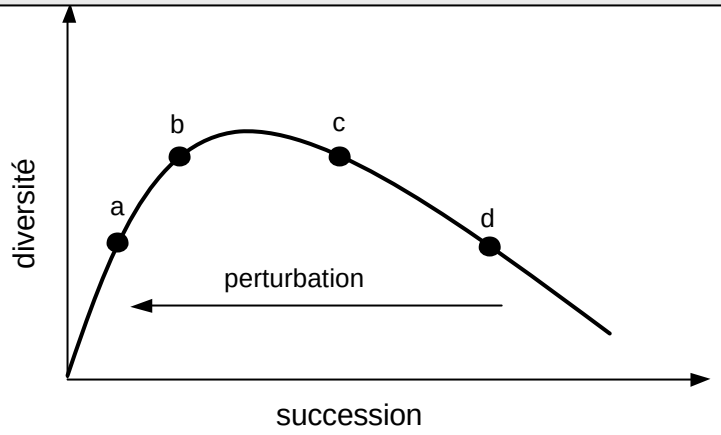


Figure I.2: *certaines perturbations peuvent conduire à une augmentation temporaire de diversité (d à c ou b) ou à une diminution temporaire de diversité (b, c, d, à a). Ce schéma est extrait de l'article de Sheil et Burslem (2003). Avec un modèle d'immigration et d'extinction, Collins et Glenn (1997) utilisent la même interprétation pour expliquer un effet négatif des perturbations sur la diversité.*

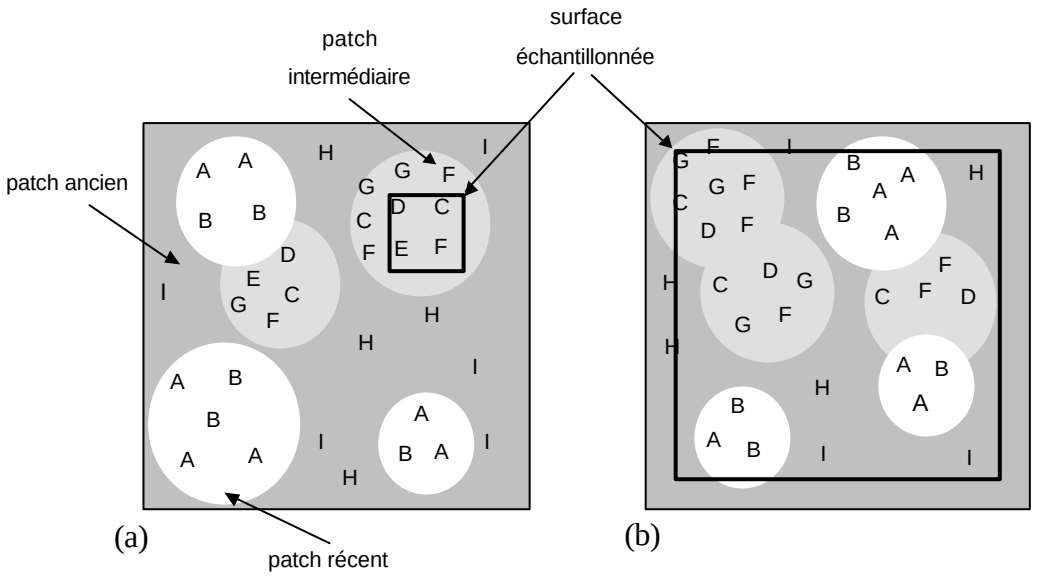


Figure I.3: *illustration de l'HPI dans le cadre d'une dynamique en patch. (a) dynamique intra-patch : le maximum de diversité est obtenu pour un temps depuis la dernière perturbation intermédiaire. La coexistence à long terme des espèces est impossible à condition d'invoquer d'autres mécanismes de coexistence (voir Connell 1978; Hill et Hill 2001; Wright 2002). (b) dynamique inter-patch : l'échelle d'observation inclut des patchs d'âges différents. Le maximum de diversité est obtenu pour une fréquence intermédiaire des perturbations. Ce schéma s'inspire de celui de Wilson (1994).*

Le modèle de l'HPI exige également des compromis entre les capacités compétitives des espèces, leur capacité à coloniser rapidement les sites perturbés ou leur capacité à résister aux perturbations (Hastings 1980; Petraitis et al. 1989; Wilson 1994; Chesson et Huntly 1997; Collins et Glenn 1997; Dial et Roughgarden 1998; Chesson 2000b; Oshawa et al. 2002). Selon Chesson et Huntly (1997), les processus de succession, les compromis permettant aux espèces d'être avantagées à différents moments de la succession et l'hétérogénéité spatiale et temporelle des perturbations créent des conditions de maintien de la diversité. Un compromis entre compétition et colonisation permet en effet aux espèces peu compétitives de se maintenir en colonisant rapidement des sites récemment perturbés, sites dans lesquels les espèces compétitives sont absentes (Hastings 1980; Tilman 1994; Chesson 2000b; Chave et al. 2002; Bolker et al. 2003). Cet avantage découle d'une plus forte fécondité ou de plus grandes distances de dispersion. Plus les perturbations sont importantes et plus les espèces fugitives sont avantagées au détriment des espèces les plus compétitives. Les interactions compétitives doivent être fortement asymétriques, transitives[19], les espèces pouvant être rangées selon une hiérarchie compétitive (Hastings 1980; Sousa 1984). A partir d'un modèle

[19] A>B et B>C implique A>C.

dérivé du modèle biogéographique de MacArthur et Wilson, Petraitis et al. (1989) ont également montré qu'un compromis entre capacité compétitive et résistance aux perturbations favorisent l'émergence d'un maximum de diversité pour un taux d'extinction intermédiaire.

A une échelle régionale, le modèle de l'HPI dépend de l'échelle relative du taux de perturbations, du taux de déplacement compétitif, du taux de dispersion entre les patchs mais dépend également des schémas de successions. Caswell et Cohen (1991), à partir d'un modèle champ moyen, puis Caswell et Etter (1999), à partir du même modèle spatialisé[20] ont étudié la relation perturbation-diversité à partir de trois schémas de succession: inhibition, facilitation et tolérance[21] (Connell et Slatyer 1977). Un compromis entre colonisation et compétition n'est nécessaire que dans le cas du modèle de succession de type tolérance. Dans le modèle de facilitation, l'HPI est vérifiée quelles que soient les fécondités des espèces. Dans le modèle d'inhibition, un maximum de diversité pour un taux de perturbations intermédiaire est observé lorsque les espèces ont des taux de colonisation similaires. Caswell et Cohen (1995) ont montré par la suite que ce résultat est robuste à différents scénarios de variabilité environnementale. A partir d'une version modifiée de ce modèle Barradas et Tassier (1999) ont également montré que l'investissement dans la résistance aux perturbations était plus efficace qu'un investissement dans la compétition pour le maintien de l'espèce la moins compétitive (élargissement de la gamme de perturbations intermédiaires). Ces patterns peuvent se compliquer si les relations entre les espèces ne sont pas transitives (Caswell et Cohen 1991).

En conclusion, dynamique en patchs et compromis offrent les conditions d'émergence du pattern de l'HPI dans des communautés d'organismes sessiles où dominent des interactions compétitives asymétriques transitives (ou interactions de type facilitation) et où les propagules des espèces fugitives sont rapidement disponibles après perturbation.

Ces conditions semblent de prime abord peu contraignantes et expliquent certainement l'engouement suscité par cette hypothèse. En effet, les perturbations sont elles-mêmes source d'hétérogénéité et ce pour une large gamme d'intensité (White 1979; Sousa 1984; White et

[20] La spatialisation concerne les distances de dispersion.

[21] Dans le modèle de tolérance certaines espèces tolèrent la présence d'autres espèces et peuvent donc coloniser des sites déjà occupés. En revanche ces espèces ne sont que peu influencées par les espèces moins compétitives. Dans le modèle de facilitation, certaines espèces favorisent l'installation d'autres espèces. Dans le modèle d'inhibition, les espèces installées empêchent l'installation des autres espèces.

Jentsch 2001; voir Everham III et Brokaw (1996) pour des exemples concernant l'effet des tempêtes en forêts) et favorisent les dynamiques en patchs (Pickett et White 1985). Les interactions compétitives structurent de nombreuses communautés d'organismes sessiles (Sommer et Worm 2002). Les traits de vie à l'origine d'un compromis entre compétition et colonisation ou entre résistance et compétition sont compatibles avec les stratégies expliquant les processus de succession (Pacala et Rees 1998). Enfin de nombreuses études semblent confirmer qu'un compromis entre colonisation et compétition structure les communautés (Turnbull et al. 1999; Moles et Westoby 2002; Westoby et al. 2002 ; mais voir Coomes et Grubb 2003).

I.1.3- Observation du pattern de l'HPI dans les études de terrain

L'HPI a été vérifiée au niveau expérimental dans plusieurs situations écologiques. Le cas des forêts tropicales, à partir duquel l'HPI a été formalisée à l'origine[22], fournit d'ailleurs un exemple intéressant. Molino et Sabatier (2001) ont en effet testé et vérifié l'HPI dans une forêt de Guyane française en utilisant le nombre d'espèces pionnières comme indicateur de l'intensité des perturbations. Ce résultat contredit une étude antérieure menée par Hubbell et ses collègues (1999) dans une forêt tropicale du Panama. Une synthèse récente (Sheil et Burslem 2003) fournit des éléments d'explication de ces résultats contradictoires, penchant en faveur du modèle de l'HPI.

Une récente méta-analyse (Makey et Currie 2001) sur les expérimentations concernant la relation entre diversité et perturbations révèle cependant une faible proportion de patterns en accord avec l'HPI même au sein des communautés de plantes. Tout comme dans le débat productivité-diversité (Waide et al. 1999; Tilman et al. 2001; Mouquet et al. 2002), il existe une grande diversité de patterns : relations positives, négatives, absence de relation, relations unimodales, relations en "U" (fig. I.3). Par exemple, seule 19% des études retenues révèlent un maximum de richesse spécifique pour un taux de perturbations intermédiaire. Le pourcentage de relations non-significatives est important quelque soit l'indice de diversité retenu. Surtout, les relations monotoniques (croissantes ou décroissantes) représentent

[22] L'hypothèse des perturbations intermédiaires avait été proposée antérieurement par Grime 1973 par exemple. Cependant, l'article de Connell formalise clairement cette hypothèse dans un article où d'autres hypothèses sont mises en exergue et cela dans le cadre d'un sujet peut-être plus porteur: la diversité des forêts tropicales.

quasiment la moitié des cas. Une relation significative entre perturbation et diversité est le plus souvent observée lorsque les perturbations sont chroniques, le gradient observé est spatial et concerne l'intensité (versus fréquence ou temps) et lorsque le nombre d'observations est important. L'HPI a plus de chances d'être vérifiée lorsque la surface d'échantillonnage est réduite, l'évapotranspiration est faible, les perturbations sont naturelles plutôt qu'anthropiques et lorsque peu de niveaux de perturbations sont observés. Cette méta-analyse tend donc à remettre en question l'universalité du modèle de l'HPI, universalité déjà écornée par certains auteurs (Huston 1994; Dial et Roughgarden 1998; Sheil 1998; Wooton 1998; Makey et Currie 2000) et relance le débat sur les mécanismes à l'origine du pattern de l'HPI.

I.1.4- Questionnement et problématique

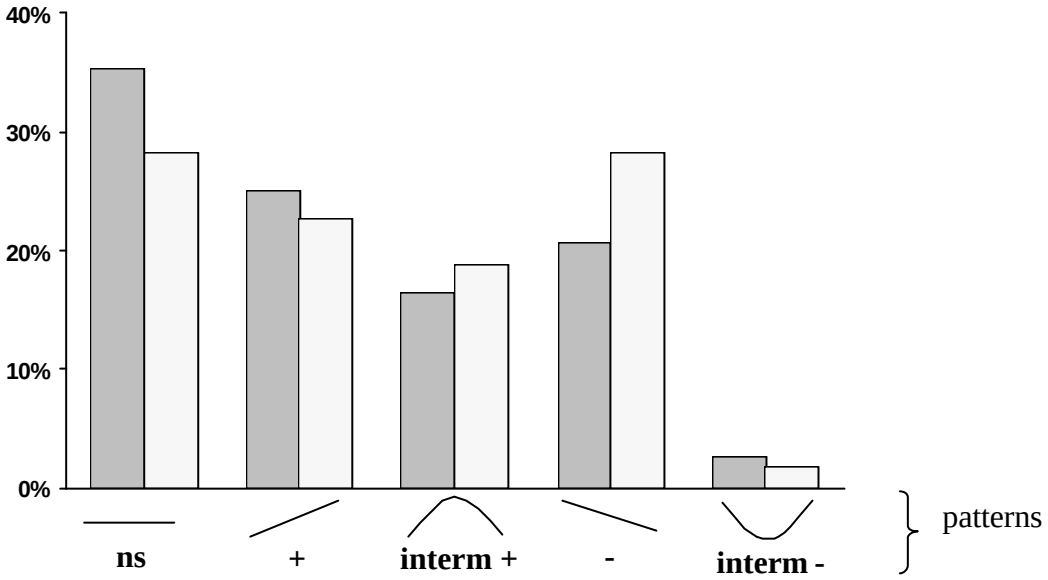
L'analyse de Makey et Currie soulève plusieurs questions:

a. Quels sont les facteurs ou mécanismes susceptibles de modifier le pattern de l'HPI et quels sont les nouveaux patterns attendus?
b. Dans quelle mesure la relation perturbations-diversité dépend-elle des assemblages des espèces (voir Sousa 1984; Sheil 1999)?
c. Les mécanismes connus à l'origine du pattern de l'HPI sont-ils réellement fréquents dans la nature?
d. Quels sont les problèmes méthodologiques associés au test de l'HPI?

Des éléments de réponse existent déjà concernant la première question. Il semble par exemple que la productivité (souvent identifiée au taux d'accroissement des populations ou au taux de colonisation) puisse avoir une influence importante sur la relation perturbations-diversité (Huston 1979, 1994; Kondoh 2001; Gamarra et Solé 2002). Une très faible productivité favorise une relation négative. A l'opposé, une forte productivité favorise une relation positive (fig. I.3). Cet effet a été montré dans un contexte de non-équilibre (Huston 1979; 1994) et plus récemment dans un contexte d'équilibre (Kondoh 2001). Dial et Roughgarden (1998) étendent ce résultat en précisant qu'une covariation entre perturbation et intensité de colonisation peut limiter le pattern de l'HPI, lui préférant *in fine* l'hypothèse d'un maximum de diversité pour un taux de colonisation intermédiaire. Petraitis et al. (1989) et

Collins et Glenn (1997) soulignent également que le pattern de l'HPI peut être sensible à l'existence d'une interaction entre la fréquence et l'intensité des perturbations, phénomène souvent observé dans la nature (White et Jentsch 2001). Enfin, Sebens (1987) a démontré qu'une indétermination des interactions compétitives réduit également les chances d'obtenir le pattern de l'HPI.

Figure I.4: *relations entre perturbations et diversité mises en évidence par la méta-analyse de*



Makey et Currie (2001) pour la richesse spécifique (hachurés : 116 cas) et la diversité de Shannon (pointillés : 53 cas). L'étude a été menée sur 85 références et concerne aussi bien des organismes mobiles que des organismes sessiles. La relation en « U » apparaît marginale.

Les éléments de réponse concernant la question b sont plus restreints. Hastings a mis en évidence une influence des caractéristiques des espèces sur la relation entre perturbations et diversité en mettant l'accent sur la sensibilité des communautés à l'historique des perturbations. Makey et Currie (2000) n'obtiennent que rarement le pattern de l'HPI à partir de modèles de chaînes de Markov qui simulent la dynamique de six communautés différentes sous différentes fréquences et intensités de perturbations. Dans la majorité des cas, les perturbations n'ont qu'un faible effet sur la diversité et les relations monotoniques sont les plus fréquentes[23]. Dans un modèle de dynamique de peuplements forestiers, Clark (1991, 1992) montre que la probabilité pour un individu arbre d'être reproducteur est maximum pour

[23] Il est cependant important de noter que leurs probabilités de transition sont constantes au cours du temps quelle que soit la fréquence et l'intensité des perturbations. Il semble douteux que le domaine de validité de ces probabilités (calibrées à partir de données de terrain) couvrent la gamme de perturbations prospectée par les auteurs.

une fréquence intermédiaire des perturbations. Cette fréquence est également celle qui optimise le nombre de reproducteurs à l'échelle de la mosaïque de peuplements. Il est également possible d'envisager que cette fréquence optimise la diversité mais à condition de supposer que les espèces ont des traits de vie similaires. Loehle (2000) remarque quant à lui une faible variation de la richesse spécifique en fonction du régime de perturbation dans un modèle de dynamique forestière qui intègre des variations de quatre traits de vie différents (tolérance à l'ombre, capacité à rejeter, distance de dispersion, hauteur maximale). Enfin, il semble évident que la sensibilité des communautés et leur réponse aux perturbations dépendent des caractéristiques des espèces (Sousa 1980, 1984; Lavorel et al. 1997; White et Jentsch 2001). Il apparaît ainsi que le détail des traits de vie des espèces peut jouer un rôle prépondérant dans la relation entre diversité et perturbations. Aspect fondamental : une forte dépendance de la relation entre perturbations et diversité aux assemblages d'espèces rendrait l'HPI relativement peu robuste impliquant l'élaboration d'hypothèses alternatives (voir par exemple Sheil 1999).

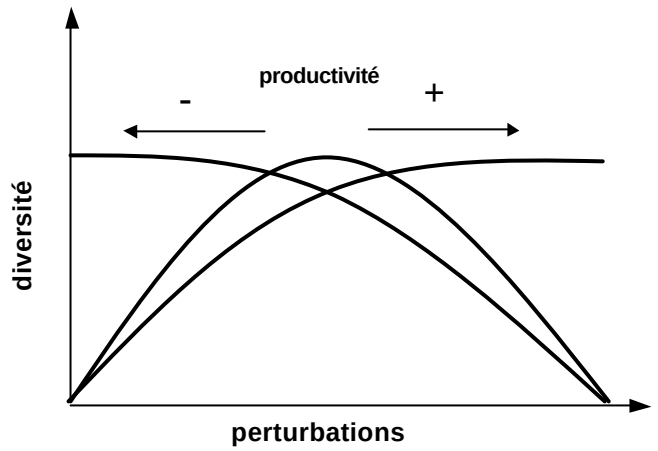


Figure I.5 : *relation entre perturbations, diversité et productivité. Une faible et forte productivité déplace le maximum de diversité vers les faibles ou fortes valeurs du régime de perturbation.*

La question c mérite une attention toute particulière et sera reprise dans la discussion en intégrant les résultats de notre propre étude.

Des problèmes méthodologiques entourent l'étude de la relation entre perturbations et diversité (question d). Makey et Currie (2000) ont par exemple montré que le taux d'échantillonnage des individus modifie les résultats, en particulier un taux d'échantillonnage restreint surestime l'effet des perturbations, les espèces rares ayant moins de chances d'appartenir à l'échantillon. Récemment Sheil et Brokaw (2003) ont mis en évidence

l'existence d'un biais d'échantillonnage dans les études sur la relation entre perturbations et diversité dans les écosystèmes forestiers, biais favorisant l'HPI. Outre ces problèmes méthodologiques il existe également des problèmes d'interprétation basés sur la non séparation de la cause et de l'effet des perturbations (Rykiel 1985; Collins et al. 1995) ou sur le manque de prise en compte de la dimension temporelle (Sheil et Brokaw 2003, voir fig. I.2).

Du fait de sa simplicité et de son domaine d'application, l'HPI constitue un modèle conceptuel général et parcimonieux qui présente un potentiel intéressant de transposition aux problématiques de gestion. Cependant, les différentes questions soulevées par le méta-analyse de Makey et Currie et d'autres études théoriques remettent directement en cause la robustesse de l'HPI et, en corollaire, son applicabilité. Dans ce chapitre nous testons l'hypothèse des perturbations intermédiaires à l'aide de modèles de dynamique en patchs de type champ moyen. Nous présentons dans un premier temps la structure de ces modèles ainsi que des résultats importants sur la coexistence des espèces. Cette première étape permet d'envisager une hypothèse alternative basée sur la limitation par le recrutement ("recruitment limitation"). Nous étudions ensuite l'influence d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation et d'une immigration sur la relation entre perturbations et diversité à partir de deux types de modèles d'interactions compétitives : modèle de compétition avec hiérarchie compétitive et modèle de compétition avec "founder effect". Les tests sont effectués pour la richesse en espèces[24] et l'indice de diversité de Shannon[25]. Cette étude indique que l'immigration et la fréquence dépendance négative peuvent générer une gamme importante de patterns, patterns pouvant varier en fonction de l'indice de diversité choisi et des caractéristiques des assemblages. L'existence d'un compromis entre colonisation et compétition avec hiérarchie compétitive représente une condition favorable mais non suffisante pour générer la relation unimodale proposée par Connell. Cette étude tend donc à confirmer la dépendance de la relation perturbations-diversité selon le type d'assemblage, la nature des interactions et les mécanismes à l'origine du processus de colonisation. De manière générale, les traits de vie des espèces, les stratégies et les mécanismes de coexistence associés semblent offrir un cadre théorique à privilégier dans les études sur les perturbations et la

[24] Nombre d'espèces.

[25] $S = -\sum_{i=1}^{N} p_i \, ln(p_i) \Big/ log(N)$ avec p_i la proportion de l'espèce i et N le nombre d'espèces. La diversité de Shannon est maximale (1) lorsque toutes les espèces ont la même proportion. Elle est minimale (0) lorsqu'une seule espèce est présente.

diversité dans les communautés de plantes. En discussion nous essayons de déterminer les implications possibles pour la gestion forestière en prenant l'exemple des sapinières-pessières dans les Alpes du Nord.

I.2- MODELES EN PATCH

Les modèles en patchs ont largement contribué à déterminer les pré-requis à l'obtention du pattern de l'HPI. Ces modèles ont été développés à l'origine dans le but d'incorporer une dimension spatiale dans les modèles de populations, d'y intégrer une notion de fragmentation des habitats. Les plus simples de ces modèles simulent deux processus démographiques fondamentaux : colonisation et mortalité, négligeant les processus de croissance et en corollaire les dimensions des individus ainsi que la quantité de ressource qu'ils consomment. Ces modèles en patchs présentent une spatialisation implicite, c'est à dire qu'ils intègrent les variations spatiales de la présence ou de l'absence des entités au sein de surfaces élémentaires appelées patchs sans prendre en compte la localisation réelle de ces entités (Klausemeier et Tilman 2002). Ils sont tout à fait adaptés à l'étude des systèmes écologiques où les entités interagissent localement et où les distances de dispersion sont grandes par rapport à la taille des patchs (Klausemeier et Tilman 2002). L'entité au sein d'un patch peut être une communauté (Caswell et Cohen 1991), une population (Hanski 1999) ou un individu (Tilman 1994). Dans cette section, nous présentons certains de ces modèles, leur structure, leurs caractéristiques et soulignons, sur une base bibliographique principalement, certains résultats fondamentaux concernant la coexistence des espèces.

I.2.1- Structure de base des modèles en patchs

I.2.1.1- Un modèle simple de métapopulation: le modèle de Levins

Les modèles s'intéressant à l'émergence et à l'extinction des populations au sein d'habitats favorables s'appellent modèles de métapopulation[26] (Hanski 1999). Le premier

[26] Des concepts équivalents existent pour les communautés (métacommunautés) (Wilson 1992; Hubbell 2001; Mouquet et Loreau 2002) et les écosystèmes (métaécosystèmes) (Loreau et al. 2003). Hanski (1999) met en avant deux utilisations du terme "metapopulation": *"a population consisting of many local populations, in the same sense in which a local population is a population consisting of individuals* […] *all local populations have a substantial probability of extinction… The metapopulation concept has even been applied* […] *to large*

modèle de métapopulation, proposé par Levins en 1969, ne possède que deux paramètres : un taux de colonisation c et un taux d'extinction m parfois assimilé à un taux de perturbations. Il s'agit d'une équation différentielle qui définit la proportion d'habitats nouvellement colonisés ainsi que la proportion de populations qui s'éteignent à chaque instant. Le modèle se présente sous la forme :

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} = \overbrace{c\,P(1-P)}^{\substack{\textit{colonisation des}\\ \textit{habitats vides}}} - \overbrace{m\,P}^{\textit{pop. éteintes}} \qquad \text{(I.1)}$$

où P représente la fraction de patchs occupés par une population. L'équilibre est obtenu lorsque la proportion totale de patchs occupés est constante et vaut :

$$\hat{P} = 1 - \frac{m}{c} \qquad \text{(I.2)}$$

L'équation (I.2) implique qu'une espèce ne peut se maintenir à l'échelle régionale que si le taux d'extinction est inférieur au taux de colonisation (fig. I.6). A ce modèle est attaché un nombre important d'hypothèses simplificatrices qui restent valables pour tous les modèles qui seront présentés dans la suite de l'étude:

a. Le nombre de patchs est infini.
b. La colonisation est indépendante des distances entre les patchs.
c. La croissance au sein d'un patch est supposée beaucoup plus rapide que le processus de colonisation.

Aujourd'hui, les descendants de ce modèle (voir par exemple Gotelli 1991; Hanski 1999; Zhou et al. 2004) intègrent des facteurs supplémentaires (immigration, effet Allee, effet de sauvetage ("rescue effect")[27]…) permettant ainsi de mieux comprendre les processus susceptibles de conduire les populations à l'extinction, éléments indispensables pour améliorer les programmes de conservation des populations à une échelle régionale.

---

continuous populations, which are more or less arbitrarily divided into smaller spatial units, reflecting the restricted movement range of individuals."

[27] L'effet Allee est une diminution du taux de colonisation lorsque le nombre d'habitats occupés diminue. L'effet de sauvetage est une diminution du taux d'extinction lorsque le nombre de patchs occupés augmente.

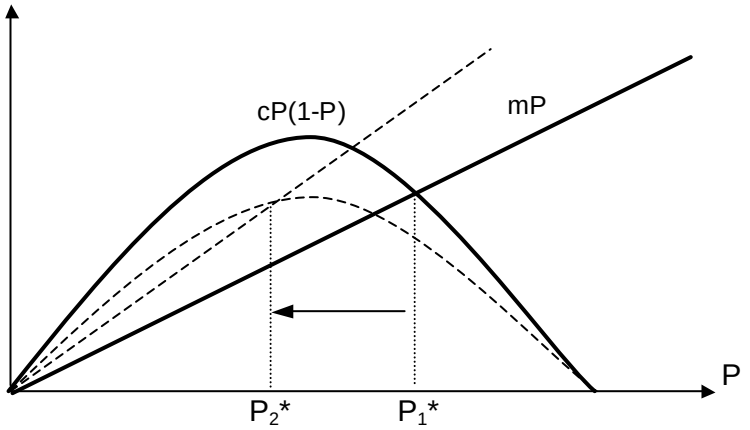


Figure I.6: *représentation graphique de la résolution du modèle de Levins. L'équilibre est obtenu lorsque le nombre de patchs éteints par unité de temps est égal au nombre de patchs colonisés (P_1^*). Levins a proposé ce modèle pour discuter les moyens de favoriser l'extinction d'espèces d'insectes ravageurs, par fragmentation des habitats par exemple. Une fragmentation entraîne en effet une diminution du paramètre c en augmentant les distances de dispersion nécessaires à la colonisation et augmente le taux d'extinction m en diminuant la taille des patchs disponibles ($P_1^* \circledR P_2^*$).*

1.2.1.2- Un patch, un individu

Le modèle de Levins peut être interprété selon la perspective « un patch, un individu ». En modifiant l'équation (1) on obtient (Hanski 1999):

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} = (c-m)P\left(1-\frac{P}{1-\frac{m}{c}}\right) \qquad \text{(I.3)}$$

formulation qui présente une structure analogue à une équation logistique[28] où (*c*-*m*) représente le taux d'accroissement intrinsèque de la population et $1-m/c$ la capacité de charge du milieu pour la population considérée. Par intégration, on retrouve une courbe de croissance logistique de la fréquence de sites occupés par un individu (et non le nombre total d'individus). Le paramètre *c* inclut fécondité, dispersion, établissement et croissance jusqu'à l'âge de reproduction (Loreau et Mouquet 1999; Yu et Wilson 2001). Il s'agit donc d'un

[28] L'écriture générale d'une équation logistique en temps continu pour une population est $\mathrm{d}N/\mathrm{d}t = rN(1-N/K)$ avec r le taux d'accroissement intrinsèque et K la capacité de charge du milieu.

paramètre de recrutement. Le paramètre *m* inclut la mortalité par sénescence et par perturbation.

I.2.2- Modèles de compétition

Plusieurs modèles dérivés du modèle de Levins considèrent la compétition entre deux espèces à l'échelle régionale. Levins et Culver (1971) ont ainsi introduit des effets négatifs des espèces sur les taux d'extinction et les taux d'immigration de l'espèce concurrente. Hanski (1983) a également utilisé un modèle dérivé du modèle de Levins pour déterminer la coexistence de deux espèces à l'échelle régionale, mettant en évidence l'existence d'équilibres alternatifs en présence d'un effet de sauvetage (voir *supra* note 9). Slatkin (1974) a élaboré un modèle général permettant de tester plusieurs hypothèses sur les mécanismes de compétition entre espèces et leurs conséquences sur la coexistence. Ce modèle comprend quatre types de patchs : patchs vides (V), patchs occupés par une population de l'une ou l'autre des deux espèces (P_1, P_2) et patchs contenant des individus des deux espèces (P_{12}) (voir Klausmeier et Tilman (2002) pour une écriture différente). La présence d'une espèce au sein d'un site peut diminuer le taux de colonisation, la fécondité et augmenter le taux de mortalité de l'espèce concurrente. Le modèle s'écrit:

colonisation patchs vides — *Extinction dans patchs monospécifiques* — *colonisation des patchs monospécifiques par espèce concurrente et création des patchs mixtes* — *Extinction de l'espèce concurrente dans patchs mixtes*

$$\begin{cases} \dfrac{dP_1}{dt} = \boxed{c_1(P_1 + a_1P_{12})V} - \boxed{m_1P_1} - \boxed{(c_2 - m_2)(P_2 + a_2P_{12})P_1} + \boxed{(m_2 + e_2)P_{12}} \\ \dfrac{dP_2}{dt} = \boxed{c_2(P_2 + a_2P_{12})V} - \boxed{m_2P_2} - \boxed{(c_1 - m_1)(P_1 + a_1P_{12})P_2} + \boxed{(m_1 + e_1)P_{12}} \\ \dfrac{dP_{12}}{dt} = (c_1 - m_1)(P_1 + a_1P_{12})P_2 + (c_2 - m_2)(P_2 + a_2P_{12})P_1 - (m_1 + e_1 + m_2 + e_2)P_{12} \end{cases} \quad \text{(I.4)}$$

où $V = 1 - P_1 - P_2 - P_{12}$ est la fraction de patchs vides, m_i le taux de mortalité de l'espèce i dans les patchs monospécifiques, $(m_i + e_i)$ le taux de mortalité de l'espèce i dans les patchs mixtes, c_i la fécondité de l'espèce i dans les patchs monospécifiques, a_i la diminution de fécondité de l'espèce i dans les patchs mixtes et $(c_i - m_i)$ le taux de colonisation de l'espèce i dans les patchs occupés par l'espèce concurrente. Ce modèle présente au maximum quatre

points d'équilibre dont un seul correspond à la coexistence des trois types de patchs (Slatkin 1974). Il n'est cependant pas possible de déterminer une solution explicite de cet équilibre. En prenant des cas particuliers adaptés à l'échelle régionale, Slatkin (1974) a montré qu'il est possible d'obtenir la coexistence des deux espèces. Taneyhill (2000), quant à lui, a calculé une solution explicite de l'équilibre lorsque $a_1 = a_2 = 0$.

Bien que complexe à étudier, ce modèle présente l'avantage d'offrir une base intéressante à l'élaboration d'un ensemble de modèles dérivés plus simples obtenus par l'annulation ou la limite en l'infini de certains paramètres (Klausmeier et Tilman 2002). Nous présentons ici deux simplifications qui expriment des fonctionnements très différents des relations compétitives entre espèces: le "founder effect" et la hiérarchie compétitive.

I.2.2.1- Modèle avec "founder effect": exclusion compétitive

Le "founder effect" se traduit par l'impossibilité pour une espèce de coloniser les sites déjà occupés par une autre espèce ou, dans la perspective un patch-un individu, un individu reproducteur. Cela peut être la conséquence par exemple d'une forte compétition asymétrique entre les espèces. En partant sur la base du modèle de Slatkin, cet effet peut-être modélisé en posant $m_i = c_i$. On se place ainsi dans le cas où les patchs mixtes ne peuvent apparaître et où chaque espèce ne peut coloniser que les patchs vides:

$$\begin{cases} \dfrac{dP_1}{dt} = \overbrace{c_1 P_1 V}^{\textit{colonisation patchs vides}} - \overbrace{m_1 P_1}^{\textit{mortalité}} \\ \dfrac{dP_2}{dt} = c_2 P_2 V - m_2 P_2 \end{cases} \qquad \text{(I.5)}$$

Ce système peut être aisément généralisé à *n* espèces (Loreau et Mouquet 1999)[29]:

[29] Il est possible de mettre cette équation sous la forme d'une équation de Lotka-Volterra: $dN_i/dt = r_i N_i / K_i \left(K_i - N_i - a_{ij} N_j\right)$ si on pose $r_i = c_i - m_i$, $K_i = 1 - m_i/c_i$, et $a_{ij} = 1$. Tous les coefficients d'interactions sont égaux. La compétition intraspécifique est égale à la compétition interspécifique.

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}P_i}{\mathrm{d}t} = c_i P_i V - m_i P_i \\ V = 1 - \sum_{j=1}^{n} P_j \end{cases} \qquad \text{(I.6)}$$

où V représente la proportion de patchs vides. Ce modèle de Levins généralisé peut être assimilé au modèle de succession de type inhibition de Connell et Slatyer (1977) (Chesson et Huntly 1997) où l'installation d'une espèce empêche le recrutement des autres espèces. Dans un tel système (appelé symétrique par Taneyhill (2000) car les espèces ont toutes le même comportement[30]) on démontre que la coexistence des espèces est impossible. En effet, à l'équilibre multispécifique on a:

$$\forall i,\ \hat{V} = \frac{c_i}{m_i} = q_i \qquad \text{(I.7)}$$

équation qui n'est vérifiée que si les rapports q_i sont tous égaux. Dans le cas contraire, c'est l'espèce qui a la plus grande valeur q_i[31] qui seule persiste dans le système[32] (Chesson et Huntly 1997; Fagerström et Westoby 1997; Loreau et Mouquet 1999) (fig. I.7). Chesson et Huntly (1997) ont démontré que l'introduction d'une mortalité aléatoire ne modifie pas le résultat du modèle déterministe. Les perturbations stochastiques peuvent cependant diminuer la vitesse d'exclusion ou modifier les dominances relatives des espèces au cours du temps[33]. Dans la suite du chapitre nous supposons $m_1 = m_2 = m$ et assimilons le taux de mortalité à un taux de perturbations (voir encart I.2).

---

[30] Nous avons préféré ne pas retenir cette dénomination étant donné l'ambiguïté possible avec la compétition asymétrique liée à la taille des individus (voir Schwinning et Weiner 1998).

[31] Ce nombre est également appelé "basic reproductive rate" et peut être assimilé à une fitness.

[32] L'espèce qui persiste est celle qui réduit le plus l'espace libre $\hat{V}$ qui joue ici le même rôle que le R^* de Tilman (1982) (l'espèce qui persiste est celle capable de se maintenir au niveau le plus bas de la ressource R).

[33] Le modèle de Levins généralisé peut en effet se mettre sous la forme $\mathrm{d}\ln P_i / \mathrm{d}t = E_i(t) - c_i F$ avec $F = \sum_j P_j$ et $E_i(t) = c_i - m$. Il s'agit d'un modèle additif dont la théorie (Chesson et Huntly 1997) prévoit un faible effet de la stochasticité des E_i sur la coexistence des espèces.

Encart I.2 : perturbations dans les patchs models en temps continu

Les perturbations sont des événements de mortalité stochastiques qui dépendent des caractéristiques d'un agent de perturbation et des caractéristiques du système. Une manière simple de modéliser des perturbations est d'ajouter un terme de mortalité supplémentaire au sein des équations du modèle. En prenant le modèle de compétition avec "founder effect" par exemple, on peut écrire:

$$\frac{dP_i}{dt} = c_i P_i \left(1 - \sum_{j=1}^{n} P_j\right) - m_i P_i - r(t) f_i(w) P^{1}$$

où r est la probabilité qu'une perturbation survienne à l'instant t, w l'intensité de la perturbation, et f la fonction qui relie le taux local d'extinction des patchs pour une intensité de perturbation donnée. Le paramètre r est une variable aléatoire, le plus souvent une loi de Poisson de paramètre λ (loi des événements rares). Dans ce cas la probabilité qu'un événement survienne entre t et $t+Dt$ est $1-e^{-l\Delta t}$ (qui équivaut à lDt lorsque Dt tend vers 0). Le paramètre w peut également être une variable aléatoire. En général la relation fréquence/intensité est une loi décroissante, par exemple une fonction de distribution puissance, de Pareto ou exponentielle. Une façon de simplifier cette équation est de considérer un taux moyen de mortalité du aux perturbations:

$$\frac{dP_i}{dt} = c_i P_i \left(1 - \sum_{j=1}^{n} P_j\right) - (m_i + lE(f_i(w)))P_i *$$

ce qui nous ramène à l'équation de base du modèle de Levins généralisé (en posant $M_i = m_i + lE(f_i(w))$). C'est en général cette hypothèse qui est implicitement privilégiée dans les études sur les perturbations dans les patchs models: seul l'effet moyen des perturbations est considéré et les perturbations sont intégrées dans le terme général de mortalité m_i. En outre une deuxième simplification est souvent effectuée : $\forall i, m_i = m$. Le paramètre m représente alors le taux moyen de perturbation subi par l'ensemble des espèces (Hastings 1980 ; Pacala et Rees 1998 ; Kondoh 2001).

*Si la fonction f_i est non-linéaire on a $E(f_i(w)) = f_i(E(w)) + 1/2\, f''(E(w)).VAR(w)$

I.2.2.2- Modèles avec hiérarchie compétitive: compromis entre compétition et colonisation et fenêtre de coexistence

a- Cas deux espèces

On parle de modèle de hiérarchie compétitive lorsque une espèce présente un avantage compétitif sur les autres espèces, avantage explicite dans les équations du modèle (Taneyhill (2000) parle de modèle asymétrique). A partir du modèle de Slatkin, si on pose $m_1 = 0, m_2 = m$ et $e_2 \to +\infty$ on aboutit à un modèle de compétition où l'espèce 1 (espèce compétitive ou espèce tolérante) peut coloniser et remplacer de manière instantanée des patchs occupés par l'espèce 2 (ou espèce fugitive):

$$\begin{cases} \dfrac{dP_1}{dt} = c_1 P_1 P_0 - m_1 P_1 \boxed{+ (c_1 - m) P_2 P_1} \\ \dfrac{dP_2}{dt} = c_2 P_2 P_0 - m_2 P_2 \boxed{- (c_1 - m) P_1 P_2} \end{cases} \quad \text{(I.8)}$$

déplacement compétitif instantané

Lorsque $m = 0$ on se place dans une situation de hiérarchie stricte où l'espèce compétitive n'est aucunement influencée par l'espèce fugitive. Ce modèle peut être assimilé au modèle de succession de type tolérance dans la typologie de Connell et Slatyer (1977) (Rees et Pacala 1998). A l'équilibre on obtient ($m_1 = m_2 = m$):

$$\begin{cases} \hat{P}_1 = \dfrac{1 - m/c_1 - (m/m)(1 - m/c_2)}{1 - (m/m)\left(1 + \dfrac{m - m}{m}\right)} \\ \hat{P}_2 = 1 - m/c_1 - \left(1 + \dfrac{m - m}{m}\right)\hat{P}_1 \end{cases} \quad \text{(I.9)}$$

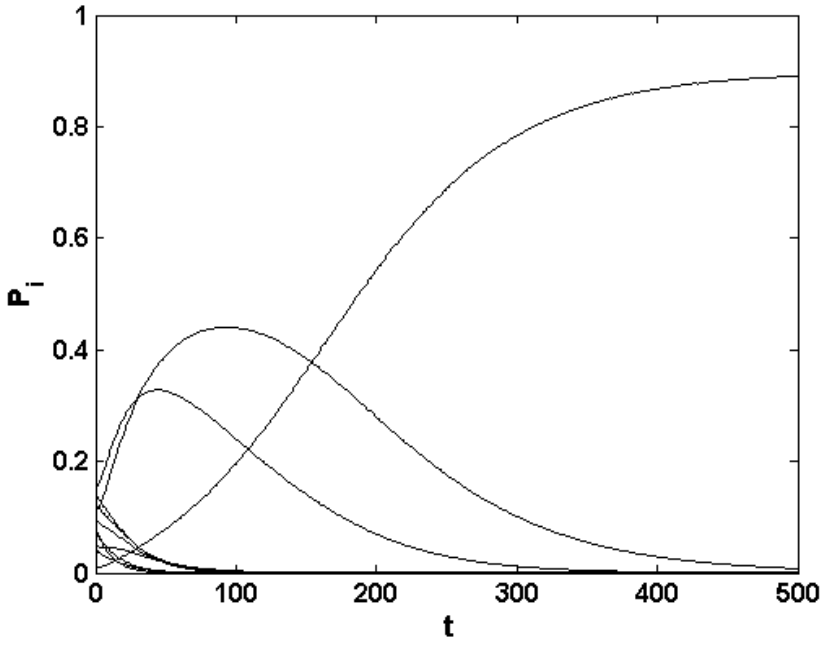


Figure I.7: *simulation de l'évolution des proportions de 10 espèces pour le modèle de compétition avec "founder effect" ou modèle de Levins généralisé. Toutes les espèces à l'exception d'une seule sont condamnées à l'extinction.*

Une condition suffisante de coexistence est $c_2 > c_1$ (Taneyhill 2000). Pour compenser son désavantage compétitif, l'espèce fugitive doit être meilleure colonisatrice que l'espèce compétitive. Un compromis ("trade-off") entre compétition et colonisation permet ainsi la coexistence des espèces. Les conditions de coexistence (I.9) peuvent être formulées en fonction du taux de perturbations *m* (voir Encart I.2) (on suppose $c_2 > c_1$) :

$$\frac{ec_1^{\,2}}{c_2 + c_1(e-1)} < m < \frac{ec_1c_2}{c_2 + c_1(e-1)} \qquad \text{(I.10)}$$

où $e = (c_1 - m)/c_1$ représente la diminution relative du taux de colonisation local due à la présence de l'espèce concurrente. La condition (I.10) définit une fenêtre de coexistence (Armstrong 1976; Abrams 2001) des deux espèces. Lorsque le paramètre *e* augmente, cette fenêtre s'élargit tout en se déplaçant vers de plus grandes valeurs du taux de perturbations. La fenêtre est maximale lorsque *e=1*, cas d'une hiérarchie stricte entre les deux espèces (fig. I.4). Sebens (1987)[34] a également montré qu'une indétermination dans les déplacements compétitifs entre les espèces conduit à une diminution de la fenêtre de coexistence des espèces et un décalage de cette fenêtre vers les faibles valeurs du taux de perturbations. Ainsi, une indétermination dans les déplacements compétitifs ou une diminution de l'asymétrie compétitive entraîne une diminution de la fenêtre de coexistence des espèces et un décalage de cette fenêtre vers les faibles valeurs du taux de perturbations.

[34] Une indétermination compétitive signifie qu'il existe une incertitude sur l'issue de la compétition entre l' espèce fugitive et l'espèce tolérante. L'espèce fugitive peut ainsi de temps en temps évincer l'espèce compétitive. Ce mécanisme est différent de celui de la hiérarchie non stricte qui suppose seulement que l'espèce compétitive n'arrive pas systématiquement à prendre la place de l'espèce fugitive.

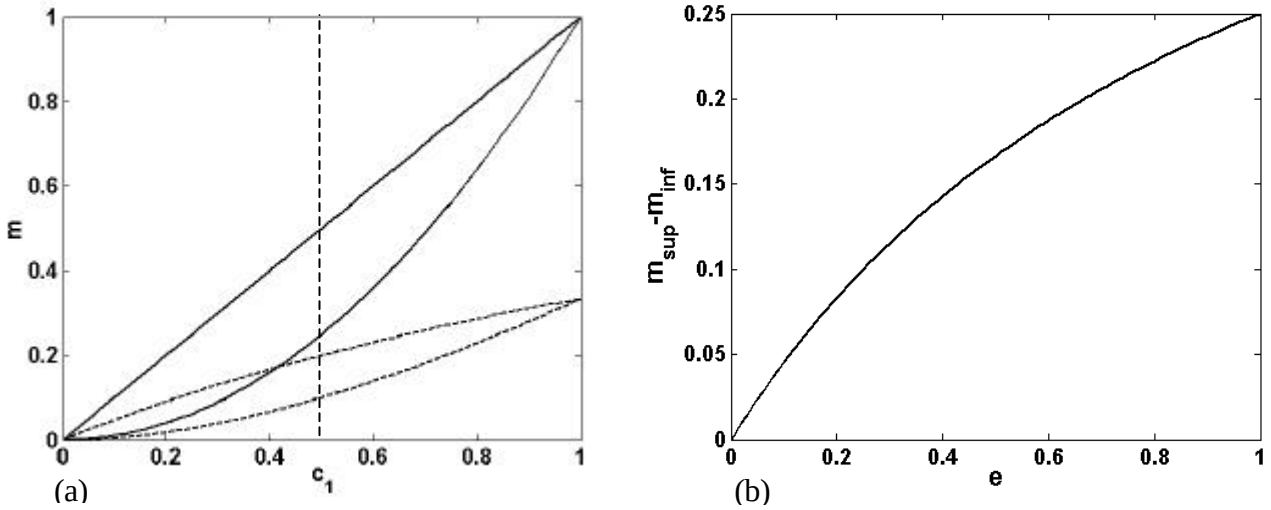


Figure I.8: *(a) Fenêtre de coexistence associée au modèle avec hiérarchie compétitive (c_2=1). Courbes en pointillés : e=0.5, courbes en trait continu : e=1. (b) Différence des taux de perturbations extrêmes en fonction du paramètre e (c_2=1, c_1=0.5).*

b- Cas n espèces

Le modèle avec hiérarchie compétitive peut être généralisé à plus de deux espèces :

$$\frac{dP_i}{dt} = c_i P_i V - m_i P_i + P_i\left(\overbrace{\sum_{j=i+1}^{n}(c_i - m_{ij})P_j}^{\substack{\text{colonisation de patchs occupés par les espèces moins compétitives}}} - \overbrace{\sum_{j=1}^{i-1}(c_j - m_{ji})P_j}^{\substack{\text{perte de patchs par colonisation des espèces plus compétitives}}} \right) \qquad \text{(I.11)}$$

Le premier terme de la parenthèse indique un gain de patchs par colonisation d'espaces occupés par les espèces moins compétitives et le deuxième terme indique les patchs perdus par colonisation des espèces plus compétitives. Lorsque l'on pose $m_{ij} = m_{ji} = 0$ la hiérarchie compétitive entre les espèces est stricte et le modèle s'écrit[35] :

$$\frac{dP_i}{dt} = c_i P_i\left(1 - \sum_{j=1}^{i} P_j\right) - m_i P_i - P_i \sum_{j=1}^{i-1} c_j P_j \qquad \text{(I.12)}$$

[35] Il est possible de mettre cette équation sous la forme d'une équation de Lotka-Volterra: $dN_i/dt = r_i N_i / K_i \left(K_i - N_i - a_{ij} N_j\right)$ si on pose $r_i = c_i - m_i$, $K_i = 1 - m_i/c_i$, $a_{ij} = 1 + c_j/c_i$ si $j < i$ et $a_{ij} = 0$ sinon.

Le dernier terme représente le déplacement compétitif instantané. Tilman (1994) a montré que la coexistence de toutes les espèces était possible à condition qu'il y ait un compromis entre compétition et colonisation. En outre, il est nécessaire que les espèces diffèrent les unes des autres par la quantité (voir cependant Kinzig et al. 1999):

$$\frac{c_n}{c_{n-1}} > \frac{\hat{s}_{n-2}}{\hat{s}_{n-1}} \qquad \text{(I.13)}$$

où $\hat{s}_n$ représente l'espace libre en présence de *n* espèces. Ce modèle a fait l'objet d'une attention particulière en écologie (Hastings 1980; Nee et May 1992; Tilman 1994a, Tilman et al. 1994; Tilman et al. 1997; Holmes et Wilson 1998; Kinzig et al. 1999; Buttel et al. 2002) pour déterminer l'effet d'une destruction des habitats sur la diversité et pour étudier les processus d'assemblage des communautés. La coexistence d'un grand nombre d'espèces est possible (fig. I.9) car il existe toujours une proportion d'espaces vides dans le système.

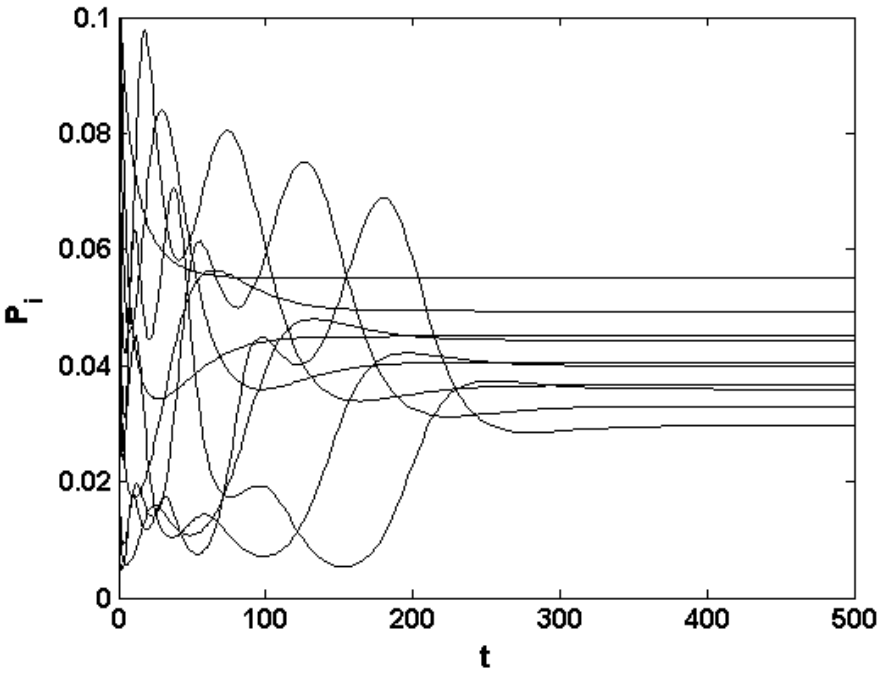


Figure I.9: *simulation de l'évolution des proportions de 10 espèces dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte. Toutes les espèces coexistent à l'équilibre. Paramètres :* $m = 0.5$, $c_i = 1/0.9^i$.

Pour le modèle avec hiérarchie compétitive stricte (I.12) il est possible de déterminer, par récurrence, les valeurs des proportions des différentes espèces à l'équilibre (Annexe A) soit :

$$\begin{cases} P_1 = 1 - \dfrac{m}{c_1} \\ P_{2k} = m\dfrac{C_{2(k-1)}}{C_{2k-1}} - \dfrac{C_{2k-1}}{C_{2k}}, \quad P_{2k+1} = \dfrac{C_{2k-1}}{C_{2k}} - m\dfrac{C_{2k}}{C_{2k+1}} \quad k \geq 1 \end{cases} \tag{I.14}$$

avec $C_{2k} = c_2 c_4 \cdots c_{2k}$, $\quad C_{2k+1} = c_1 c_3 \cdots c_{2k+1}$

Ce qui donne comme conditions pour le taux de perturbations m :

$$n \text{ impair } \begin{cases} m < c_1 \\ B_{2k}c_{2k} < m < B_{2k}c_{2k+1}, \ k \geq 1 \end{cases} \tag{I.15}$$

$$n \text{ pair } \begin{cases} m < c_1 \\ B_{2k}c_{2k} < m < B_{2k}c_{2k+1}, \ 1 \leq k < n/2 \\ B_n c_n < m \end{cases} \tag{I.16}$$

avec $B_{2k} = \left(\dfrac{C_{2k-1}}{C_{2k}} \right)^2$.

En divisant les membres des inégalités successives on obtient:

$$\begin{cases} \dfrac{B_{2k}c_{2k}}{B_{2k-2}c_{2k-2}} = \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k}} \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k-2}} \\ \dfrac{B_{2k}c_{2k+1}}{B_{2k-2}c_{2k-1}} = \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k}} \dfrac{c_{2k+1}}{c_{2k}} \end{cases} \tag{I.17}$$

Ainsi, si le ratio c_i / c_{i+1} est une fonction décroissante de i on a:

$$\begin{cases} \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k}} \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k-2}} < 1 \\ \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k}} \dfrac{c_{2k+1}}{c_{2k}} > 1 \end{cases} \tag{I.18}$$

Par conséquent, lorsque le nombre d'espèces augmente, les conditions sur *m* sont de moins en moins restrictives (fig. I.10) et la condition finale devient:

$$\frac{c_1^{\,2}}{c_2} < m < c_1 \tag{I.19}$$

ce qui revient à la condition de coexistence pour deux espèces. Dans ce cas, ce sont les deux premières espèces qui déterminent la fenêtre de coexistence de la communauté toute entière.

A l'opposé, si le ratio c_i / c_{i+1} est une fonction croissante de *i* on a :

$$\begin{cases} \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k}} \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k-2}} > 1 \\ \dfrac{c_{2k-1}}{c_{2k}} \dfrac{c_{2k+1}}{c_{2k}} < 1 \end{cases} \tag{I.20}$$

Les conditions sur *m* sont alors de plus en plus restrictives lorsque le nombre d'espèces augmente (fig. I.10) et la condition finale devient:

$$\begin{cases} B_{n-1} c_{n-1} < m < B_n c_n & \text{if } n = 2k+1 \\ B_n c_n < m < B_{n-2} c_{n-1} & \text{if } n = 2k \end{cases} \tag{I.21}$$

Dans ce cas, ce sont les valeurs successives des taux de colonisation le long de la hiérarchie compétitive qui déterminent la fenêtre de coexistence de toutes les espèces. Plus le nombre d'espèces est grand, plus cette fenêtre se réduit. A noter que dans les deux cas la fenêtre de coexistence reste intermédiaire en étant contrainte par les taux de colonisation des deux premières espèces.

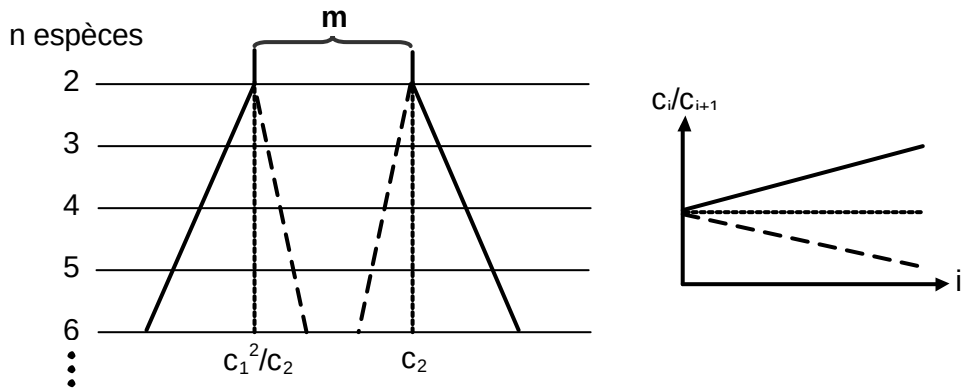


Figure I.10 : *conditions sur le taux de colonisation pour obtenir la coexistence de l'ensemble des espèces. Lorsque le rapport c_i/c_{i+1} est une fonction croissante de i, les conditions sur m sont de moins en moins restrictives lorsque le nombre d'espèces augmente (lignes continues). Lorsque le rapport c_i/c_{i+1} est une fonction décroissante de i, les conditions sur m deviennent de plus en plus restrictives au fur et à mesure que le nombre d'espèces augmente (traits en tiretés). Les lignes en pointillés indiquent la transition entre les deux situations, c'est à dire lorsque le rapport c_i/c_{i+1} est constant.*

Hastings (1980) a montré que dans le cas où le rapport c_i/c_{i+1} est une fonction décroissante de *i*, les communautés sont non-interactives: la relation perturbations-diversité est unimodale et la présence des espèces ne dépend pas de l'historique des perturbations. Dans ce cas l'HPI est vérifiée à condition que les taux de colonisation des deux espèces les plus compétitives ne soient pas trop faibles. En revanche, lorsque le rapport c_i/c_{i+1} est une fonction croissante de *i*, la relation perturbations-diversité peut être plurimodale et la présence des espèces dépend de l'historique des perturbations. Dans ce cas, les communautés sont dites interactives et l'HPI n'est plus vérifiée. La fréquence relative de ces deux types de communautés présente donc une grande importance pour déterminer la valeur générale du modèle de l'HPI.

Dans le cas de communautés dites non-interactives, la fenêtre de coexistence ne dépend que des deux espèces les plus compétitives. Dans ce cas, la perte, dans le pool régional, d'une espèce faiblement compétitive n'influe pas sur la relation perturbations-diversité. En revanche, la perte d'une espèce compétitive déplace la fenêtre de coexistence vers des valeurs plus élevées du taux de perturbations (fig. I.11). Dans le cas des communautés interactives, la fenêtre de coexistence est certes contrainte par les deux espèces compétitives mais également par les valeurs des taux de colonisation des espèces le long de la

hiérarchie compétitive. La perte d'une espèce fugitive élargit la fenêtre de coexistence. Tout comme dans le cas précédent, la perte d'une espèce compétitive déplace la fenêtre de coexistence vers des valeurs plus élevées du taux de perturbations mais permet également de l'élargir.

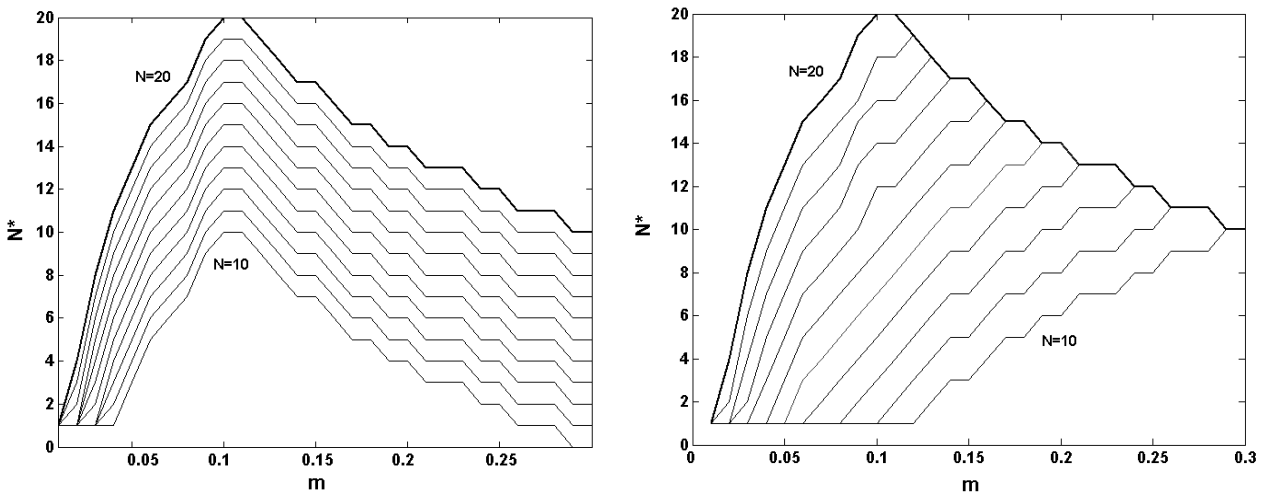


Figure I.11 : *Courbes d'évolution du nombre d'espèces à l'équilibre N* en fonction du taux de perturbations m lorsque dans le pool d'espèces (a) on enlève les espèces les moins compétitives en premier (b) on enlève les espèces les plus compétitives en premier. Taux de colonisation :* $c_i = 0.1/0.9^i$ *. On remarque que dans le cas (a) la fenêtre de coexistence n'est pas influencée par la perte d'une espèce. Dans le cas (b) la perte d'une espèce entraîne un décalage de la fenêtre de coexistence vers les plus grandes valeurs de m. On remarquera également que la fenêtre suit l'évolution de la courbe N=20.*

I.2.3- Niche de succession

Dans le modèle (I.8), l'espèce non-compétitive ne peut coloniser que les espaces laissés vacants par l'espèce compétitive. Ce résultat repose sur l'hypothèse d'un déplacement compétitif instantané, hypothèse évidemment caricaturale (un semis peut-il déplacer un arbre adulte?). Certains auteurs ont relâché cette hypothèse en permettant à l'espèce moins compétitive de coloniser temporairement les patchs occupés par l'espèce compétitive ou/et en introduisant un délai dans le déplacement compétitif (Pacala et Rees 1998; Amarasekare et Possingham 2001; Klausmeier et Tilman 2002). Ces modèles incorporent des patchs mixtes transitoires et introduisent le plus souvent un paramètre explicite de succession (Pacala et Rees 1998; Amarasekare et Possingham 2001). Pacala et Rees (1998) ont ainsi proposé le modèle suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = \overbrace{c_1(\underline{S} + R + \underline{M})V}^{\text{colonisation des sites vides}} - \overbrace{c_2(M+E)S}^{\text{colonisation par l'espèce fugitive}} - \overbrace{gS}^{\text{déplacement compétitif}} - \overbrace{mS}^{\text{mortalité}} \\ \dfrac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = gS + gM - mR \\ \dfrac{\mathrm{d}M}{\mathrm{d}t} = c_2(M+E)S + c_1(\underline{S} + R + \underline{M})E - gM - mM \\ \dfrac{\mathrm{d}E}{\mathrm{d}t} = c_2(M+E)V - c_1(\underline{S} + R + \underline{M})E - mE \end{cases} \quad \text{(I.22)}$$

avec S les patchs occupés par l'espèce compétitive et susceptibles d'être colonisés par l'espèce fugitive, R les patchs occupés par l'espèce compétitive et résistant à la colonisation, M les patchs mixtes, E les patchs occupés par l'espèce fugitive, V les patchs vides et γ le taux de déplacement compétitif ou taux de succession. Lorsque γ tend vers l'infini on retrouve le modèle avec hiérarchie stricte. L'intérêt d'un tel modèle est de découpler le taux de déplacement compétitif γ et le taux de perturbations m. Les auteurs ont appelé niche de succession le fait qu'une espèce fugitive puisse exploiter un patch récemment colonisé par une espèce compétitive. D'un point de vue écologique, la niche de succession se justifie lorsque les espèces pionnières ont une croissance plus élevée que les espèces tolérantes dans les sites récemment perturbés[36], hypothèse qui s'accorde relativement bien avec l'existence d'un compromis entre survie ou croissance à l'ombre et potentiel de croissance des espèces au sein des trouées (Pacala et al. 1994; Pacala et al. 1996; Kobe et Coates 1997; Walters et Reich 2000; Lin et al. 2001; Kaelke et al. 2001; Lin et al. 2002; Reich et al. 2002; Westoby et al. 2002 mais voir Wyckoff et Clark 2002). Il est possible de déterminer les valeurs de chacun des types de patch à l'équilibre ainsi que les conditions de coexistence des deux espèces (Pacala et Rees 1998):

$$\begin{cases} c_1 > m \\ c_2 > \dfrac{(c_1(g+m))^2}{m(g+c_1)(g+m) + (c_1 - m)mc_1} \end{cases} \quad \text{(I.23)}$$

[36] Bolker et Pacala (1999) ont également démontré qu'une faible distance de dispersion peut être avantageuse lorsque les espèces ont une stratégie de type exploitation.

L'introduction d'une niche de succession élargit la fenêtre de coexistence vers les faibles valeurs du taux de perturbations. Lorsque les taux de colonisation sont infinis on obtient un modèle pur de niche de succession. L'espèce compétitive occupant potentiellement tous les sites, le compromis entre compétition et colonisation ne permet plus de maintenir la diversité. Dans ce cas, l'abondance relative de l'espèce fugitive devient (Pacala et Rees 1998):

$$\hat{P}_2 = \frac{m}{2m+g} \tag{I.24}$$

L'espèce fugitive est défavorisée par une augmentation de la vitesse du déplacement compétitif mais favorisée par une augmentation du taux de perturbations. Elle n'occupe cependant jamais plus de la moitié des sites. Ainsi, dans un milieu où le mécanisme de coexistence prépondérant est la niche de succession, la relation entre perturbation et diversité de Shannon tend à être positive. Ce résultat peut changer si l'on considère que l'espèce compétitive est non-reproductive dans les patchs S et M (hypothèse d'un compromis entre taux de croissance et âge de première reproduction (Enquist et al. 1999; Loehle 2000)) (les paramètres soulignés dans le système (I.22) disparaissent). Dans ce cas, cette espèce peut disparaître pour les forts taux de perturbations (Rees et Pacala 1998) (fig. I.12). On peut cependant également supposer qu'au sein de ces patchs, les espèces compétitives sont moins sensibles aux perturbations que les espèces fugitives (Everham et Brokaw 1996) ce qui limite l'effet négatif précédent (fig. I.12). En résumé, il apparaît que la niche de succession favorise le maintien de l'espèce fugitive pour les faibles valeurs du taux de perturbations. Lorsqu'elle devient prépondérante, la niche de succession limite les effets des perturbations sur la richesse en espèces et favorise une relation positive entre perturbations et diversité.

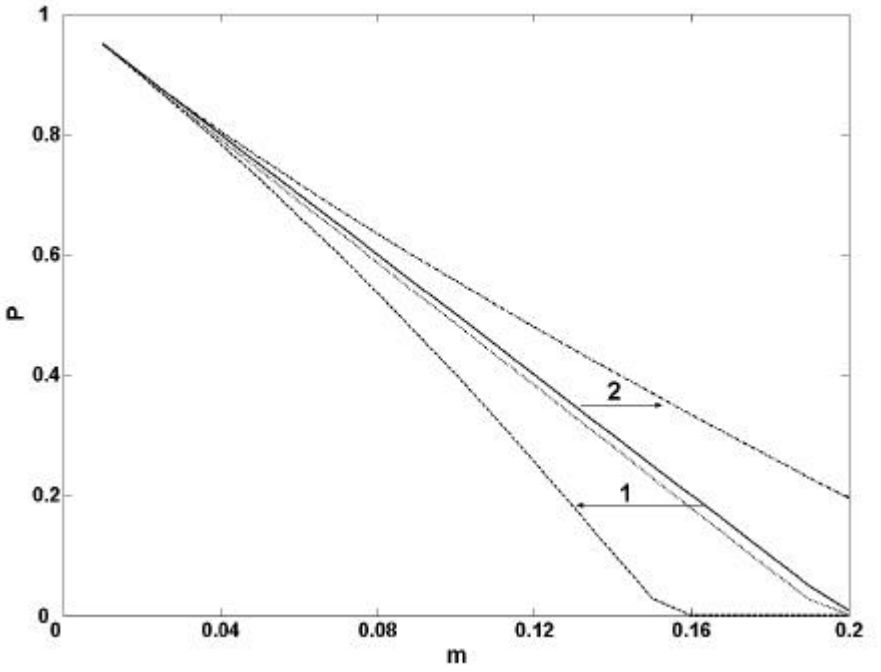


Figure I.12 : *proportion P des sites occupés par l'espèce compétitive dans le modèle défini par le système (32) (ligne continue). Cette proportion est augmentée si on empêche l'espèce compétitive d'être détruite par les perturbations dans les patchs S et M (flèche 2). En revanche, l'absence de production de propagules dans les patchs S et M diminue P (flèche 1). L'effet combiné de ces deux facteurs sur la proportion P est faible (courbe en pointillés).* $c_1=0.2$, $c_2=1$,$g=0.5$.

I.2.4- Effet d'une limitation par le recrutement ("recruitment limitation"): ré interprétation du modèle de Kondoh

Kondoh (2001) a repris le modèle de Hastings afin de tester l'effet des perturbations et de la productivité sur la richesse en espèces. Il introduit un paramètre R représentant l'effet de la productivité sur la dynamique des espèces tel que (voir (I.12)):

$$\frac{dP_i}{dt} = (R c_i) P_i \left(1 - \sum_{j=1}^{i} P_j\right) - m P_i - P_i \sum_{j=1}^{i-1} (R c_j) P_j \qquad \text{(I.25)}$$

Le maximum de diversité est ainsi obtenu pour un taux de perturbations *m* et une valeur du paramètre *R* intermédiaires (fig. I.13[37]). Désigner le paramètre *R* comme productivité peut se justifier lorsqu'il existe un lien direct entre productivité et fécondité des individus ou entre productivité et recrutement. Si l'on s'intéresse aux communautés de plantes, il apparaît plus logique d'interpréter le paramètre *R* comme l'inverse de la limitation par le recrutement (paramètre multiplicateur des taux de colonisation, voir encart I.3). Cette interprétation correspond en outre mieux à l'esprit des modèles en patchs centrés sur le processus de colonisation et non sur celui de croissance. Dans ce cas, toute augmentation de la fécondité, des distances de dispersion ou des probabilités d'établissement favorise une relation croissante entre perturbations et diversité. A l'opposé, toute augmentation de la limitation par le recrutement induit une relation négative entre perturbation et diversité.

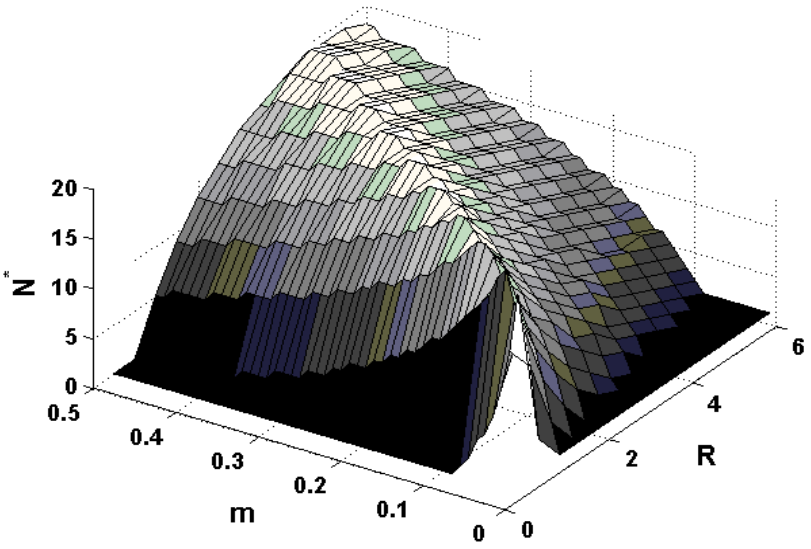


Figure I.13: *nombre d'espèces à l'équilibre N* en fonction du paramètre R et du taux de perturbations m dans le modèle de Kondoh.* $c_i = 0.1/0.9^i$.

I.2.5- Conclusions

Dans le cas du modèle de compétition avec "founder effect" les espèces ne peuvent coexister et l'HPI ne peut donc être vérifiée. L'existence d'une exclusion compétitive locale dans un système en patchs n'est donc pas suffisante pour pouvoir invoquer le modèle de l'HPI

[37] Les graphiques ont été obtenus à partir du logiciel MATALB 6.0. Les simulations ont été réalisées en intégrant numériquement les équations différentielles couplées (méthode de Runge-Kutta d'ordre 2: fonction ODE45 du logiciel).

(voir Chesson et Huntly 1997 et encart I.1). Dans le cas du modèle de hiérarchie compétitive, le pattern entre perturbations et diversité dépend (*i*) des relations compétitives entre espèces (hiérarchie et indétermination des interactions compétitives), (*ii*) de l'intensité globale des taux de colonisation, (*iii*) des valeurs relatives des taux de colonisation le long de la hiérarchie compétitive (relation entre compétition et colonisation).

La limitation par le recrutement semble pouvoir jouer un rôle important dans la relation entre perturbations et diversité (encart I.3, fig. I.12, I.13). Lorsqu' aucune espèce n'est limitée par le recrutement, i.e. lorsque les espèces sont susceptibles de coloniser tous les patchs, la niche de succession joue un rôle prépondérant dans le maintien de la diversité. La relation entre perturbations et diversité est alors faible dans le cas de la richesse spécifique et positive dans le cas de l'indice de Shannon. Lorsque la limitation par le recrutement augmente et touche principalement les espèces compétitives, un compromis entre compétition et colonisation favorise dans un premier temps la coexistence des espèces pour les plus fort taux de perturbations, puis dans un deuxième temps l'émergence du pattern de l'HPI. Dans les communautés où toutes les espèces sont limitées par le recrutement, la relation perturbations-diversité devient négative.

La figure I.14 propose une hypothèse sur la relation entre perturbations et richesse en espèces dans les communautés de plantes en fonction de l'intensité de la limitation par le recrutement et des mécanismes de coexistence associés. Des facteurs favorisant la limitation par le recrutement sont indiqués sur la figure. Cette hypothèse suppose que l'intensité de la limitation par le recrutement s'applique de manière égale à l'ensemble des espèces et qu'il n'existe pas de covariation entre perturbations et limitation par le recrutement. Les patterns figurés peuvent également être modulés en fonction de l'asymétrie de la compétition entre les espèces, de l'indice de diversité retenu et des caractéristiques des assemblages des espèces. Cette hypothèse n'intègre pas la problématique de la productivité qui constitue selon nous un axe indépendant. Son intégration au sein de cette hypothèse nécessite l'analyse de modèles plus fins prenant en compte le processus de croissance. Bien que non synthétique du processus de perturbation, cette hypothèse fournit une explication mécaniste des différents patterns observés entre perturbations et diversité (à l'exception cependant de la relation en "U"). Il s'agit d'une hypothèse qui met l'accent sur la structure des communautés à l'équilibre ("equilibrium view"). Dans la discussion, nous reviendrons sur les bases biologiques et

écologiques de la limitation par le recrutement et du compromis entre compétition et colonisation ainsi que sur les facteurs susceptibles de les favoriser ou non.

En présence d'un compromis entre compétition et colonisation, une indétermination des interactions compétitives entre espèces et la présence d'un "founder effect" (ex. hiérarchie non stricte) limitent l'effet positif des perturbations sur la coexistence en déplaçant la fenêtre de coexistence vers les faibles valeurs des taux de perturbations. L'indétermination compétitive favorise également les relations plurimodales. Il existe également une sensibilité du modèle de l'HPI en fonction de la relation entre compétition et taux de colonisation. Il apparaît ainsi que le détail des caractéristiques des espèces constitue une contrainte supplémentaire à l'HPI.

Encart I.3- Une remarque sur la compétition de type loterie : la limitation par le recrutement ("recruitment limitation")

Dans les modèles présentés, le processus de colonisation dans les sites vides peut être assimilé à un modèle de compétition de type loterie (Sale 1977 ; Chesson et Warner 1981 ; Loreau et Mouquet 1999) : pour une espèce donnée, la probabilité d'être recrutée dans un site vide dépend de la proportion de propagules produits par cette espèce. En l'absence de tout autre processus de compétition, les modèles de loterie ne permettent pas la coexistence des espèces. Une variabilité temporelle ou spatiale des taux de recrutement est nécessaire pour permettre le maintien des différentes espèces au cours du temps (Chesson et Warner 1981 ; Agren et Fagerström 1984 ; Chesson 1985 ; Comins et Noble 1985). Les modèles de compétition de type loterie représentent une bonne approximation de la dynamique de colonisation des espèces soumises à une limitation par le recrutement (Clark et al. 1998 ; Hubbell 2001 ; Busing et Brokaw 2002).

La limitation par le recrutement correspond à une absence de recrutement dans certains sites (même favorables) ce qui permet à certaines espèces de s'installer en l'absence de compétiteurs (Hurtt et Pacala 1995; Wang et Smith 2002): ces espèces gagnent par forfait. Une des premières conséquences de la limitation par le recrutement est un ralentissement de la vitesse d'exclusion compétitive (Hurtt et Pacala 1995; Hubbell 2001; Chave 2001; Chave et al. 2002; Levine et Murrell 2003) et, associée à des différences compétitives entre espèces, une augmentation de la diversité (Hurtt et Pacala 1995; Buttel et al. 2002; Chave et al. 2002). Ce manque de recrutement peut être lié à une faible production de graines, à une faible distance de dispersion ou à un déficit de microsites favorables (Clark et al. 1999; Brokaw et Busing 2000; Busing et Brokaw 2002). La limitation par le recrutement implique donc différentes étapes du développement. En général, plusieurs de ces facteurs agissent de concert (HilleRisLambert et Clark 2002 ; Lepage et al. 2002 ; Dalling et Hubbell 2002). La présence d'une limitation par le recrutement a été démontrée en forêt tropicale (Hubbell 1999; Dalling et al. 2002), en forêt tempérée (Ribbens et al. 1994; Clark et al. 1998; HilleRisLambert et Clark 2002; Lepage et al. 2002) et dans les communautés hérbacées (Tilman 1997; Turnbull et al. 2000).

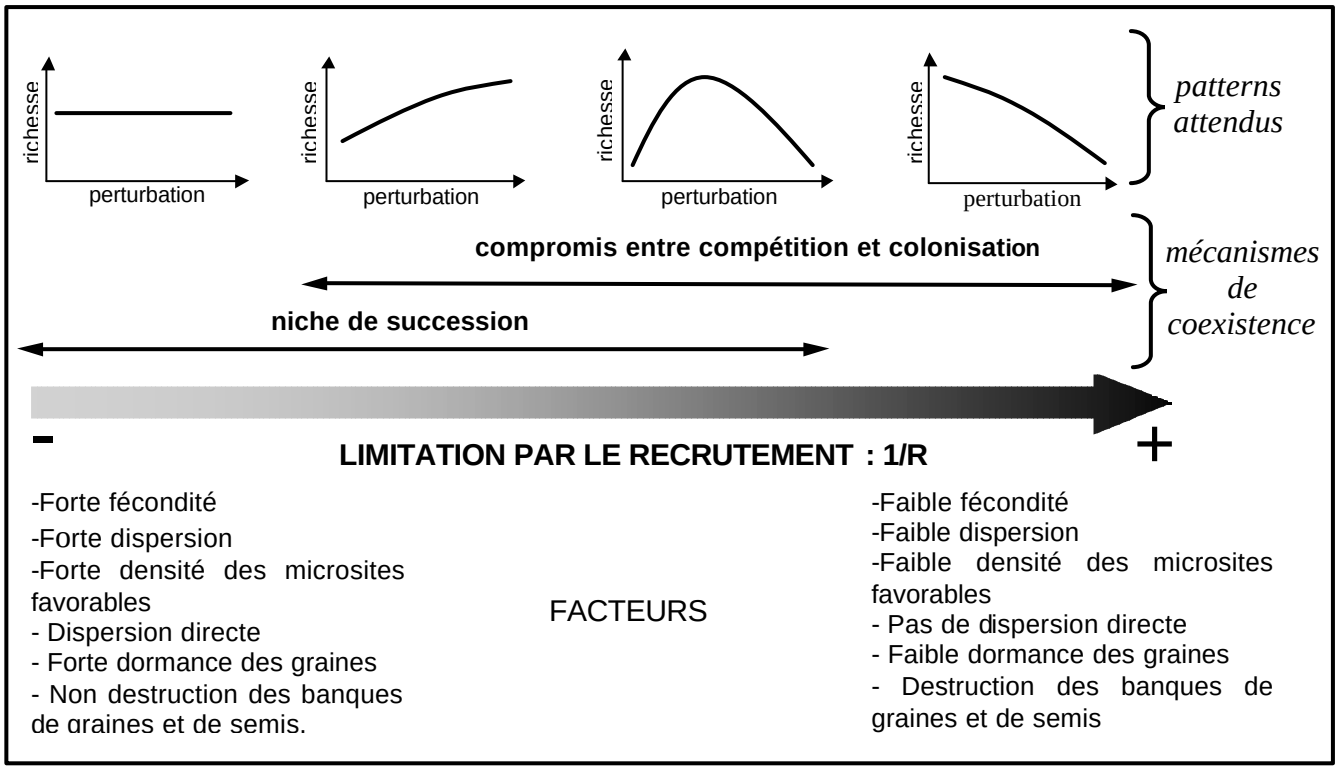


Figure I.14: *hypothèse sur la relation entre l'intensité de la limitation par le recrutement appliquée à toutes les espèces, les mécanismes de coexistence (compromis entre compétition et colonisation, niche de succession) et le pattern perturbations-richesse en espèces dans les communautés de plantes pour un même gradient du taux de perturbations (ex. fréquence, sévérité). Ces patterns peuvent changer en fonction des assemblages des espèces, de l'asymétrie de la compétition (indétermination compétitive), de l'importance du "founder effect" (hiérarchie non stricte) et de l'indice de diversité retenu (ex. diversité de Shannon). Par exemple, une diminution de l'asymétrie compétitive et une augmentation du "founder effect" décale le pic de diversité vers les faibles valeurs du taux de perturbations. La diversité de Shannon est une fonction croissante du taux de perturbations lorsque la niche de succession devient prépondérante (voir texte). Cette hypothèse suppose qu'il n'existe pas de covariation entre taux de perturbations et limitation par le recrutement et que cette limitation s'applique également à toutes les espèces.*

I.3- EFFET D'UNE FREQUENCE DEPENDANCE NEGATIVE DES TAUX DE COLONISATION SUR LA COEXISTENCE DES ESPECES ET SUR LA RELATION PERTURBATIONS-DIVERSITE

I.3.1- Introduction

La plupart des modèles en patchs supposent qu'existe une relation linéaire entre la capacité de colonisation d'une espèce et la fréquence des individus de cette espèce ($c_i P_i$). Cette hypothèse paraît opportune dans les modèles de métapopulation (un patch-une

population) pour lesquels la structure des populations n'est pas prise en compte et pour lesquels le taux de colonisation c_i représente la contribution de chaque population au pool régional de propagules. Dans l'interprétation un patch-un individu, le taux local de colonisation c_i inclut la fécondité individuelle, la dispersion des propagules et l'établissement des semis jusqu'à l'âge de reproduction (fig. I.15). Un taux local constant implique que le nombre de semis recrutés par individu est indépendant de la fréquence des espèces. A l'échelle de la communauté, plusieurs mécanismes sont néanmoins susceptibles de modifier la relation entre taux local de colonisation et fréquence des espèces. Ces mécanismes peuvent se scinder en deux catégories: ceux dont l'origine réside dans les interactions positives entre individus et ceux dont l'origine se trouve dans les interactions négatives entre individus d'une même espèce. C'est à ce deuxième type de mécanisme que nous consacrerons cette partie[38].

L'exemple le plus typique d'interaction négative est fournie par l'hypothèse de Janzen et Connell (Janzen 1970 ; Connell, 1971 ; Wang 2002 ; Wright 2002). Ces deux auteurs ont émis l'hypothèse que la mortalité des graines et semis est plus élevée lorsque la densité locale des semis de la même espèce augmente (effet densité) ou lorsque ces semis ou graines se trouvent à proximité d'adultes de la même espèce (effet distance) (fig. I.16). Cette surmortalité serait liée à l'action de prédateurs et/ou pathogènes spécifiques. L'existence d'un effet densité et d'un effet distance a été mis en évidence en forêt tropicale (Augspurger 1984; Connell et al. 1984; Gilbert et al. 1994; Webb et Peart 1999; Harms et al. 2000) et plus récemment en forêt tempérée (Packer et Clay 2000; HilleRisLambert et al. 2002 ; HilleRisLambert et Clark 2002). Certaines études révèlent également une alternance locale des espèces sans forcément pouvoir le relier à un effet des prédateurs ou des pathogènes (Fox 1977; Woods 1979). Plusieurs études théoriques ont démontré qu'une densité/fréquence dépendance négative favorise la coexistence des espèces (Hubbell 1980; Becker et al. 1985; Armstrong 1989; Molofsky et al. 1999; Chave et al. 2002). Il s'agit en effet d'une force stabilisante (Chesson 2000b) assimilable à une augmentation de la compétition entre juvéniles ou entre adultes et juvéniles de la même espèce[39].

---

[38] Un exemple d'interaction positive est fourni par l'étude de Catovsky et Bazzaz (2000, 2002) concernant la régénération de l'espèce *Tsuga canadensis* (pruche de l'Est). En modifiant la disponibilité des ressources (lumière et azote) la pruche de l'Est favorise l'installation de ses propres semis aux dépens des autres espèces. La fréquence dépendance positive conduit en général à l'exclusion compétitive (mais voir Molofsky et al. 2001,2002).

[39] Il s'agit cependant d'un abus de langage car l'effet négatif est en réalité lié à l'action de pathogènes et prédateurs et non à une compétition indirecte pour des ressources ou directe par interférence. Certains auteurs

Dans cette partie, nous proposons d'étudier l'effet d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la coexistence des espèces d'une part et sur la relation entre perturbations et diversité d'autre part en utilisant les deux types de modèles décrits dans la partie précédente : modèle de compétition avec hiérarchie stricte et modèle de compétition avec "founder effect" (voir systèmes (I.6) et (I.12)). L'introduction d'une fréquence dépendance des taux de colonisation suppose de manière implicite (car non explicite dans les équations du modèle) que la compétition au stade juvénile tourne à l'avantage des espèces rares dans la population adulte. Notre but est de déterminer dans quelles conditions une fréquence dépendance négative est en mesure de permettre la coexistence d'un grand nombre d'espèces.

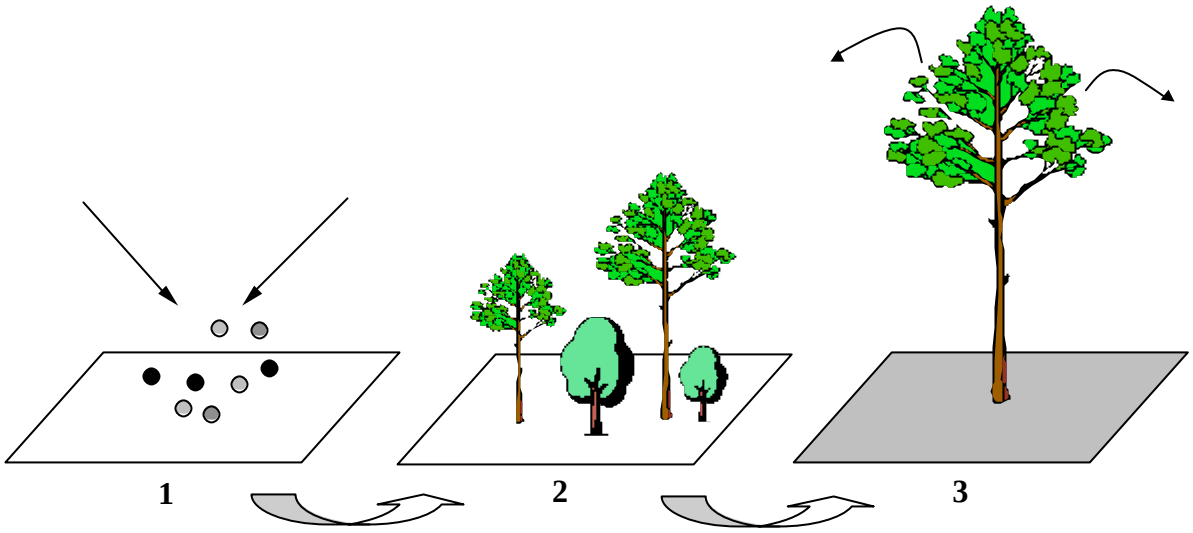


Figure I.15: *processus de colonisation d'un patch vide. Les propagules arrivent au sein d'un patch en fonction de la fécondité et des capacités de dispersion des différentes espèces (1). Les espèces s'établissent et sont en compétition pour l'occupation de l'espace au sein du patch (2). Un seul individu finit par occuper le patch, individu qui participe à la production globale de graines. Les patchs models occultent les phases 1 et 2 qui sont modélisées par une compétition de type loterie. Le patch adulte peut être colonisé par une espèce plus compétitive ou colonisé transitoirement par une espèce fugitive (niche de succession).*

---

ont tout de même mis en évidence une plus grande compétition intraspécifique parmi des semis d'arbres forestiers (HilleRisLambert et al. 2002).

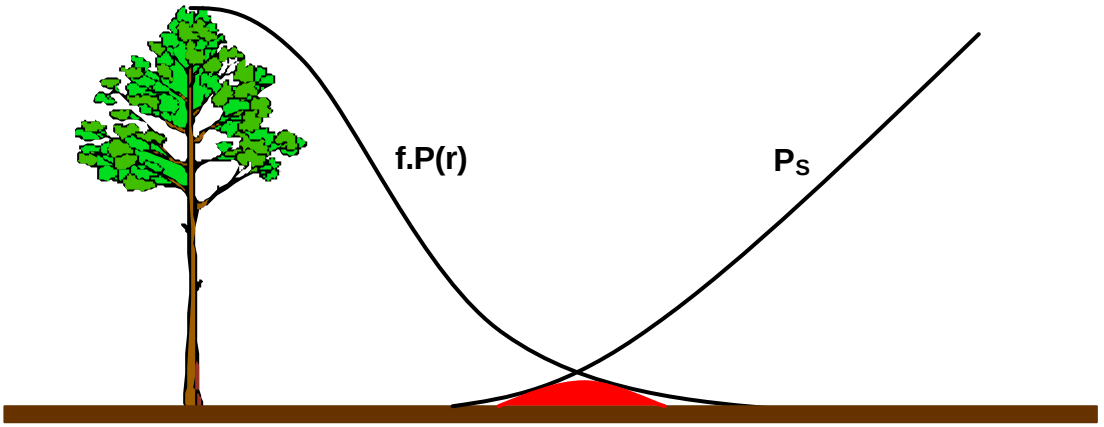


Figure I.16: *hypothèse de Janzen (1970). L'établissement des semis dépend de la distance de dispersion des graines et leur densité (f : fécondité, P(r) : densité de probabilité de présence d'une graine en fonction de la distance à l'arbre source) ainsi que leur survie (P_S) qui dépend de la distance à l'arbre source. Connell (1971) a également souligné que la mortalité densité-dépendante dans les taches de semis conspécifiques favorise le mélange d'espèces.*

I.3.2- Modélisation de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation

Pour les modèles en patchs où l'espace est implicite, introduire une fréquence dépendance négative du taux de colonisation d'une espèce *i* revient à imposer une dérivée négative de ce taux en fonction de la fréquence des sites occupés par cette espèce:

$$\frac{dc_i}{dP_i} < 0 \qquad \text{(I.26)}$$

Afin que le taux de colonisation potentiel ait une valeur finie non nulle et que l'effet de la fréquence dépendance négative augmente avec la fréquence de l'espèce (relation concave entre fréquence et taux de colonisation), nous imposons deux autres conditions:

$$\begin{cases} c_i(0) > 0 \text{ et fini} \\ \dfrac{d^2 c_i}{dP_i^2} \leq 0 \end{cases} \qquad \text{(I.27)}$$

Une troisième condition doit être remplie si on suppose que la fréquence dépendance négative ne peut conduire à une inhibition totale du recrutement des espèces[40]:

$$c_i(1) \geq 0 \qquad \text{(I.28)}$$

Il existe évidemment une infinité de fonctions susceptibles de remplir de tels critères. Nous avons choisi la fonction suivante :

$$c_i(P_i) = a_i(1 - k_i P_i)^{b_i} \qquad \text{(I.29)}$$

avec $k_i \in [0,1]$, a_i et b_i deux réels positifs, $b_i \leq 1$. Le paramètre a_i correspond au taux de colonisation potentiel lorsque l'espèce est peu abondante. Le paramètre b_i est un paramètre de forme et à b_i fixé, k_i est une mesure de l'intensité de la fréquence dépendance négative. La fonction (I.29) permet de reconstituer un grand nombre de patterns et, lorsque le paramètre k_i vaut *0,* de retrouver un terme constant. Dans la suite de l'exposé, nous posons $b_i = b = 1$ et $k_i = k$. Cela nous permet de n'associer qu'un seul paramètre (k) à la fréquence dépendance négative. On obtient finalement la fonction suivante:

$$c_i(P_i) = a_i(1 - kP_i) \qquad \text{(I.30)}$$

I.3.3- Effet de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la coexistence

Dans le cas du modèle avec "founder effect" (6) et en présence d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation définie par les contraintes (I.26) à (I.28) on obtient le modèle général suivant :

[40] L'effet densité/fréquence dépendance négative mis en évidence dans les études est un effet statistique. Il existe toujours une possibilité pour une espèce d'être recrutée même en présence de pathogènes et de prédateurs ou de tout autre facteur de mortalité biotique ou abiotique (ex. Allélopathie), grâce à la présence de sites refuges par exemple.

$$\begin{cases} \dfrac{dP_i}{dt} = \overbrace{c_i(P_i)P_iV}^{colonisation} - \overbrace{mP_i}^{mortalité} \\ V = 1 - \sum_{j=1}^{n} P_j \end{cases} \qquad \text{(I.31)}$$

système pouvant présenter un équilibre plurispécifique en fonction du formalisme du taux de colonisation. Une condition suffisante de stabilité d'un tel équilibre est donnée par l'inégalité (Annexe B) :

$$\forall i, \quad \frac{|c_i'|}{c_i}\hat{V} \geq n_p - 2 \qquad \text{(I.32)}$$

où $\hat{V}$ représente la proportion de sites vides à l'équilibre et n_p le nombre d'espèces présentes à l'équilibre. Cette condition est vérifiée pour $n_p=2$ (sauf lorsque $\forall x,\ c_1(x) > c_2(x)$, cas dans lequel il y a exclusion de l'espèce *2*). En revanche, plus le nombre d'espèces est grand et plus cette condition apparaît difficile à remplir. La figure I.17 présente un exemple de simulation montrant que le rapport entre le nombre d'espèces à l'état final (*N**) et le nombre d'espèces à l'état initial (*N*) est une fonction décroissante de *N*. Hubbell (1980) a obtenu des résultats similaires avec un modèle de compétition symétrique où les espèces ne peuvent être recrutées au voisinage des adultes de la même espèce. Ces deux résultats indiquent que l'hypothèse de Janzen-Connell pourrait certes expliquer la coexistence de quelques espèces mais ne pourrait expliquer à elle seule la très grande diversité des forêts tropicales (Hubbell 1980). Ils confortent ainsi les prédictions de Connell (1978) qui supposait déjà un effet limité de la compensation par la mortalité sur la richesse en espèces à l'équilibre.

Avec un modèle légèrement différent, Armstrong (1989) a, quant à lui, montré que l'hypothèse de Janzen est, tout au contraire, en mesure d'expliquer une grande richesse en espèces. Le modèle de Armstrong s'écrit :

$$\frac{dP_i}{dt} = \begin{cases} P_i\left(c_i(1-a_iP_i)\dfrac{1-\sum_j P_j}{1-P_i} - m_i\right) & \text{si } a_iP_i < 1 \\ -m_iP_i & \text{si } a_iP_i \geq 1 \end{cases} \qquad \text{(I.33)}$$

où $(1-a_i x_i)$ représente la probabilité qu'un patch vide ne subisse pas l'influence de prédateurs et $\left(1-\sum_j x_j\right)\Big/(1-x_i)$ la probabilité qu'un patch soit vide sachant qu'il ne contenait pas d'individus de l'espèce *i*. Ce système peut se mettre sous la forme :

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}P_i}{\mathrm{d}t} = P_i\left(f(P_i)V - m_i\right) \\ \dfrac{\mathrm{d}f_i}{\mathrm{d}P_i} \le 0 \end{cases} \qquad \text{(I.34)}$$

qui correspond à la structure de notre modèle général (31) lorsque $a_i > 1$. Pour des raisons de simplification des calculs, Arsmtrong suppose que toutes les espèces possèdent le même taux de colonisation (il suppose également un couvert fermé). En outre, la fréquence dépendance peut conduire à une valeur nulle du taux de colonisation. Notre étude révèle que l'acquisition d'un grand nombre d'espèces à l'équilibre est sensible au relâchement de ces hypothèses. Becker et al. 1985 ont quant à eux souligné que l'effet distance entre adultes et juvéniles peut ralentir la vitesse d'extinction des espèces permettant une période de coexistence certes transitoire mais relativement importante.

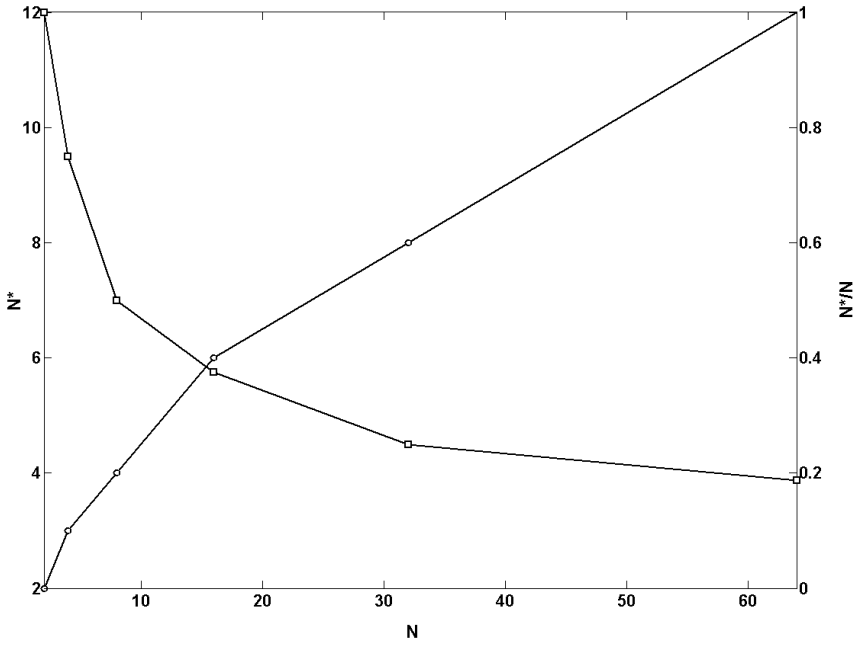


Figure I.17: *Evolution du nombre d'espèces à l'équilibre N* en fonction du nombre d'espèces à l'état initial N (courbe –○–) en présence d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation (k=1). Taux de colonisation : $a_i = i/N$. Le nombre d'espèces à l'équilibre est faible comparé au nombre d'espèces à l'état initial et le rapport N*/N diminue en fonction de N (courbe –□– ,N*/N vaut 0.1875 pour N=64). m=0.01.*

I.3.4- Effet de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbations-diversité

I.3.4.1- Modèle avec "founder effect"

Nous venons de voir dans le paragraphe précédent que le modèle de compétition symétrique couplé avec une fréquence dépendance négative des taux de colonisation permet la coexistence de plusieurs espèces dans le cas où le taux de perturbations est constant. Dans les modèles de loterie, une augmentation du taux de perturbations a généralement un effet négatif sur la diversité (Chesson et Huntly 1997; Hubbell 2001). Dans ce paragraphe nous montrons que ce résultat s'applique également en présence d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation.

Dans le cas du modèle (I.31) et d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation définie par la fonction (I.30), on obtient à l'équilibre ($k \neq 0$):

$$\hat{P}_i = \frac{1}{k}\left(1 - \frac{m}{a_i \hat{V}}\right) \tag{I.35}$$

où $\hat{V}$ représente l'espace vide à l'équilibre ($\hat{V} \leq 1$). Pour obtenir l'espèce i à l'équilibre ce terme doit être strictement positif soit:

$$m < a_i \hat{V} \tag{I.36}$$

On peut en déduire la condition nécessaire pour obtenir l'ensemble des espèces à l'équilibre:

$$\frac{m}{\hat{V}} < \mathrm{Min}\left(a_1, \ldots, a_N\right) \tag{I.37}$$

L'espace vide $\hat{V}$ dépend du taux de perturbations m et des taux de colonisation des différentes espèces $c_i(P_i)$. Pour pouvoir tirer une conclusion sur l'effet potentiel des

perturbations sur la coexistence des espèces il est donc nécessaire de déterminer la relation entre ces différents paramètres. Si on somme les fréquences des espèces présentes à l'équilibre on obtient (les espèces sont trier en fonction de la valeur du taux de colonisation, de la plus forte à la plus faible):

$$\sum_{j=1}^{n_p} \hat{P}_j = \frac{1}{k}\left(n - m\sum_{j=1}^{n_p} \frac{1}{a_j} \right) = 1 - \hat{V} \qquad \text{(I.38)}$$

d'où:

$$\hat{V} - \frac{m}{\hat{V}}\left(\frac{1}{k}\sum_{j=1}^{n_p} \frac{1}{a_j} \right) + \left(\frac{n_p}{k} - 1 \right) = 0 \qquad \text{(I.39)}$$

Si on note $A = \frac{1}{k}\sum_{j=1}^{n_p} \frac{1}{a_j}$ et $B = \frac{n_p}{k} - 1$, on obtient alors l'équation suivante:

$$\hat{V} - \frac{m}{\hat{V}} A + B = 0 \qquad \text{(I.40)}$$

avec $A>0$ et $B>0$. On en déduit la relation entre m et $\hat{V}$:

$$m = \hat{V}\left(\frac{\hat{V} + B}{A} \right) = f\left(\hat{V}\right) \qquad \text{(I.41)}$$

La fonction f, fonction linéaire strictement croissante pour $V>0$, est une bijection de [0 1] dans [0, +∞[. Par conséquent, il existe une fonction $g = f^{-1}$ telle que $\hat{V} = g(m)$ [41] et g est strictement croissante. On a donc:

$$\frac{m}{\hat{V}} = \frac{\hat{V} + B}{A} = h\left(\hat{V}\right) = h\left(g(m)\right) \qquad \text{(I.42)}$$

[41] Il s'agit d'une solution d'une équation du second degré qui vaut ici: $\hat{V} = \left(-B + \sqrt{B^2 + 4mA} \right) \Big/ 2$

avec *h* fonction strictement croissante de $\hat{V}$ et donc fonction strictement croissante de *m*. Par conséquent, le ratio $m/\hat{V}$ augmente avec *m*[42]. Ainsi, plus le taux de perturbations est important et plus les chances d'avoir les différentes espèces à l'équilibre diminuent. La relation perturbation-diversité est donc négative. Concernant la stabilité, si on applique l'inégalité (I.32) à la fonction (I.30) et qu'on applique la relation (I.35) pour $\hat{P}_i$, on obtient la condition suivante:

$$\forall i, \quad \frac{m}{\hat{V}^2} \leq \frac{ka_i}{n_p - 2} \tag{I.43}$$

On peut ainsi démontrer que les chances de stabilité de l'équilibre augmentent en revanche avec le taux de perturbations (les valeurs $n_p - 2$ et $m/\hat{V}^2$ diminuent). La figure I.18 illustre la relation entre perturbations et diversité en fonction de l'intensité de la fréquence dépendance négative dans le cas de la fonction (25) pour un assemblage spécifique d'espèces.

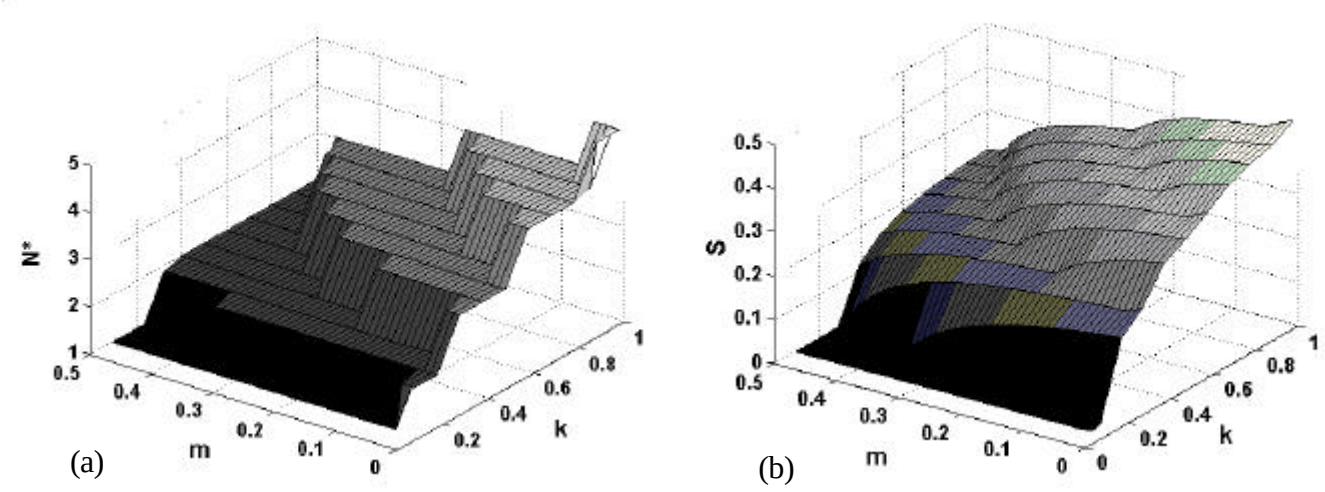


Figure I.18: *(a) Nombre d'espèces à l'équilibre N* en fonction de l'intensité de la fréquence dépendance négative k et du taux de mortalité m. (b) Même graphique avec l'indice de diversité de Shannon Nombre d'espèces à l'état initial : 20. Taux de colonisation :* $c_i = 0.1/0.9^i$ *. On remarquera le faible nombre d'espèces obtenu.*

[42] Cette démonstration fonctionne également pour b<1.

I.3.4.2- Modèle avec hiérarchie compétitive

Dans le cas du modèle avec hiérarchie compétitive, nous avons testé l'effet d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbations-diversité à partir de deux types d'assemblages d'espèces: décroissance géométrique et décroissance arithmétique des taux de colonisation. Pour les deux types d'assemblages, la fréquence dépendance tend à faire augmenter le nombre d'espèces pour les faibles taux de perturbations (fig. II.19a,b), détruisant le pattern de l'HPI pour les valeurs maximales de k. Dans le cas d'une décroissance arithmétique des taux de colonisation, la fréquence dépendance détruit le pattern plurimodal de la relation entre perturbations et richesse en espèces (fig. I.19). En revanche, l'influence d'une fréquence dépendance sur l'indice de diversité de Shannon est faible (fig. II.19a,b) et l'HPI est vérifiée quelle que soit la valeur de k. La fréquence dépendance négative permet donc de maintenir les espèces fugitives mais à de faibles fréquences.

I.3.5- Effet d'une augmentation de la fécondité sur la relation perturbation-diversité dans le modèle avec hiérarchie compétitive

L'augmentation de fécondité est modélisée par l'intermédiaire d'un paramètre R multiplicateur des taux de colonisation des espèces (voir système (I.25)). Lorsque le paramètre R est faible, la fréquence dépendance négative des taux de colonisation ne modifie pas le pattern perturbations-diversité pour les deux indices de diversité (fig I.21). Lorsque le paramètre R est élevé, la fréquence dépendance négative des taux de colonisation conduit à une forte richesse en espèces pour tous les taux de perturbations (fig. I.22). En revanche, bien que positif, l'effet de la fréquence dépendance négative sur la diversité de Shannon est toujours limité (fig. I.21).

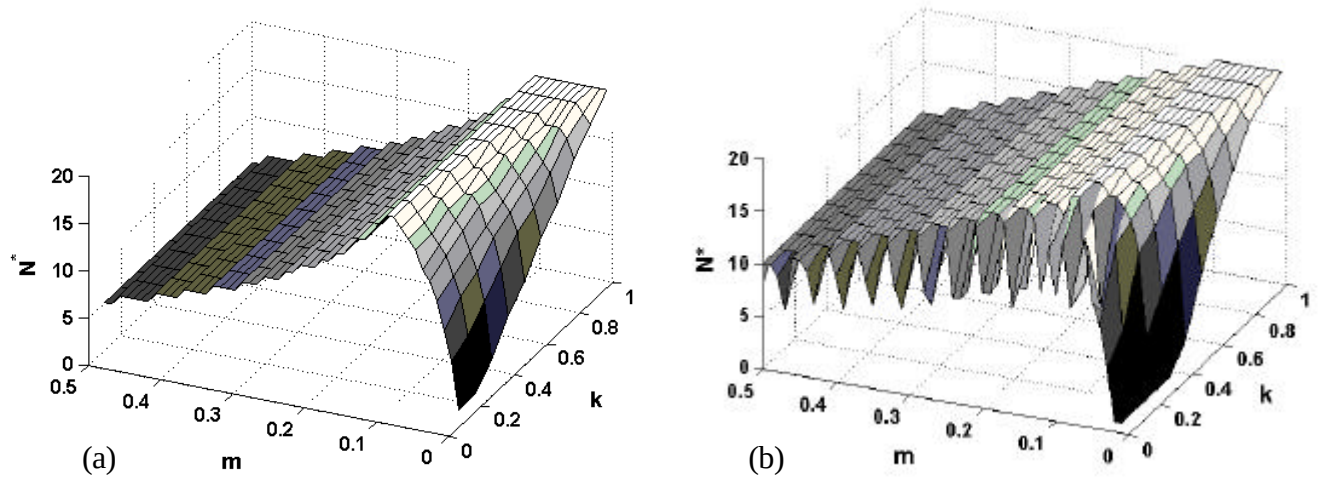


Figure I.19: *Evolution du nombre d'espèces à l'équilibre N* en fonction du taux de perturbations m et de l'intensité de la fréquence dépendance négative k dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte lorsque (a)* $c_i = 0.1/0.9^i$ *et (b)* $c_i = 0.1 + 0.04i$.

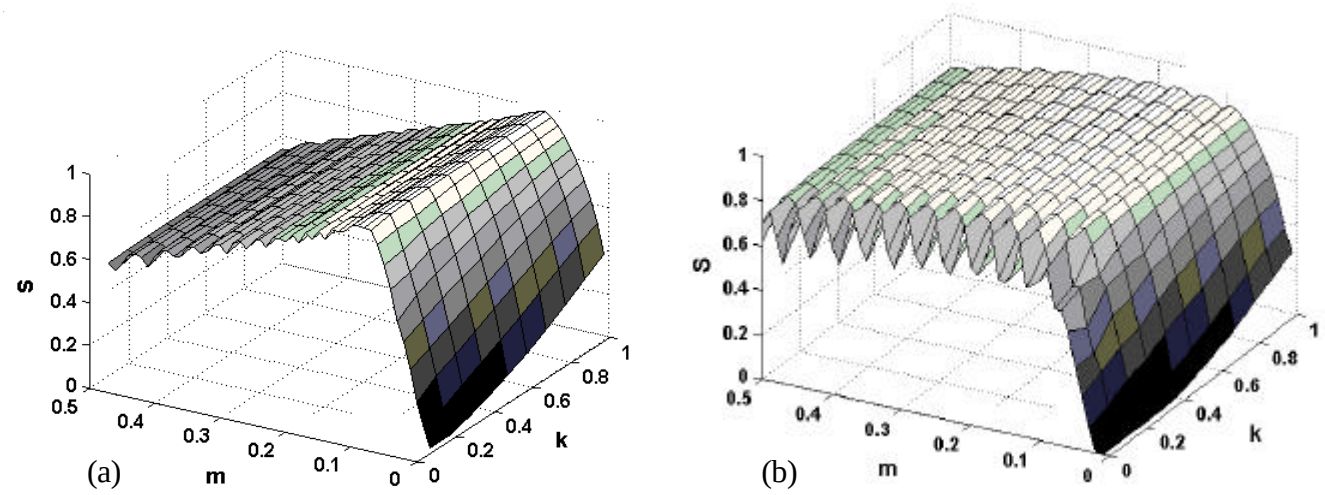


Figure I.20: *Evolution de l'indice de Shannon à l'équilibre en fonction du taux de perturbations m et de l'intensité de la fréquence dépendance négative k dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte lorsque (a)* $c_i = 0.1/0.9^i$ *et (b)* $c_i = 0.1 + 0.04i$.

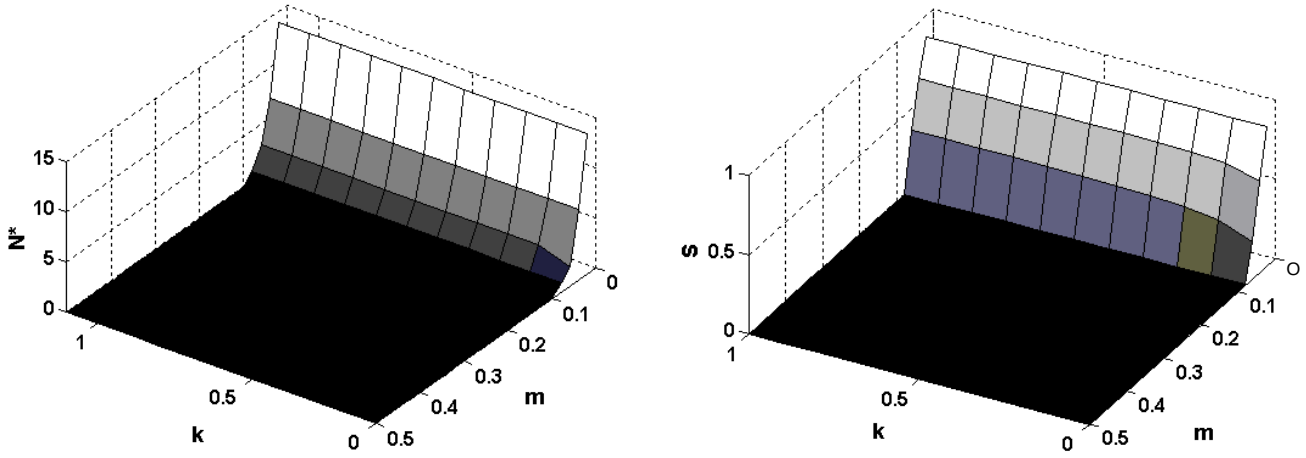


Figure I.21: *nombre d'espèces N* (a) et diversité de Shannon S (b) à l'équilibre en fonction du paramètre k et du taux de mortalité m. R = 0.1,* $c_i = 0.1/0.9^i$

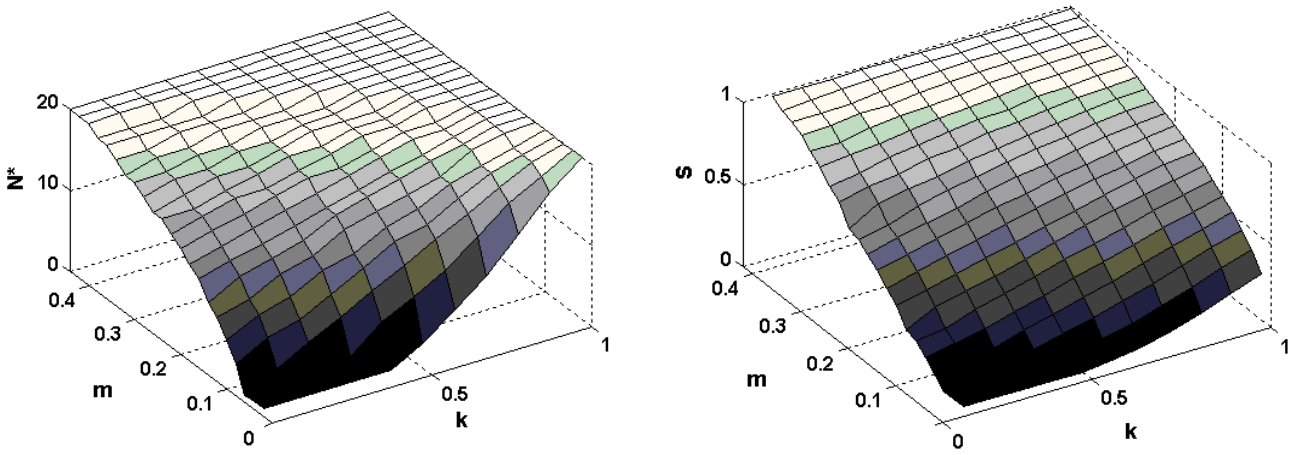


Figure I.22: *nombre d'espèces N* (a) et diversité de Shannon S (b) à l'équilibre en fonction du paramètre k et du taux de mortalité m. R = 4,* $c_i = 0.1/0.9^i$

I.3.6- Conclusions

Dans le cas du modèle de compétition avec "founder effect", la fréquence dépendance négative des taux de colonisation permet la coexistence des espèces qui possèdent les plus forts taux de colonisation. Dans le cas du modèle avec hiérarchie compétitive, la fréquence dépendance négative favorise le maintien des espèces fugitives lorsque le taux de perturbations est faible. Les effets de la fréquence dépendance négative sur la richesse en espèces et en particulier sur la diversité de Shannon restent cependant relativement limités. Ils

semblent optimaux dans les écosystèmes à faible nombre d'espèces, peu perturbés, ou dans les communautés où les espèces ne sont pas fortement limitées par leur fécondité ou leur dispersion. En favorisant la coexistence des espèces pour les faibles taux de perturbations, la fréquence dépendance négative est susceptible de transformer la relation unimodale (HPI) entre perturbations et richesse en espèces en une relation décroissante. Dans les communautés où la limitation par le recrutement est faible, elle peut conduire à l'absence de relation entre perturbations et richesse en espèces. Ce phénomène n'apparaît cependant pas pour l'indice de Shannon qui prend en compte la fréquence relative des espèces. Ces résultats vont dans le sens de ceux de Chave et al. (2002) qui ont montré, à l'aide d'un modèle spatialisé de dynamique forestière, que la densité dépendance négative favorise la coexistence des espèces d'une part, modifie les courbes d'abondance-dominance d'autre part, mais de façon assez marginale[43].

I.4- EFFET D'UNE SOURCE REGIONALE DE GRAINES SUR LA RELATION PERTURBATIONS-DIVERSITE

I.4.1- Introduction

La plupart des études sur la relation entre perturbations et diversité se sont intéressées à des systèmes clos, sans aucune source extérieure de propagules[44]. Or, certaines espèces présentent des distances de dispersion importantes et sont capables de coloniser des sites relativement éloignés (Levin et al. 2003). Nous proposons ici d'étudier l'effet d'une source régionale de propagules sur la relation entre perturbations et diversité.

[43] Ces effets sont nettement moins importants que ceux induits par une limitation de la dispersion (Chave et al. 2002).
[44] Un propagule est une entité dispersée susceptible de donner naissance à un individu reproducteur (graine, spore, organe végétatif, juvéniles).

I.4.2- Cas du modèle de compétition avec "founder effect"

Une manière de poser le problème est de partir d'une situation caricaturale où la dynamique de colonisation est uniquement pilotée par une source régionale de propagules. Soit le modèle:

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}P_i}{\mathrm{d}t} = \overbrace{I_i V}^{colonisation} - \overbrace{mP_i}^{mortalité} \\ V = 1 - \sum_{j=1}^{n} P_j \end{cases} \qquad \text{(I.44)}$$

où I_i représente le taux d'immigration pour l'espèce *i*. Il s'agit d'un modèle type île-continent où un continent agit comme une source continue d'immigrants pour les îles (Taneyhill 2000). Il est possible de montrer qu'à l'équilibre (Loreau et Mouquet 1999):

$$\hat{P}_i = \frac{I_i}{\sum_{j=1}^{n} I_j} \qquad \text{(I.45)}$$

donc que la proportion d'espace occupée par les différentes espèces est indépendante du taux de perturbations *m*. Cela signifie que le taux de perturbations n'a aucune incidence sur la diversité lorsque la dynamique locale est pilotée par une source régionale de propagules. Le modèle (I.44) représente évidemment un cas limite. Loreau et Mouquet (1999) ont proposé un modèle mixte qui tient compte de l'influence respective d'une source locale et d'une source régionale de propagules:

$$\frac{\mathrm{d}P_i}{\mathrm{d}t} = \overbrace{\left(I_i a + c_i P_i\right)}^{\substack{immigration \\ + \, contribution\ locale}} V - \overbrace{mP_i}^{\text{mortalité}} \qquad \text{(I.46)}$$

avec α l'intensité globale d'immigration et I_i le taux d'immigration spécifique de l'espèce *i*. A l'équilibre, on obtient (Loreau et Mouquet 1999):

$$\hat{P}_i = \frac{I_i a \hat{V}}{m(1 - r_i \hat{V})} = \frac{I_i a \, \hat{V}/m}{(1 - c_i \, \hat{V}/m)} \qquad \text{(I.47)}$$

Pour ce modèle l'extinction des espèces est mathématiquement impossible (le taux d'accroissement est positif lorsque $P_i=0$). Afin de permettre l'extinction des espèces il est nécessaire de définir une valeur P_e en dessous de laquelle les espèces ne peuvent plus se maintenir (Loreau et Mouquet 1999). Loreau et Mouquet (1999) ont montré que la richesse spécifique augmente avec l'intensité d'immigration α. De la même manière que dans le cas d'une fréquence dépendance négative (voir équations (I.41) à (I.45)), il est possible de démontrer que le rapport $\hat{V}/m$ est une fonction décroissante du taux de perturbations m. Par conséquent, les fréquences P_i des espèces diminuent conjointement avec une augmentation du taux de perturbations. Une forte augmentation de ce taux peut ainsi conduire à l'extinction de plusieurs espèces. La relation entre perturbation et richesse en espèces est ainsi négative (fig. I.23a). La relation entre perturbation et diversité de Shannon est en revanche plus complexe. On retrouve dans un premier temps une relation unimodale à condition d'envisager de fortes valeurs du taux de perturbations ($m \geq 1$, valeurs supérieures aux taux de colonisation des espèces) et de faibles valeurs du taux d'immigration ($\alpha = 0.001$) (fig. I.23b). Cette relation unimodale laisse rapidement place à une relation croissante pour des taux d'immigration plus élevés.

I.4.3- Cas du modèle avec hiérarchie compétitive

L'immigration intervient dans ce cas à la fois dans le modèle de compétition de loterie pour le gain des sites et dans le terme de déplacement compétitif (voir (I.12)). Le nouveau modèle s'écrit :

$$\frac{\mathrm{d}P_i}{\mathrm{d}t} = (aI_i + c_i P_i)\left(1 - \sum_{j=1}^{i} P_j\right) - mP_i - P_i \sum_{j=1}^{i-1} (aI_j + c_j P_j) \qquad \text{(I.48)}$$

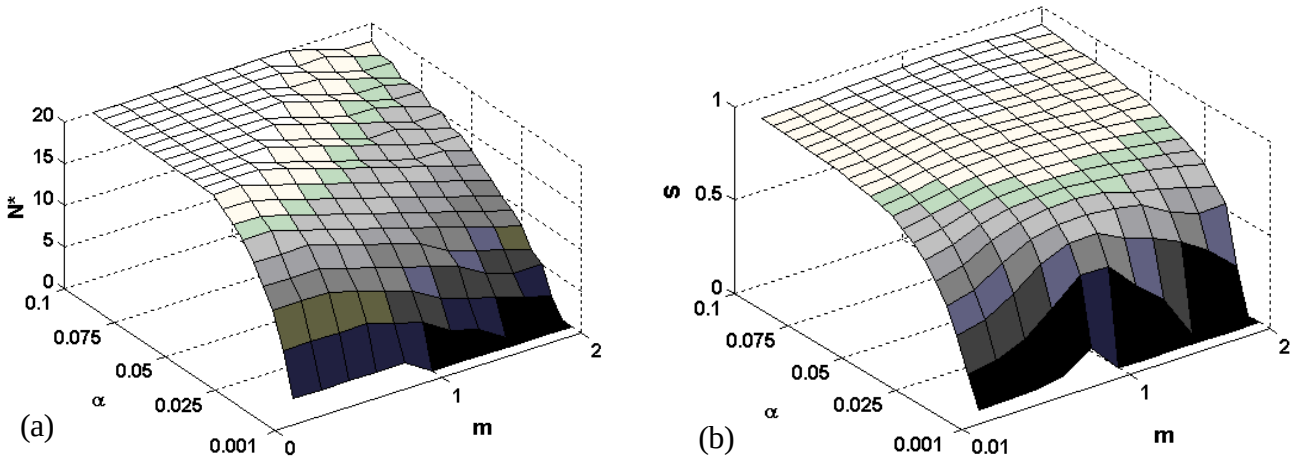


Figure I.23: *(a) Richesse en espèces N* en fonction du taux de mortalité m et du taux d'immigration a. (b) Diversité de Shannon en fonction du taux de mortalité m et du taux d'immigration a.* $c_i = 0.1/0.9^i$ *.* P_e*=0.001. Nous supposons ici une relation positive entre taux de colonisation et taux d'immigration:* $I_i = c_i$.

Par simulation on montre qu'une augmentation du taux d'immigration conduit à une relation positive entre perturbations et diversité sous différentes hypothèses concernant la relation entre taux de colonisation et taux d'immigration et pour les deux indices de diversité choisis (fig. I.24, I.25). Un maximum de diversité est en général observé lorsque le taux d'immigration est intermédiaire. Ce pattern n'est obtenu que pour les plus faibles taux de perturbations dans le cas de la richesse spécifique lorsqu'il existe une relation positive entre taux local de colonisation et taux d'immigration (fig. I.24b). Comme dans le cas d'une fréquence dépendance négative, les pics multiples de la richesse en espèces pour une décroissance arithmétique des taux de colonisation disparaissent rapidement (non figuré).

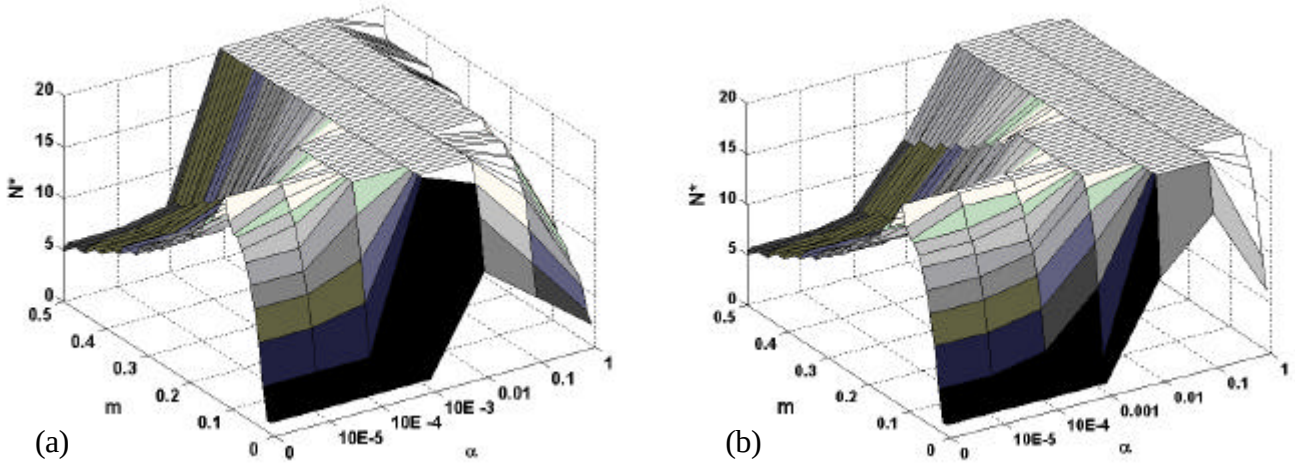


Figure I.24: *relation perturbation-richesse en espèces N* dans le modèle de hiérarchie compétitive pour différentes valeurs du taux d'immigration* a. $c_i = 0.1/0.9^i$ *et (a) I=1-c, (b) I=c.*

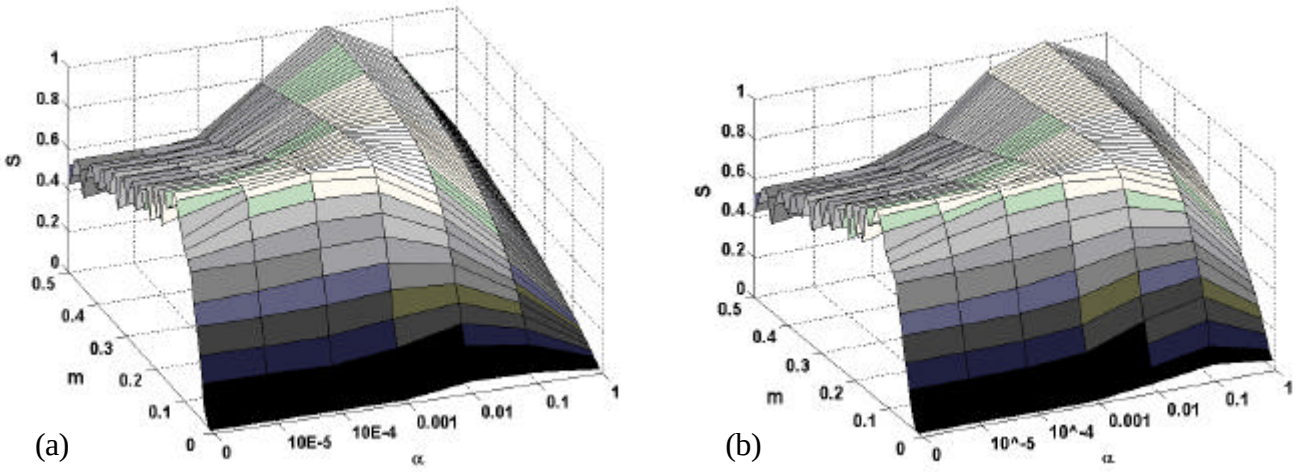


Figure I.25: *relation perturbation-diversité de Shannon S dans le modèle de hiérarchie compétitive pour différentes valeurs du taux d'immigration* a. $c_i = 0.1/0.9^i$ *et (a) I=1-c, (b) I=c.*

I.4.4- Influence de la limitation par le recrutement

On ajoute au modèle (I.48) un paramètre R multiplicateur des taux de colonisation (voir (I.25)). Les figures I.26 et I.27 montrent l'effet conjoint du taux de perturbations *m* et du taux d'immigration a sur la richesse en espèces et sur la diversité de Shannon dans le cas où *R=0.1* (forte limitation par le recrutement) et *R=4* (faible limitation par le recrutement). Dans

chacun des cas, on suppose un compromis entre immigration et colonisation. La relation entre perturbations et diversité est croissante pour les taux d'immigration les plus élevés et ce quel que soit le pattern de départ et quel que soit l'indice de diversité choisi. Dans le cas d'une forte limitation par le recrutement on passe d'un pattern décroissant à un pattern croissant. Dans le cas d'une faible limitation par le recrutement on reste avec un pattern croissant pour tous les taux d'immigration. On retrouve également un maximum de diversité pour des taux d'immigration intermédiaires excepté pour les taux de perturbations permettant d'obtenir un maximum de diversité en l'absence d'immigration (*a =0).*

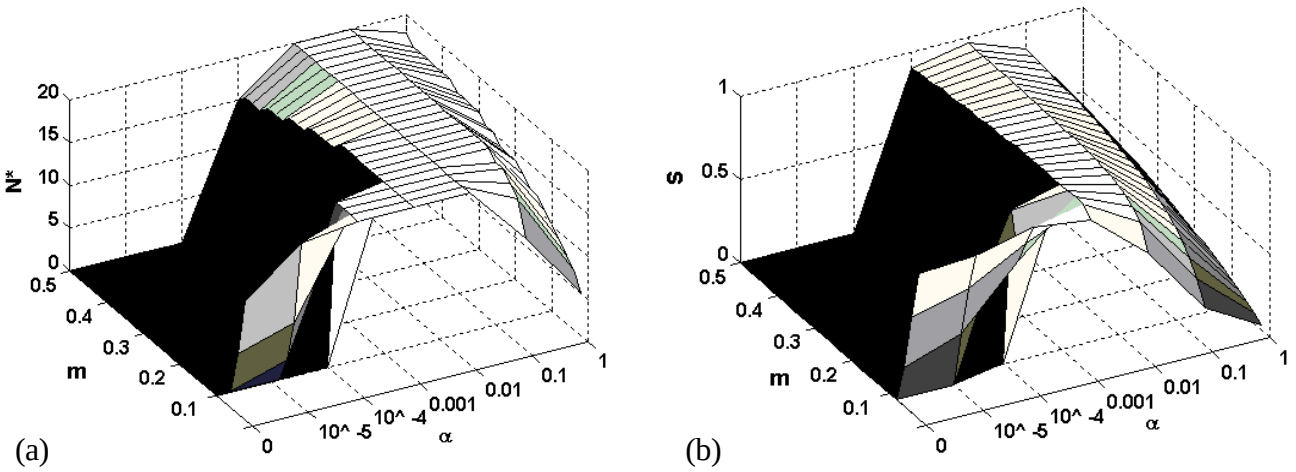


Figure I.26: *(a) relation perturbation-richesse en espèces N* et (b) relation perturbation-diversité de Shannon S dans le modèle avec hiérarchie compétitive pour différentes valeurs du taux d'immigration* a*. R=0.1.* $c_i = 0.1/0.9^i$ *et I=1-c.*

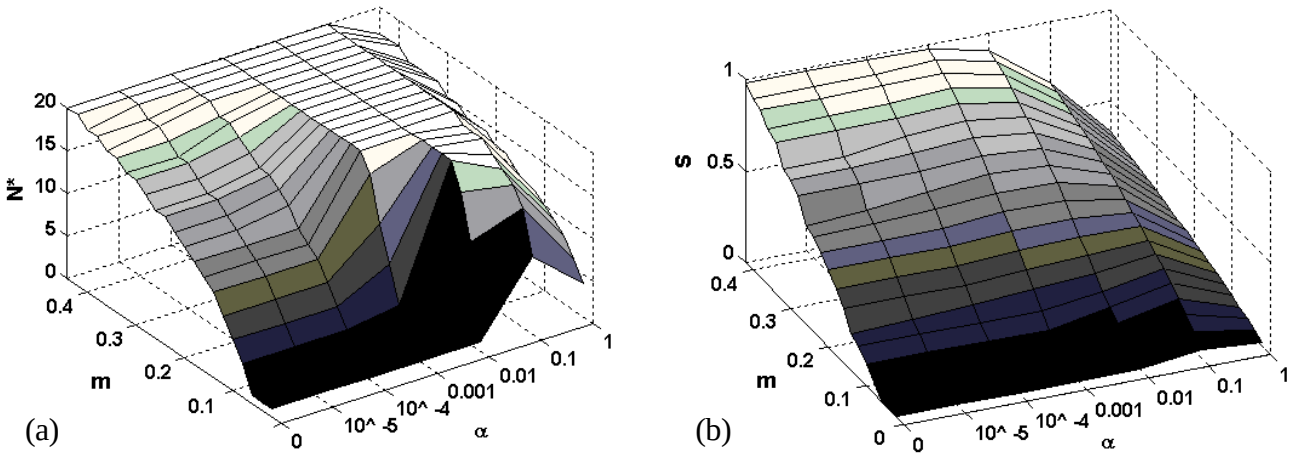


Figure I.27: *(a) relation perturbation richesse en espèces N* et (b) relation perturbation-diversité de Shannon S dans le modèle avec hiérarchie compétitive pour différentes valeurs du taux d'immigration* a*. R=4.* $c_i = 0.1/0.9^i$ *et I=1-c.*

I.4.5- Conclusions

Quatre résultats méritent d'être soulignés: (*i*) dans le modèle de compétition avec "ounder effect" l'introduction d'une immigration conduit à une faible sensibilité de la richesse en espèces aux perturbations et à une relation croissante entre perturbation et diversité de Shannon, (*ii*) pour ce modèle, on retrouve le pattern de l'HPI lorsque les taux de perturbations sont supérieurs aux taux de colonisation des espèces, (*iii*) dans le modèle avec hiérarchie compétitive, la présence d'une source régionale de propagules conduit à une relation positive entre perturbations et diversité pour les deux indices de diversité (*iv*) pour ce modèle, le pattern généralement observé est celui d'un maximum de diversité pour un taux d'immigration intermédiaire

I.5- FREQUENCE D'OCCURRENCE DU PATTERN DE L'HPI POUR DES ASSEMBLAGES ALEATOIRES

I.5.1- Introduction

L'ensemble des résultats des simulations précédentes concerne des assemblages spécifiques : décroissance arithmétique et géométrique des taux de colonisation, relation positive ou négative entre taux d'immigration et taux de colonisation. Contrairement au modèle de compétition avec "founder effect", nous avons vu dans les parties précédentes que la relation perturbations-diversité obtenue pour le modèle avec hiérarchie compétitive est sensible au type d'assemblage. Dans cette partie, nous testons l'HPI pour des assemblages aléatoires et pour trois scénarios : (*i*) taux de colonisation constant, (*ii*) fréquence dépendance négative des taux de colonisation, (*iii*) immigration. Pour chacun de ces scénarios, le but est de déterminer la fréquence d'occurrence du pattern de l'HPI dans le modèle avec hiérarchie compétitive.

I.5.1- Méthode

Pour chacun des scénarios, nous effectuons 100 simulations de dynamique du modèle en appliquant l'hypothèse d'un compromis ("trade-off") entre compétition et colonisation.

Pour chaque simulation, nous tirons aléatoirement les taux de colonisation potentiels c_i (système (I.12)) ou a_i (équation (I.30)) et, si nécessaire, les taux d'immigration I_i (système (I.48)) au sein d'une loi uniforme et faisons varier le taux de perturbations selon 10 modalités (0.01, 0.1, 0.2,…, 0.9). Pour chacune des modalités, la richesse en espèces et l'indice de diversité de Shannon sont calculés à l'équilibre. Au terme de chaque simulation, on détermine dans un premier temps si l'HPI est vérifiée, i.e. s'il existe un maximum de diversité pour un taux de perturbations intermédiaire et, dans un deuxième temps, si la relation entre perturbations et diversité est unimodale (courbe en cloche). Nous utilisons le logiciel Matlab 6.0 et son solveur ODE45 qui emploie la méthode de résolution numérique de Runge-Kunta d'ordre 2. Les espèces sont considérées comme éteintes lorsque leur proportion à l'équilibre est inférieure à P_e = 0.001. Dans le cas d'une fréquence dépendance négative nous fixons $k_i = k = 1$. Pour l'immigration nous testons deux taux : $a = 0.001, a = 0.01$. Aucune relation spécifique n'est supposée entre les paramètres c_i et I_i.

I.5.2- Résultats

Les trajectoires moyennes reproduisent le pattern de l'HPI pour les deux indices de diversité et les trois scénarios excepté dans le cas d'un taux d'immigration de 0.01 (indice de diversité de Shannon) où la relation entre perturbations et diversité est croissante (fig. I.28, I.29). Les choses se compliquent un peu si l'on regarde dans le détail les résultats obtenus pour chaque assemblage (fig. I.30). Il apparaît ainsi que l'HPI n'est vérifiée que pour un nombre restreint d'assemblages dans le cas d'un taux local de colonisation constant (19). Ce nombre est nettement plus élevé lorsque l'on ajoute de l'immigration (59 et 39 pour les taux 0.001 et 0.01 respectivement). Il est maximal et vaut 71 dans le cas de la fréquence dépendance négative. Les relations plurimodales dominent dans le cas d'un taux de colonisation constant, diminuant fortement lorsqu'on ajoute de l'immigration (0 pour α=0.01) ou de la fréquence dépendance négative (18). Enfin, un fort taux d'immigration favorise une relation croissante entre perturbations et diversité.

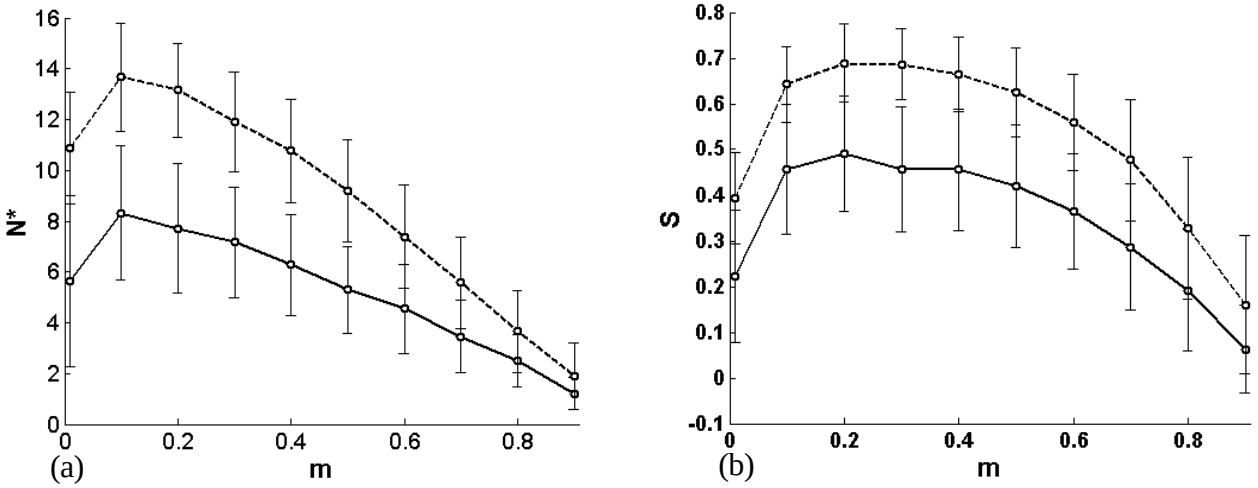


Figure I.28: *Moyenne et erreur standard (a) du nombre d'espèces à l'équilibre N* et (b) de la diversité de Shannon en fonction du taux de perturbations m pour 100 assemblages différents d'espèces dans le modèle de hiérarchie compétitive stricte. La courbe en tiretés indique le cas où une fréquence dépendance négative est appliquée aux taux de colonisation (k=1) et la courbe en trait continu le cas où le taux de colonisation est constant.*

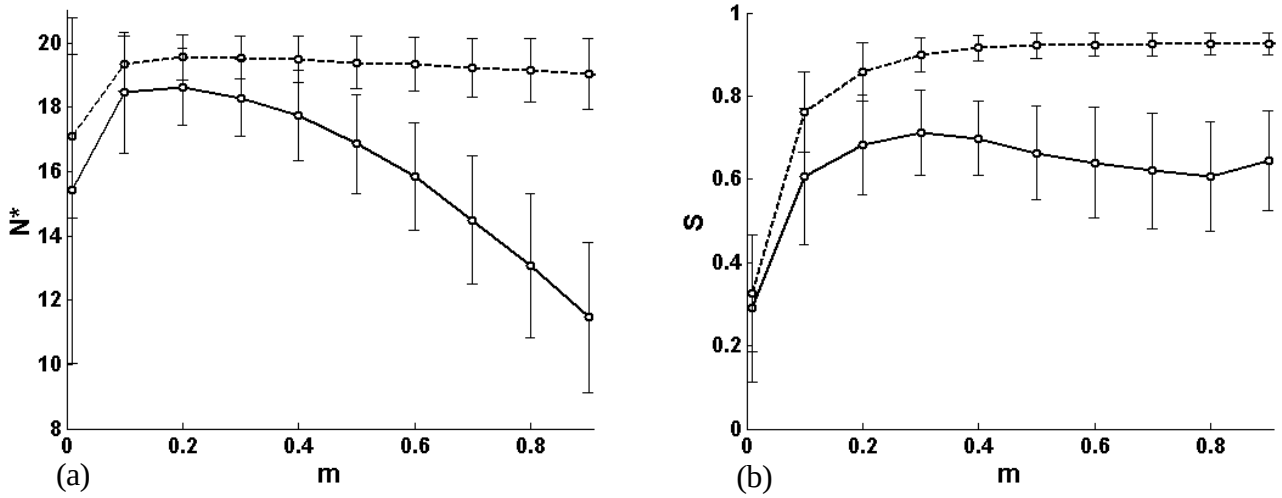


Figure I.29: *Moyenne et erreur standard (a) du nombre d'espèces à l'équilibre N* et (b) de la diversité de Shannon en fonction du taux de perturbations m pour 100 assemblages différents d'espèces dans le modèle de hiérarchie compétitive stricte. La courbe en tiretés indique le cas où une fréquence dépendance négative est appliquée aux taux de colonisation (k=1) et la courbe en trait continu le cas où le taux de colonisation est constant.*

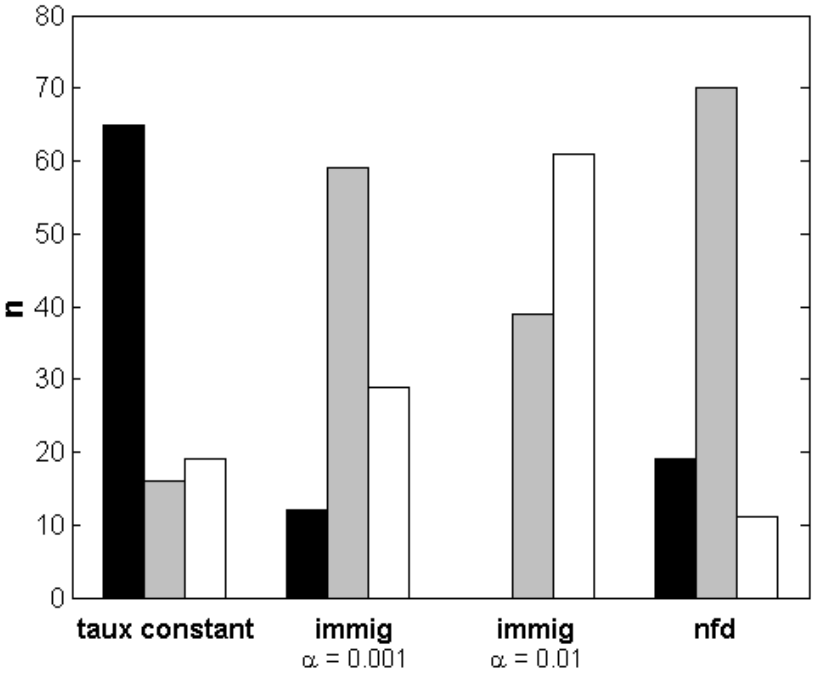


Figure I.30: *nombre de simulations (sur 100) où la relation entre taux de perturbations et richesse en espèces est plurimodale (noir), unimodale (gris) ou autre (blanc) lorsqu'on couple fréquence dépendance négative (nfd) ou immigration (immig) au modèle de hiérarchie compétitive.* P_e *= 0,001.*

I.6- DISCUSSION

I.6.1- Les limites de l'HPI mises en évidence par les modèles en patchs

L'introduction d'une immigration et d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation dans les modèles en patchs permet de retrouver un grande variété de patterns et ce même en présence d'un compromis entre compétition et colonisation.

En favorisant les espèces rares, la fréquence dépendance négative induit une relation décroissante entre perturbations et richesse en espèces pour les deux types de modèles envisagés (modèle avec hiérarchie compétitive et modèle avec "founder effect"). La richesse en espèces est en revanche peu sensible aux perturbations lorsque les espèces possèdent des taux de colonisation élevés. Pour l'indice de diversité de Shannon, la fréquence dépendance des taux de colonisation induit une relation positive dans le cas du modèle avec "founder effect". Ses effets sur cet indice sont en revanche beaucoup plus limités dans le cas du modèle avec hiérarchie compétitive (fig. I.31).

L'immigration est, quant à elle, susceptible de générer une plus grande diversité de patterns (fig. I31). Dans le modèle de compétition avec "founder effect", l'immigration conduit à une absence d'effet des perturbations sur la richesse en espèces et à une relation croissante entre perturbations et l'indice de diversité de Shannon. Dans le modèle avec hiérarchie compétitive, l'immigration, en s'intensifiant, tend à créer une relation positive entre le taux de perturbations et les deux indices de diversité utilisés. Pour ce modèle, un pattern récurrent est celui d'un maximum de diversité pour un taux d'immigration intermédiaire.

Nous avons également montré que, dans le cas du modèle avec hiérarchie stricte, la courbe unimodale de Connell n'est que rarement obtenue pour des assemblages aléatoires. Elle est acquise lorsque les espèces présentent des relations particulières, i.e. le rapport c_i / c_{i+1} doit être une fonction décroissante de *i*, situation de l'espèce dans la hiérarchie compétitive. Sebens (1987) a montré que, même dans ce cas, une indétermination des interactions compétitives favorise les relations plurimodales et diminue la fenêtre de coexistence des espèces. Une diminution de la fenêtre de coexistence et un décalage de cette fenêtre vers les faibles valeurs du taux de perturbations sont également obtenus si on suppose une hiérarchie non stricte.

Ces différents éléments indiquent que le pattern de l'HPI est sensible aux mécanismes affectant les processus de colonisation, aux mécanismes de compétition entre espèces ainsi qu'aux spécificités des assemblages des espèces.

I.6.2- Niche de succession et HPI

Les résultats obtenus sur la fréquence dépendance et l'immigration restent valables tant que le compromis entre colonisation et compétition possède une composante au sein du système, i.e. tant qu'une limitation par le recrutement s'opère chez les espèces les plus compétitives. Certains facteurs telles une dispersion directe (Webb et Peart 2001; Levins et al. 2003), une synchronisation de la production de graines par les individus (Kelly et Sork 2002), la création de microsites favorables par les perturbations (Shaetzl et al. 1989; Peterson et Pickett 1991; Kuuluvainen 1994; Gray et Spies 1997; Ulanova 2000), la capacité à rejeter

(Bond et Midgley 2001), ou encore la dormance des graines peuvent diminuer notablement la limitation par le recrutement. La niche de succession est alors un mécanisme possible de coexistence. Nous avons vu que la niche de succession peut élargir la fenêtre de coexistence des espèces et conduire à une relation positive entre perturbations et diversité. Dans un processus pur de niche de succession où le milieu est saturé en propagules, l'immigration ne peut jouer qu'un rôle restreint. En revanche, la fréquence dépendance constitue toujours une force stabilisante susceptible de limiter la variation de la diversité en fonction du taux de perturbations. La niche de succession, elle même, ne peut être considérée a *priori* comme un élément favorable à l'HPI.

I.6.3- Le compromis entre compétition et colonisation existe-t-il réellement dans les communautés ?

Un compromis entre colonisation et compétition ou encore un compromis entre compétition et résistance aux perturbations constitue une condition nécessaire pour obtenir le pattern de l'HPI. Ces compromis se fondent sur les traits de vie des espèces, leurs relations et leurs rapports avec l'environnement biotique et abiotique (Suding et al. 2003). Pour favoriser la coexistence des espèces, le compromis entre colonisation et compétition doit aboutir à une limitation par le recrutement des espèces les plus compétitives. Une des bases de ce compromis réside dans la relation négative entre poids et nombre de graines produites, relation mise en évidence tant chez les plantes herbacées que chez les arbres (Greene et Johnson 1994; Turnbull et al. 2000; Henery et Westoby 2001; Westoby et al. 2002; Levine et Murrell 2003). De nombreuses études (Turnbull et al. 2000) ont mis en évidence une limitation par la fécondité dans les écosystèmes herbacées, limitation qui concerne les espèces à graines lourdes le plus souvent (Moles et Westoby 2000). Ainsi, les espèces à graines légères sont plus fécondes et sont capables de coloniser plus rapidement les sites favorables (Rees et al. 2001). La relation entre taille des graines et distance de dispersion semble en revanche beaucoup moins évidente (Levine et Murrell 2003). Dans les écosystèmes forestiers, il existe a *priori* une corrélation positive entre distance de dispersion et taille des graines pour les espèces anémochores (Loehle 2000, la hauteur des individus entrant également en ligne de compte). Une étude récente (Nathan et al. 2001) utilisant un modèle de dispersion mécaniste révèle cependant que les caractéristiques du vent peuvent être plus importantes que les

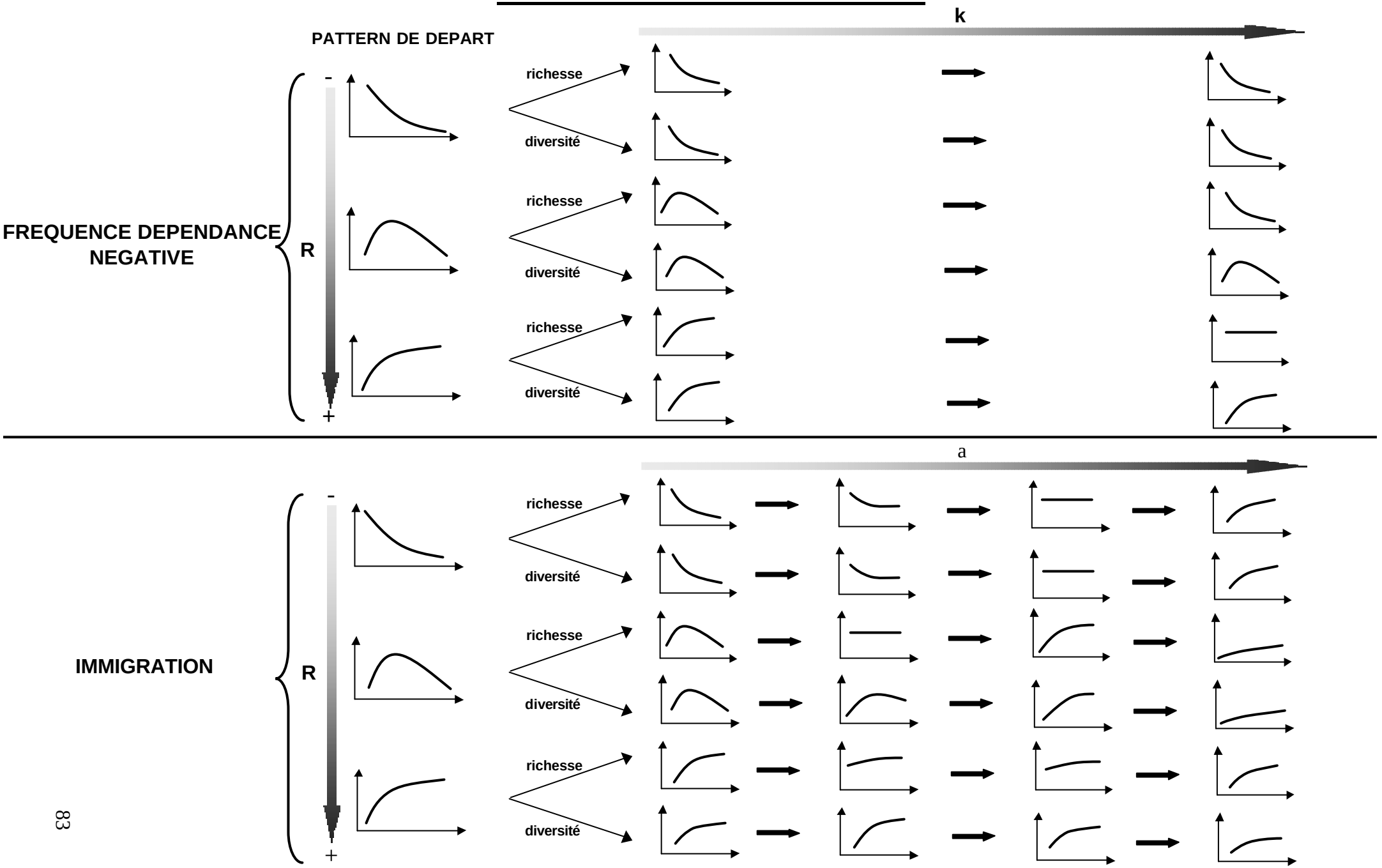


Figure I.31: *évolution des différents pattern perturbation-diversité (richesse en espèces et diversité de Shannon) en fonction de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation (k), de l'intensité d'immigration (a) et de la limitation par le recrutement (R).*

caractéristiques des graines pour expliquer les distances de dispersion. En outre, la relation paraît peu vraisemblable pour les espèces zoochores. Ainsi, il semble que la taille des graines induit entre les espèces des différences de fécondité plutôt que des différences de distance de dispersion (Levine et Murrell 2003).

Chez les arbres, il existe en général une relation positive entre la taille de la graine et la capacité des semis à survivre à un stress: compétition avec la végétation établie, ombrage, défoliation, sécheresse, faible disponibilité en nutriments (Savarimuttu et Westoby 1996; Milberg et al. 1998; George et Bazzaz 1999; Kidson et Westoby 2000; Walters et Reich 2000; Westoby et al. 2002). Walters et Reich (2000) ont ainsi mis en évidence un effet positif de la taille des graine sur la survie à l'ombre de semis d'arbres du Nord-Est des Etats-Unis. Les graines lourdes présentent de plus grandes réserves permettant aux semis d'être indépendants des conditions du milieu pendant les toutes premières phases de croissance. Les espèces à graines lourdes sont ainsi moins dépendantes de microsites spécifiques pour leur régénération (Christie et Armesto 2003; Lusk et Kelly 2003)[45]. Ces effets positifs semblent cependant disparaître dans les quelques années suivant la germination (Kidson et Westoby 2000; Reich et al. 2002; Westoby et al. 2002) et d'autres compromis doivent être invoqués pour expliquer les différences compétitives entre espèces comme par exemple un compromis entre survie à l'ombre et potentiel de croissance en pleine lumière.

Selon Loehle (2000) (voir aussi Lusk et Kelly 2003; mais voir Hewitt 1998 pour les angiospermes) il n'existe pas chez les arbres de relation entre tolérance à l'ombre et taille des graines ou taille maximale des individus, deux éléments influençant la fécondité et les distances de dispersion[46]. C'est le cas par exemple des grands chênes européens (*Quercus petraea*, *Quercus robur*), espèces héliophiles, longévives et à graines lourdes. C'est également le cas du tulipier de Virginie (*Liriodendron tulipifera*) ou du mélèze d'Europe (*Larix decidua*), deux espèces héliophiles très longévives et à reproduction limitée. Selon Loehle, c'est dans la mesure où elles créent des conditions variables dans le temps et dans l'espace que les perturbations favorisent la coexistence des espèces. Cette hétérogénéité

[45] Il existerait ainsi une relation négative entre taille des graines et surface de sol favorable à la régénération (Lusk et Kelly 2003). Cette hypothèse implique que les espèces ayant des graines de petite taille sont limitées par la disponibilité en microsites favorables.

[46] Il n'existe pas non plus de réelle corrélation entre tolérance à l'ombre et capacité à rejeter. En revanche, Loehle met en évidence une corrélation entre taille des arbres, durée de vie et âge de première reproduction (voir également Enquist et al. 1999). Il existe également une corrélation positive entre durée de vie et densité du bois.

conduit à un spectre de conditions exploitables par les différentes stratégies des espèces. Lorsque les perturbations sont régulières et créent des conditions homogènes, une seule stratégie domine. Dans une étude portant sur la fécondité et la dispersion d'arbres des forêts des Appalaches, Clark et al. (2004) ne décèlent pas de relation entre tolérance à l'ombre, fécondité ou distance de dispersion en raison d'une grande variabilité individuelle et temporelle des ces différents processus.

Enfin, des résultats issus de différents modèles révèlent que, pour qu'un compromis entre compétition et colonisation favorise la coexistence de nombreuses espèces, la compétition entre les espèces doit être fortement asymétrique (Adler et Mosquera 2000; Levine et Rees 2002; Coomes et Grubb 2003), condition contradictoire avec les données de terrain (Levine et Rees 2002; Clark et al. 2003; Clark et al. 2004).

I.6.4- Existe-t-il un compromis entre compétition et résistance aux perturbations ?

Le compromis entre compétition et tolérance aux perturbations contredit le compromis entre colonisation et survie des semis, dans les premières phases de développement du moins. En effet, nous avons vu que les graines lourdes offrent une meilleure résistance des semis aux aléas. Dans le domaine forestier, l'hypothèse d'une résistance plus forte des espèces fugitives ne semble pas justifiée pour la plupart des agents de perturbations. Ainsi, les espèces pionnières de début de succession, sensibles aux attaques de pathogènes, sont en général plus sensibles au vent que les espèces tolérantes de fin de succession (Everham III et Brokaw 1996). Il existe cependant de flagrantes exceptions. Le copalme d'Amérique (*Liquidambar styraciflua*) est, par exemple, une espèce héliophile particulièrement résistante au vent. En revanche le hêtre (*Fagus sylvatica*) tout comme le magnolia à grandes fleurs (*Magnolia grandiflora*) et l'espèce *Nyssa sylvatica*, trois espèces sciaphiles, sont réputées sensibles au vent. Ces exceptions impliquent que certains mélanges suivent le schéma d'un compromis entre résistance et compétition (ex. hêtraies-chênaies), alors que d'autres ne le suivent pas (ex. sapinières-pessières). En général, les différences spécifiques disparaissent pour les intensités de perturbations les plus élevées ou sont souvent brouillées par des effets abiotiques (topographie, sol) (Everham III et Brokaw 1996). La résistance au feu est liée à des caractéristiques particulières comme la présence d'une écorce épaisse ou la capacité à rejeter et semble déconnectée des capacités compétitives des espèces.

Il semble donc que les compromis nécessaires à l'HPI imposent des conditions particulières. Le compromis entre compétition et colonisation intervient dans certaines communautés herbacées dans lesquelles les différences de taille des graines entre les espèces sont importantes. Dans les écosystèmes forestiers, la taille des graines intervient dans la limitation par la fécondité, éventuellement par la dispersion, et par la survie des semis dans les tous premiers stades de développement (limitation par le recrutement). En revanche, la taille des graines n'est pas liée à la survie et aux capacités compétitives des individus dans les stades ultérieurs. Il est donc nécessaire de mieux prendre en compte les compromis qui agissent dans les différents stades de développement ainsi que les caractéristiques spécifiques des espèces (traits de vie, mode de dispersion, réponses aux perturbations) et leurs conséquences sur la relation perturbations-diversité.

I.6.5- Liens entre le compromis compétition - colonisation et le "storage effect"

Dans sa récente synthèse sur le maintien de la diversité, Chesson (2000b) décrit deux mécanismes de coexistence dépendant de l'existence de fluctuations de l'environnement (Chesson 2000b): la non-linéarité entre compétition et taux de croissance intrinsèque (différente entre les espèces) et le "storage effect". Le "storage effect"[47] exprime l'idée que les espèces persistent quand elles peuvent compenser de longues périodes de faible recrutement par quelques années fastes. Ce mécanisme s'applique par exemple dans les modèles de loterie lorsque les taux de colonisation fluctuent dans le temps ou/et dans l'espace et que les espèces sont longévives (Chesson et Warner 1981 ; Chesson 1985; Chesson 1994 ; Chesson 2000a). Certaines études ont montré que ce mécanisme agit dans des communautés forestières (Lertzman 1995; Kelly et Bowler 2002). Nos modèles n'intègrent pas de fluctuations stochastiques des taux de colonisation. En revanche, il existe des fluctuations des taux de colonisation dues à une asynchronie des dynamiques entre les différents patchs. Selon Chesson et Huntly (1997), cette asynchronie induit des éléments non-additifs assimilables au "storage effect" (spatial et temporel). En réalité, les compromis sont implicites dans le

[47] Cet effet dépend de deux conditions : d'une part les espèces doivent répondre différemment aux fluctuations de l'environnement, d'autre part il doit y avoir une covariation entre l'effet environnemental et l'effet de la compétition.

mécanisme de "storage effect" puisque les espèces ne doivent pas apporter la même réponse aux fluctuations de l'environnement (Chesson 1991; voir Clark et al. 2004).

I.6.6- Vers une prise en compte plus explicite des perturbations

Les modèles en patchs présentent l'avantage de pouvoir être étudiés par les méthodes analytiques usuelles et de ne posséder qu'un nombre restreint de paramètres. Une synthèse récente sur les modèles spatialisés (Bolker et al. 2003) révèle que les modèles en patchs fournissent des résultats qualitatifs semblables à ceux de modèles plus complexes pour la coexistence des espèces. Ils renferment cependant des hypothèses fortement simplificatrices tant au niveau de la dynamique qu'au niveau de l'effet des perturbations.

Les perturbations sont chroniques, non stochastiques (voir Encart I.1). Dans un modèle similaire à celui de Sebens (1987), Liddel (2001) a par exemple montré que l'effet combiné de perturbations chroniques et de perturbations peu fréquentes mais sévères entraîne des changements de dominance et favorise la persistance des espèces en compétition. Savage et al. (2001) ont également montré que les trajectoires des successions dépendent fortement de l'historique des perturbations avec un maximum de diversité des trajectoires pour une fréquence intermédiaire des perturbations. La prise en compte d'une composante stochastique dans les régimes de perturbations permet ainsi de tester l'importance de la contingence dans la dynamique des communautés (voir également Hastings 1980).

Les perturbations ne sont pas spatialisées. Or, la dimension spatiale des perturbations joue un rôle important pour la régénération de certaines espèces fugitives (Moloney et Levins 1996 ; Oshawa et al. 2002). Dans le domaine forestier cet aspect est illustré par le rôle joué par la taille des trouées dans la régénération des espèces. Par exemple le Tulipier de Virginie (*Liriodendron Tulipifera)* nécessite des trouées relativement importantes pour pouvoir se régénérer (Busing 1995; Busing et White 1997). C'est également le cas du bouleau jaune (*Betulus papyrifera*) qui nécessite des trouées de plus de 1200 m² (Coates et Burton 1997). De nombreuses études révèlent cependant que les niches de régénération[48] ne s'expriment que

[48] On parle du "gap partitioning concept" qui se décline en "gap size partitioning" et "gap position partitioning". Selon ces concepts, les espèces se partagent les trouées en fonction de leur taille et de leur position au sein de la trouée. Ce mécanisme justifierait le pattern de l'HPI à l'échelle du patch.

pour des tailles de trouées relativement élevées et que, pour une large gamme de taille de trouées, la diversité est guidée par un effet densité[49] (Denslow 1995 ; Busing et White 1997; Hubbell et al. 1999; Brokaw et Busing 2000; Coates 2002). Dans ce cas, la taille des trouées ne constitue pas un facteur de ségrégation des espèces. En revanche, elle contribue à l'expression des capacités différentielles de croissance des individus établis.

L'interaction entre fréquence et intensité d'une part et entre sévérité et structure des communautés d'autre part n'est pas explicite dans les modèles en patchs. Or, dans la nature, les événements de forte magnitude sont en général plus rares que les événements de faible magnitude (voir introduction générale). En outre, l'action de l'agent de perturbation dépend de ses caractéristiques (nature, intensité, durée, hétérogénéité spatiale), des caractéristiques des individus (espèce, âge, taille) et de la structure de la communauté (distribution spatiale des individus). Enfin et surtout, ces modèles ne prennent pas en compte le processus de croissance qui intervient dans la différence de comportement des espèces. La prise en compte de ces différents éléments permettrait de construire des hypothèses plus pertinentes et donc plus facilement testables sur le terrain.

I.6.7- Conséquences pour la gestion forestière

Très théoriques, les résultats obtenus et discutés dans cette partie n'ont pas la prétention de susciter des applications directes et concrètes pour la gestion forestière. Cependant, l'élaboration d'hypothèses concernant le lien perturbations-diversité peuvent alimenter la réflexion sur les moyens et les méthodes propres à favoriser la coexistence des espèces.

I.6.7.1- Favoriser une dynamique en patchs

Les auteurs semblent s'accorder sur un point: créer une dynamique en patchs, i.e. une mosaïque de peuplements d'âges différents (Clark 1991; Kohyama 1993; Loehle 2000) est le premier pré-requis pour favoriser la coexistence des espèces. Il faut générer une hétérogénéité

[49] Les trouées offrent des sites privilégiés de régénération. La densité est plus forte dans les trouées plus larges, le nombre d'espèces plus important, mais le nombre d'espèces par tige reste le même.

verticale et horizontale des structures, une asynchronisation des dynamiques locales afin de permettre l'expression des niches de régénération et de croissance des différentes espèces.

Quelle doit être la surface de ces patchs? Cette question constitue certainement le nœud du problème (Niemelä 1999). Les modèles de dynamique en patchs supposent une compétition intra-patch supérieure à la compétition inter-patchs (ex. modèles de trouées "gap models" et patch models) ce qui implique une surface minimale suffisamment importante pour limiter les effets de lisière. Il faut également que cette surface permette aux différences interspécifiques de s'exprimer, en fonction de la ressource en lumière par exemple (cf. niche de succession). La limite supérieure dépend essentiellement des capacités de dispersion des espèces car il faut que les espèces puissent coloniser d'autres patchs.

Coates et Burton (1997) et Seymour et al. (2002) préconisent une sylviculture par trouées de taille variant entre 0,01 à 0,2 ha pour les forêts tempérées subissant des perturbations de faible ou de moyenne magnitude[50]. Ces valeurs peuvent changer en fonction de la lattitude, de la topographie et de l'exigence des espèces les plus héliophiles, ce qui correspond à une gestion en futaie irrégulière[51] (Shütz 1999) avec prélèvements des arbres par groupes, par bouquets et par parquets. Une gestion en futaie régulière[52] sur plusieurs hectares est possible si on prend la précaution de réaliser des coupes progressives non-uniformes afin d'éviter une régénération préférentielle des espèces les plus tolérantes (ex. ouverture de trouées puis expansion), étalées dans le temps (20-40 ans) pour éviter les sacrifices d'exploitabilité et augmenter les opportunités de régénération. Les espèces les plus longévives peuvent être maintenues sur de plus longues périodes (> 50 ans). En forêt boréale où le feu constitue l'agent de perturbation principale, Niemelä (1999) préconise des patchs de 5 à 50 ha.

La création d'une dynamique en patchs n'est cependant pas une condition suffisante de coexistence. Il s'agit dans tous les cas de composer avec les traits de vie des espèces (taille des graines, hauteur potentielle, espérance de vie, âge de reproduction, mode de dispersion, capacité à rejeter), leur comportement dans différents milieux (tolérance à l'ombre, croissance en pleine lumière, limitation par le recrutement, syndrome de résistance, syndrome de

[50] Conditions que remplissent de nombreuses forêts d'Europe centrale
[51] Chez les anglo-saxons il s'agit de "tree selection" et de "group selection".
[52] Chez les anglo-saxons il s'agit de "group shelterwood" et de "irregular Shelterwood".

résilience), afin de déterminer la fréquence et l'intensité des interventions permettant leur coexistence.

I.6.7.2- Gérer la limitation par le recrutement

Pour une même intensité d'intervention, le forestier a la possibilité de jouer sur la limitation par le recrutement en prélevant préférentiellement les semenciers des espèces dominantes compétitives et/ou en augmentant la fréquence des microsites favorables aux espèces fugitives. Sur les semenciers, la marge de manœuvre dépend de la structure existante et des valeurs économiques des espèces. Sur l'augmentation de la fréquence de microsites favorables, la marge de manoeuvre dépend du coût de l'opération (ex. griffage, décapage, bois mort laissé sur place). L'efficacité de l'intervention peut être améliorée en disposant trouées et microsites associés à proximité de semenciers de l'espèce cible (dispersion directe). L'importance des microsites pour la régénération des espèces est particulièrement perceptible en forêt de montagne (Brang 1998; Narukawa et Yamamoto 2001) où les contraintes physiologiques sont élevées.

I.6.7.3- Interventions ciblées sur la régénération

Nettoiements et dépressages constituent des interventions visant à diminuer la compétition intra-spécifique et à favoriser le mélange. On peut parler de fréquence/densité dépendance négative[53] puisque le forestier tend, dans la mesure où elles offrent un intérêt économique ou paysager, à favoriser les espèces les plus rares dans la canopée. A partir d'un autre mécanisme (hypothèse de Janzen-Connell) nous avons montré que la fréquence dépendance négative favorise la coexistence des espèces, et ce, qu'elles soient similaires ou ne le soient pas. A noter que cette méthode ne peut être efficace que si les espèces favorisées voient leur exigence en lumière satisfaite. Dans une gestion basée sur la création de trouées, la sélection préférentielle des arbres dominants au stade adule et des semis dominants au stade

[53] Dans certains cas, on peut parler de fréquence dépendance positive. Par exemple, dans le département de la Haute Savoie, pour favoriser des peuplements purs d'épicéas le forestier a longtemps fait la chasse au sapin dans la canopée et dans la régénération. La "chasse" au charme a également été présente dans le centre de la France.

régénération constitue assurément une méthode efficace pour favoriser la coexistence des espèces.

I.6.8- Cas des sapinières-pessières dans les Alpes du Nord (*Abies alba*, Mill.; *Picea abies* (L.) Karst)

I.6.8.1- Problématique

Dans les Alpes du Nord, les sapinières-pessières occupent une surface non négligeable dans les forêts du haut de l'étage montagnard, notamment dans la série interne du sapin (Alpes intermédiaires et interne) et la série de la hêtraie-sapinière à épicéa (Alpes externes) (Ozenda, 1985). Après une surexploitation associée à la pratique du pâturage jusqu'au début XIX^{ième} siècle qui a favorisé l'épicéa, ces forêts ont connu, pour beaucoup, une sylviculture prudente conduisant à une fermeture progressive du couvert, une faible hétérogénéité verticale et l'accumulation d'un fort matériel sur pied, dans les sites les plus productifs en particulier. Cette tendance à la régularisation et la création d'un couvert relativement dense a favorisé l'établissement du sapin (cf. fig.I.29) , espèce sciaphile, qui domine aujourd'hui la strate de régénération dans nombre de forêts. Du fait de cette augmentation de l'abondance du sapin, le forestier s'interroge aujourd'hui sur les moyens de créer, pour des raisons écologiques et économiques, les conditions de coexistence à long terme des deux espèces résineuses.

I.6.8.2- Ecologie des deux espèces

Le sapin est une espèce plus tolérante à l'ombre que l'épicéa dans les premiers stades de développement, c'est à dire qu'il survit plus longtemps dans des conditions de faible éclairement (Cescatti 1996; Wasser et Frehner 1996). A ce stade, il tolère également mieux la compétition avec les autres semis et la végétation concurrente (Golser et Hasenauer 1997). Cette capacité à survivre à l'ombre permet au sapin de s'installer sous couvert, sauf dans les zones les plus continentales où l'interception par les arbres des précipitations défavorise l'établissement des semis (Wasser et Frehner 1996). L'épicéa, qui nécessite un minimum d'éclairement dans les tout premiers stades de développement, est capable de survivre à

l'ombre dans les stades ultérieurs (phases de compression, Schütz 1969). C'est pour cette raison d'ailleurs qu'on range cette espèce parmi les dryades-nomades.

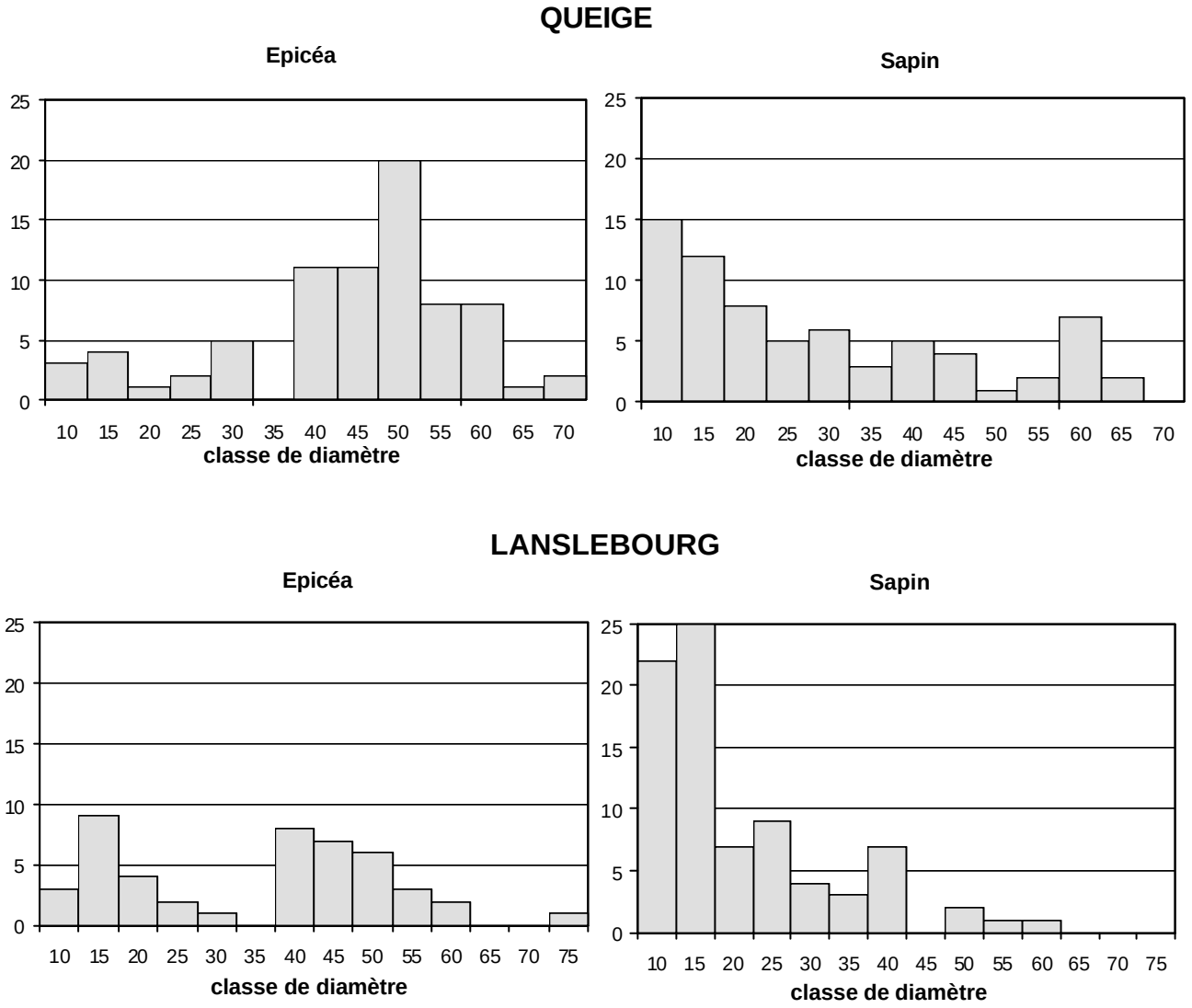


Figure I.32: *distribution des diamètres dans deux placettes de 4375 m² (87,5m*50m) : l'une située en forêt communale de Queige (Alpes externes, série de la hêtraie-sapinières acidophile à épicéas, altitude : 1370 m, surface terrière : 36,9 m²), l'autre en forêt communale de Lanslebourg (Alpes internes, série des sapinières internes, altitude : 1630 m ; surface terrière : 32,6 m²). Sur chacune des placettes, tous les arbres de plus de 7,5 cm de diamètre ont été cartographiés avec mesure des hauteurs et des diamètres. On remarque que dans les deux placettes le sapin présente une distribution décroissante avec une dominance des faibles catégories de diamètre. L'épicéa, quant à lui, domine les catégories de diamètre bois-moyens et gros-bois.*

Le poids des graines de sapin est de 50 mg contre 7 mg pour l'épicéa. Il en résulte, pour le sapin, une plus faible fécondité (Rohmeder 1972) et une régénération relativement indépendante de la présence de sites refuges ("safe sites"). La fréquence des grainées est également plus faible pour le sapin (Rohmeder 1972). L'épicéa nécessite, pour s'établir, des

conditions plus spécifiques telles des microsites surélevés en présence de végétation concurrente (ex. sapinières-pessières à hautes herbes ou, dans une moindre mesure, sapinières-pessières à myrtille) ou un substrat minéral lorsque l'humus est épais[54] (Wasser et Frehner 1996).

On attribue au sapin une espérance de vie plus faible et, contrairement à ce que l'on aurait pu penser, un âge de première reproduction plus avancé (60-80 ans contre 40-60 ans pour l'épicéa, Rohmeder 1972). Les différences d'espérance de vie semblent cependant bien théoriques et peu pertinentes en montagne où les phases de compression peuvent être supérieures à 200 ans (cf. fig. I.30; Shütz 1969) et où les facteurs de mortalité autres que la sénescence sont fréquents (action du forestier comprise).

Le sapin possède une surface spécifique et une teneur en azote des feuilles qui sont supérieures à celle de l'épicéa (Jean-Philippe Pagès, communication personnelle). Existe-t-il alors des différences de vitesse de croissance comme le prédit la théorie sur les traits de vie (Reich et al. 2002 ; Westoby et al. 2002)? Selon Schütz (1969), le sapin présenterait une croissance un peu moins rapide (jusqu'à 12 m de hauteur) que l'épicéa dans le jeune âge mais rattraperait son retard par la suite. Golser et Sterba (1997) trouve une meilleure croissance du sapin dans le jeune âge pour toutes les conditions de lumière (hauteur <1,3 mètre). Dans une forêt des Alpes externes, nous n'avons pas trouvé de différences significatives de croissance en hauteur en pleine lumière entre les deux espèces dans le stade régénération (fig. I.29). Il n'existe en réalité aucune certitude en raison d'un biais lié au recouvrement entre niche de régénération et niche de croissance, les meilleures conditions d'éclairement nécessaires à l'installation de l'épicéa favorisant sa croissance ultérieure.

Le sapin est réputé plus résistant au vent que l'épicéa, dans les milieux à sol compact notamment (Wasser et Frehner 1996). L'épicéa serait également plus sensible aux attaques d'insectes (*Ips typographus*, Wasser et Frehner 1996) et aux attaques de pathogènes au stade adulte (pourriture rouge) et dans le jeune âge (*Herpotrichia nigra*). Il est, en revanche, moins appétant pour les grands herbivores (cerf et chevreuil), moins sensible aux gelées tardives, mais plus sensible à une sécheresse estivale (Wasser et Frehner1996).

[54] On retrouve des densités de semis très élevées sur les talus de bord de route située en lisière des peuplements ce qui tend à corroborer l'hypothèse d'une limitation par les sites refuges plutôt que par la fécondité.

Il apparaît ainsi, de manière générale, que l'épicéa est une espèce plus sensible à la compétition dans le jeune âge, moins tolérante aux perturbations que le sapin. L'épicéa dépend de microsites spécifiques pour se régénérer. Le sapin, en revanche, est limité par sa fécondité (âge de reproduction, fréquence des grainées, taille des graines).

I.6.8.3- Conséquences sur les mécanismes de coexistence

Les différences de comportement à la lumière, les différences compétitives dans le jeune âge, les conséquences des différences en poids des graines et les différences de tolérance aux agents de perturbations sont concordants avec un mécanisme de coexistence basé sur un compromis entre compétition et colonisation. Les arguments en faveur d'une niche de succession sont pour le moment plus limités et nécessitent en tout cas de plus amples investigations. Des perturbations fréquentes et sévères favorisent l'épicéa (âge de reproduction plus faible, fréquence de grainées et fécondité plus élevées) à condition que ces perturbations s'accompagnent de la création de microsites favorables. Des perturbations peu fréquentes et peu sévères favorisent le sapin. L'existence de différences dans l'espérance de vie favoriserait la coexistence en permettant à l'épicéa de profiter des rares perturbations de forte magnitude ("storage effect") mais cet avantage est réduit par les coupes forestières qui prélèvent principalement les catégories de diamètre les plus élevées. La capacité de l'épicéa à résister à la compétition dans les stades de croissance ultérieurs impliquent une hiérarchie compétitive non stricte susceptible de réduire la fenêtre de coexistence des deux espèces mais, en contrepartie, de ralentir la vitesse d'exclusion compétitive. Ce ralentissement peut être encouragé par une forte hétérogénéité dans les réponses individuelles des semis à la ressource lumière (fig. I.31). On peut en tout cas légitimement supposer que les sapinières-pessières suivent le modèle de l'HPI excepté peut-être dans les milieux où les deux espèces sont concurrencées par la végétation herbacée (ex. sapinières-pessières à mégaphorbiaies) ou dans les milieux où la pression du gibier sur les semis de sapin est forte.

Malgré l'avantage compétitif du sapin, la dynamique actuelle des forêts de montagne laisse supposer une alternance possible des espèces au cours du temps, le sapin se régénérant préférentiellement sous le couvert des épicéas (humus épais, couvert dense) et les épicéas se régénérant au gré des perturbations majeures affectant les sapinières. Ce type de dynamique est peu intéressant pour le forestier: les pessières sont sensibles aux attaques d'insectes, aux

tempêtes, et le sapin constitue actuellement une ressource économique moins rentable que l'épicéa. Il est donc opportun d'envisager une sylviculture qui favorise un mélange plus ou moins intime des deux essences.

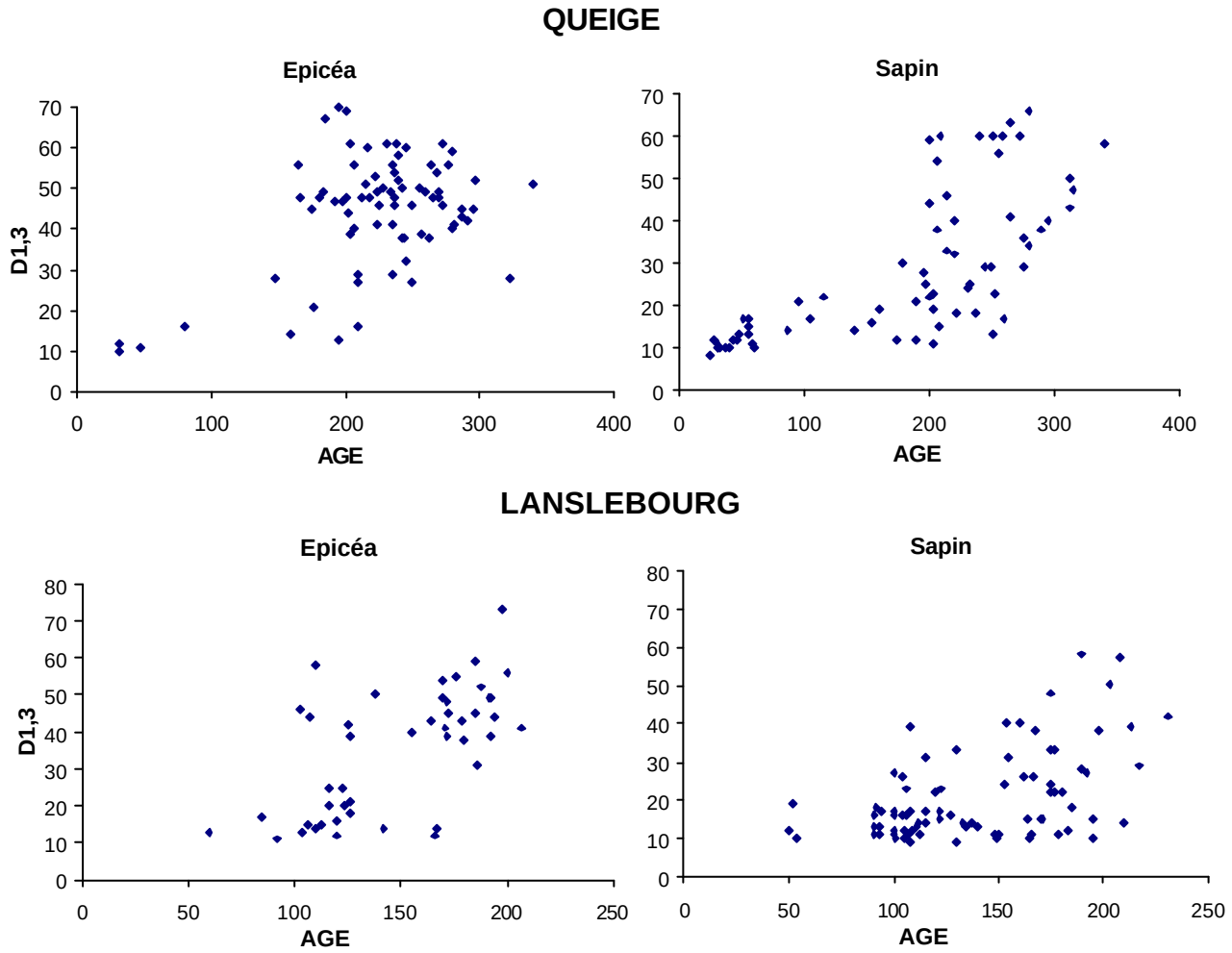


Figure I.33: *Relation entre âge et diamètre à hauteur de poitrine (cm) dans les placettes de Queige et Lanslebourg. Les carottages ont été effectués sur tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre, à 50 cm au dessus du sol. L'âge a été déterminé à la loupe binoculaire (´50). Les arbres atteints de pourriture ont été exclus de l'analyse et nous n'avons pas apporté de correction qui prenne en compte la présence éventuelle de cernes manquants ou surnuméraires (interdatation). On remarquera pour les deux espèces la grande dispersion des âges pour une même classe de diamètres.*

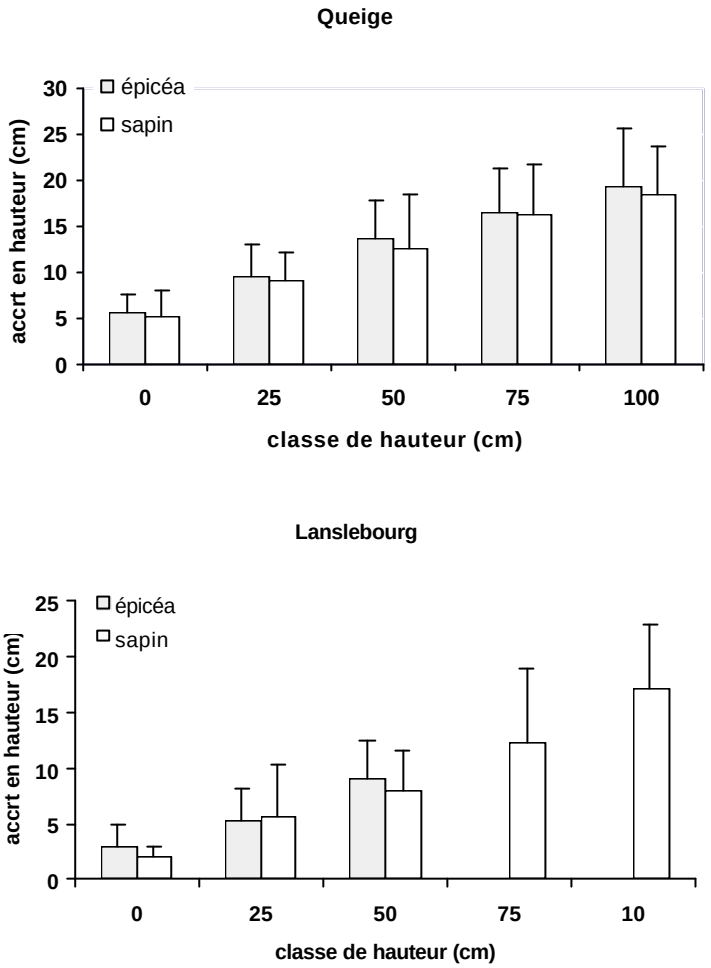


Figure I.34: *moyennes et écart-types des accroissements annuels en hauteur de semis pour différentes classes de hauteurs dans deux placettes temporaires installées dans les forêts communales de Queige (Alpes externes, 1430 m d'altitude) et de Lanslebourg (Alpes internes, 1600 m d'altitude). Les placettes circulaires (10 m de rayon) ont été installées dans des parcelles où une coupe définitive avait été opérée dans les dix années précédentes. La longueur de la pousse annuelle a été mesurée sur les semis isolés ou sur les individus dominants et codominants dans les taches de régénération. Les sapins abroutis par les grands herbivores ont été écartés de l'analyse. Nombre de semis: Queige (154 épicéas, 118 sapins), Lanslebourg (118 épicéas, 129 sapins). Les différences d'accroissement entre les deux espèces ne sont pas significatives. On remarquera l'absence de semis d'épicéas de plus de 75 cm dans la placette de Lanslebourg.*

Comment favoriser le mélange ? En créant dans le temps et dans l'espace les conditions d'établissement, puis de croissance, favorables à l'épicéa (trouées de taille suffisante et création de microsites favorables, protection contre déshydratation) et au sapin (couvert modéré ou trouées de taille modérée en présence de semenciers, protection contre les gelées tardives, protection contre déshydratation), en limitant la compétition interspécifique dans les taches de régénération, en prélevant préférentiellement l'espèce dominante

(notamment l'épicéa), en conservant des arbres de diamètre élevé (arbres sources). Ces interventions doivent s'appuyer sur les dommages causés par les perturbations naturelles (élargir des trouées préexistantes, laisser sur place des arbres vivants et du bois mort après chablis) et composer avec les types de stations forestières (végétation concurrente, risque de gelées tardives, sensibilité aux chablis, enneigement, productivité). Les grands herbivores constituent actuellement un facteur majeur de mortalité du sapin et parfois même de l'épicéa. Ce dernier facteur, sans doute favorable à la coexistence dans les zones où le sapin se régénère de façon pléthorique, peut, dans d'autre cas, remettre en cause sa persistance (Wasser et Frehner 1996).

Selon nous, une meilleure connaissance des différentiels de survie et des différentiels de croissance sur différents microsites, à différents niveaux d'éclairement, à différents stades de développement et dans différents types de station permettrait de mieux appréhender les conditions de coexistence des deux espèces. Il est en tout cas nécessaire de prendre en compte le facteur "grands herbivores" et l'impact des événements climatiques extrêmes (sécheresse, gelées tardives) sur la persistance des deux espèces.

I.7- CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

En conclusion, le pattern de l'HPI. ne peut être considéré comme un cadre conceptuel à privilégier dans les études sur la relation entre perturbations et diversité. Immigration, changements de productivité, fréquence dépendance négative des taux de colonisation et indétermination des interactions compétitives peuvent conduire à des patterns différents même lorsque le mécanisme de coexistence résulte d'un compromis entre compétition et colonisation. En outre, de nombreux arguments remettent en cause l'importance même de ce compromis dans la structure des communautés. Il nous semble que la relation unimodale de Connell devrait être intégrée au sein d'hypothèses plus mécanistes, mettant l'accent sur les processus, tel le rôle de la limitation par le recrutement (§ I.2.5) et de la productivité, l'influence de l'immigration ou de la fréquence dépendance négative (fig. I.30). Il s'agit d'éviter l'écueil d'interprétations disparates, de mieux cadrer les limites d'application de ces hypothèses, et de mieux les confronter au terrain.

Plusieurs pistes nous paraissent particulièrement intéressantes à explorer dans le domaine de l'écologie des perturbations:

a. Les communautés possèdent des dynamiques propres et sont potentiellement reliées entre elles par des flux d'immigrants qui forment un réseau complexe appelé métacommunauté. Ce concept relativement récent (Wilson 1992) ouvre des perspectives intéressantes dans l'étude de la dynamique de la diversité à l'échelle régionale. Quelle est l'influence d'une hétérogénéité des régimes de perturbations dans la dynamique des métacommunautés ?. Quelle est l'influence respective d'une augmentation locale ou régionale des régimes de perturbations sur la diversité alpha, beta, gamma? Le travail de Caswell et Cohen (1991) apparaît précurseur dans ce domaine[55]. Une prise en compte plus explicite de la dynamique locale permettrait d'apporter des éléments supplémentaires de discussion.
b. Les espèces présentent maints traits de vie aboutissant à des stratégies qui dépendent du contexte biotique et abiotique. Les conséquences de ces traits de vie varient également selon le stade de développement des individus (Nakashizuka 2001). La prise en compte de ces traits de vie, de leur expression à différents stades de développement ainsi que leur rôle dans les réponses dynamiques des espèces aux perturbations permettrait de mieux comprendre les conséquences des perturbations sur la diversité pour différents types d'assemblages (voir par exemple Loehle 2000).
c. Il est nécessaire de mieux prendre en compte le principe d'interaction entre agent de perturbation et structure des communautés (la cause et l'effet : ex. relation entre structure du peuplement et probabilité de dégâts pour une même vitesse de vent). Cela passe par une meilleure intégration de la dynamique de l'agent de perturbation (courbe fréquence intensité (distribution de Weibull), distribution des événements extrêmes (distribution de Gumpel) etc…).
d. Il apparaît important d'explorer les mécanismes qui favorisent les dynamiques contingentes, i.e. qui nécessitent de retracer l'ensemble des événements pour comprendre l'état final. La contingence limite fortement les possibilités de prédictions.
e. Il apparaît également nécessaire de mieux prendre en compte la diversité des réponses individuelles et les fluctuations temporelles des processus dans les

[55] Le modèle de Caswell et Cohen est un modèle matriciel non-linéaire où les espèces ne présentent que deux stades de développement (graines et adultes).

modèles et la théorie actuelle. Clark et al. (2003) et Clark et al.(2004) ont en effet montré dans des communautés forestières une grande variabilité temporelle et individuelle de la fécondité et de la dispersion et une grande variabilité individuelle d'utilisation des ressources. Cette variabilité a des conséquences importantes sur la dynamique des espèces et donc sur la diversité.

Pour les points b à d, les modèles matriciels ainsi que les modèles en patchs qui intègrent les dynamiques locales semblent offrir une voie intéressante d'exploration (Clark 1991;1992; Kohyama 1993; Mackey et Currie 2000; Nakashizuka 2001). En revanche, le point e nécessite de développer des modèles centrés individus. L'ensemble de ces voies d'approfondissement permettra sans doute de d'élaborer des hypothèses synthétiques, soucieuses d'intégrer l'ensemble du processus de perturbations. Ces hypothèses seront autant de sources de réflexion et d'inspiration pour une gestion ouverte à la préservation de la diversité dans les écosystèmes forestiers.

PARTIE II

Perturbations, propriétés de stabilité et descripteurs des dynamiques des systèmes écologiques : de l'équilibre à la permanence

Application à l'étude des forêts de protection dans les Alpes du Nord

"Climacting ecosystems à la Clements or economic optima sensu Pareto appear in many instance now as too good to be true. The tremendous progress of equilibrium theories and optimisation techniques forced the subject to level off, like a plane reaching thinner layers of the atmosphere."

Aubin, J.-P., et K. Sigmund (1988)

"…the balance of nature idea and the classical equilibrium paradigm have had profound influences on applied ecology, especially on nature conservation, as they have led to the supposition that nature knows best."

Wu, J. (1995)

"Keeping an intrinsically dynamic system […] in a specific minimum condition resembles the squaring of the circle. However, this is exactly the challenge of managing a protection forest."

Brang, P. (1997)

II.1- INTRODUCTION

Dans le chapitre précédent, nous avons discuté l'hypothèse des perturbations intermédiaires pour différents modèles de compétition ("founder effect", hiérarchie compétitive stricte et non stricte, indétermination des interactions compétitives), différents mécanismes de coexistence (compromis entre compétition et colonisation, niche de succession), différents types de communautés (interactives, non interactives) et différents facteurs influençant le processus de colonisation (fréquence dépendance négative des taux de colonisation, immigration, limitation par le recrutement). Nous avons utilisé des modèles simples de dynamique en patchs où les perturbations sont chroniques et où les calculs de diversité s'effectuent à l'équilibre, c'est à dire que nous avons supposé un régime de perturbation déterministe stable et avons privilégié l'étude du comportement asymptotique des dynamiques. En discussion, nous avons souligné l'importance d'une meilleure prise en compte de la complexité du processus de perturbation et des réponses des différentes espèces en lien avec leurs traits de vie. Cette complexification nécessite l'emploi d'outils d'analyses adaptés aux différentes questions que soulève l'écologie des perturbations: diversité, stabilité, changements d'état.

Les perturbations peuvent provoquer des bouleversements, des changements radicaux de comportement des systèmes écologiques (Paine et al. 1998) ainsi que des fluctuations importantes de leurs variables caractéristiques (DeAngelis et Waterhouse 1987; Turner et al. 1995). Elles peuvent en revanche réduire sensiblement la complexité de certaines dynamiques (chaotiques et cycliques par exemple) (DeAngelis et Waterhouse 1987; Roelke et al. 2003). Cette dualité de l'action des perturbations peut être appréhendée au travers de différents concepts liés directement ou indirectement à la notion de stabilité. Pour des raisons historiques, épistémologiques et surtout méthodologiques, l'équilibre représente une notion fondamentale en écologie. Comme de nombreux auteurs, nous mettons l'accent sur le manque de souplesse de cette notion et préconisons l'utilisation de la constance et de la persistance, descripteurs de dynamiques qui s'appliquent à une large gamme de systèmes écologiques. La constance indique de faibles fluctuations des variables du système et la persistance le maintien de son intégrité. Nous définissons également deux composantes essentielles de la stabilité, résilience et résistance, décrivons leurs caractéristiques, leurs relations et leurs conséquences sur la persistance et la constance.

Nous présentons également la permanence, notion développée dans le cadre de la théorie des systèmes dynamiques. La permanence complète les caractéristiques de la persistance en y intégrant une notion de risque. Nous en proposons une adaptation à des modèles de simulations accompagnée d'une méthode de quantification appropriée. Cette quantification permet d'envisager une utilisation plus large de la permanence et son extension à des problématiques appliquées. Elle peut également s'inscrire au sein de démarches d'évaluation de scénarios écologiques ou scénarios de gestion comme par exemple les analyses multicritères ou la gestion adaptative. Un exemple est fourni à partir du cas des fonctions de protection des pessières d'altitude dans les Alpes du Nord.

II.2- L'EQUILIBRE SUR LA SELLETTE

II.2.1- Définition générale

On peut définir un équilibre comme un état dans lequel, en l'absence de modifications de l'environnement[56], les propriétés du système[57] restent identiques au cours du temps. On parle alors d'équilibre dynamique lorsque les composantes du système changent sans altérer l'état global. La théorie des systèmes dynamiques a amplement contribué à formaliser la notion d'équilibre en écologie. Supposons un espace des phases[58] E et une variable x qui définit à chaque instant l'état du système. Une trajectoire du système peut être décrite par une équation différentielle autonome telle que[59] :

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \qquad \text{(II.1)}$$

où f est une fonction de E dans E. Cette équation peut éventuellement se mettre sous la forme :

[56] L'environnement regroupe l'ensemble des facteurs externes au système.
[57] Il s'agit d'un système écologique: population, communauté ou écosystème.
[58] Espace défini par l'ensemble des valeurs possibles des variables. En dynamique des communautés, il est souvent représenté par des diagrammes où la taille d'une population est tracée en fonction d'une autre. En écologie des communautés on a souvent $E = \mathbb{R}^n$ où n est le nombre d'espèces. Un équilibre est un point dans l'espace des phases.
[59] Exemple avec une équation logistique appliquée à une population: $f(x) = r.x.(K-x)/K$, x nombre d'individus de la population, r taux d'accroissement intrinsèque de la population, K capacité de charge du milieu.

$$\frac{dx}{dt} = f[x, a(t)] \qquad \text{(II.2)}$$

où a caractérise une condition environnementale[60]. En supposant $a(t) = a$ [61] (système dynamique autonome), un équilibre est une solution de l'équation:

$$\frac{dx}{dt} = 0 \Rightarrow f(x, a) = 0 \qquad \text{(II.3)}$$

L'existence de points d'équilibre dépend des caractéristiques du système dynamique et des caractéristiques du facteur environnemental. Certains systèmes dynamiques ne présentent aucun point d'équilibre (DeAngelis et Waterhouse 1987)[62]. Par extension et exprimé de manière moins rigoureuse, un système écologique est considéré à l'équilibre lorsque ses composantes restent relativement constante au cours du temps.

II.2.2- «Balance of nature» *versus* «flux in nature»

L'existence d'états d'équilibre (ou d'états considérés comme tel) a inspiré de nombreux travaux de recherche (Connell et Sousa 1983; DeAngelis et Waterhouse 1987; Hastings et al. 1993; Wu et Loucks 1995). D'aucuns ont d'ailleurs réuni sous le nom de "théorie de l'équilibre" l'ensemble des études s'attachant aux propriétés des systèmes à l'équilibre (DeAngelis et Waterhouse 1987; Begon et al. 1996). L'idée que les écosystèmes non perturbés reflètent ordre et harmonie, et retournent à un état d'équilibre après perturbation se fonde sur le célèbre paradigme de "balance of nature" (Wu and Loucks 1995; Belovsky 2002) ou "nature-in-balance" (Mitchell et al. 2000; Urbanska 2000) dans lequel l'hétérogénéité spatiale et temporelle ainsi que la contingence[63] historique ne jouent qu'un

[60] Un exemple toujours avec une équation logistique modifiée appliquée à une population *: f(x,a(t))=r.x.(K-x)/K-a(t).x*. Le paramètre *a* représente ici un surplus de mortalité lié à des facteurs exogènes.

[61] Lorsque α dépend du temps on parle de système dynamique non-autonome.

[62] On peut par exemple citer le cas d'une population modélisée par l'équation différentielle $dN/dt = a.N$ (croissance malthusienne), N étant le nombre d'individus, $a>0$. Si on suppose que l'état initial est non nul, ce système ne présente aucun point d'équilibre et la population croît indéfiniment.

[63] D'une façon générale, on appelle contingent un fait qui pourrait ne pas être, un effet particulier qui n'est pas la conséquence d'une loi générale. En évolution par exemple, une éloge de la contingence est fournie par le livre La

rôle restreint. Depuis trois décennies, ce paradigme laisse progressivement la place au paradigme de "flux in nature" (Wu et Loucks 1995; Mitchell et al. 2000; Urbanska 2000) qui met l'accent sur un changement continu des systèmes et nourrit des théories de non-équilibre (voir Chesson 1994; Chesson 2000). Dans ce glissement conceptuel, les modèles mathématiques simples (ex. systèmes d'équations différentielles) et les modèles de simulations (ex modèles individus centrés) ont joué un rôle essentiel. En effet, plusieurs mécanismes peuvent être a l'origine de dynamiques complexes (DeAngelis et Waterhouse 1987; Wu et Loucks 1995):

a. Le système subit des perturbations fréquentes et sévères (origine exogène).
b. Des processus non-linéaires existent au sein du système (origine endogène).
c. Il s'agit de dynamiques transitoires liées à une échelle d'observation spatio-temporelle réduite.

En écologie, de nombreux modèles reproduisent des dynamiques cycliques ou chaotiques: modèles proie-prédateurs (Vandermeer 1993; Abrams et Holt 2002), modèles d'interactions hôte-parasites (Kaitala et al. 1999), modèles d'épidémiologie (Earn et al. 1998), modèles de dynamique de populations d'insectes (Costantino et al. 1996), modèles de dynamique de populations de plantes (Stone et Ezrati 1996; Bauer et al. 2002) ou encore modèles de dynamique du plancton (Huisman et Weissing 2001). La contingence historique, la sensibilité aux conditions initiales et l'existence d'équilibres multiples caractérisent également le comportement de certaines communautés de plantes (Stone et Ezrati 1996; Frelich et Reich 1999; Mitchell et al. 2000; Savage et al. 2000; Young et al. 2001). La détermination du rôle respectif de la stochasticité ou des processus non-linéaires dans les dynamiques des populations constitue actuellement un domaine de recherche à part entière (Stone et Ezrati 1996).

II.2.3- Domaine forestier

Dans le domaine forestier, l'idée de l'existence d'états d'équilibre s'exprime au travers de quelques théories et hypothèses.

Vie est Belle de Stephen Jay Gould : *"Et donc, si vous désirez poser la question immémoriale : pourquoi les hommes existent-ils ? une bonne part de la réponse concernant certains aspects du problème dont la science peut traiter peut se formuler comme suit: parce que Pikaia a survécu à la décimation. Cette réponse n'invoque pas une seule loi de la nature ; elle ne repose sur aucun raisonnement au sujet de la prédictabilité de certaines voies évolutives ; ni sur aucun calcul de probabilité basé sur l'écologie ou les règles générales de l'anatomie. La survie de Pikaia a été contingente; elle a relevé du « rien que l'histoire »*."

II.2.3.1- Quelques exemples où l'équilibre domine

Le premier exemple concerne la théorie des successions (Stone et Ezrati 1996). Selon cette théorie, il existe, après l'occurrence d'une perturbation[64], un changement progressif des abondances relatives des espèces avec, à long-terme, la prééminence d'une ou de quelques espèces dites climaciques (Huston et Smith 1987; Pickett et al. 1987; McCook 1994; Rees et al. 2001). L'état final ou climax représente l'état de maturité de la végétation en équilibre avec son environnement[65] (fig. II.1). Il s'agit d'un état stable qui se perpétue au cours du temps, bref d'un équilibre (Kimmins 1997). La théorie des successions reste une référence incontournable dans les études de dynamique de végétation. Il existe cependant de nombreux débats sur la validité du concept de climax et sur les mécanismes à l'origine des successions (White 1979; McCook 1994; Kimmins 1997; McIntosh 1999; Hovestadt et al. 2000)[66].

Le deuxième exemple concerne l'évolution des biomasses forestières après perturbation. Bormann et Likens (1979) ont proposé un schéma d'évolution de la biomasse forestière pour les forêts feuillues du Nord des Etats-Unis. Cette évolution présente plusieurs phases: phase de développement, phase de transition et phase d'équilibre (fig. II.1). La phase de transition est liée au passage de peuplements monostrates vers des peuplements multistrates où de nombreuses classes d'âge sont représentées. La dernière phase résulte d'un équilibre entre les événements de mortalités et les événements de recrutements qui sont étalés dans le temps et uniformément répartis dans l'espace. Oliver (1981) a également proposé un schéma similaire d'évolution des forêts d'Amérique du Nord avec, en point d'orgue, un peuplement multistrate appelée "old growth stand", supposé implicitement dans un état d'équilibre en l'absence de fortes perturbations. Ce schéma d'évolution est largement repris dans les ouvrages ultérieurs de dynamique forestière (Oliver et Larson 1996; Frelich 2002).

Le troisième exemple se réfère à l'hypothèse de quasi-équilibre (Shugart 1984 cité dans Frelich 2002). D'après cette hypothèse, un équilibre des structures (ex. histogramme des classes d'âge) doit être obtenu si les surfaces perturbées sont petites en comparaison de la

[64] On s'intéresse ici à une succession secondaire dans le cadre d'une dynamique forestière. Dans le cas d'une succession primaire, le site envisagé est, au départ, totalement dépourvu de végétation (cas par exemple d'îles volcaniques).

[65] Cette assertion reste vraie que ce soit la théorie du monoclimax (climax climatique) ou la théorie du polyclimax (climax climatique, édaphique, biotique etc…) (voir Kimmins 1997).

[66] La discussion sur les mécanismes à l'origine des successions remonte au début du siècle dernier (Clements 1936 ; Gleason 1939) et constitue un des fondements de l'écologie végétale.

surface totale et si le temps de retour des perturbations reste constant au cours du temps. Cette hypothèse s'appuie sur les concepts de "shifting mosaïc" ou "mosaïc cycle" et "patch dynamics" ou "gap dynamics", i.e. la végétation peut se décomposer en éléments de surface présentant des changements de structures similaires dans le temps. Les différentes structures sont reliées entre elles par une dynamique cyclique. Lorsque l'espace considéré est suffisamment grand, l'ensemble des structures observées à un instant donné (synchronie) correspond aux structures se succédant au niveau local (diachronie), constituant un état d'équilibre dynamique (Watt 1947; Bormann et Likens 1979; Wissel 1991). De nombreux modèles sont basés sur l'existence de tels patchs: les modèles de trouées (Franc et al. 2000; Bugman 2001; Porté et Bartelink 2002) qui s'attachent à décrire l'évolution de la végétation sur des surfaces élémentaires de faible dimension, les automates cellulaires (Wissel 1991; Franc et al. 2000) et les modèles en patchs (voir chapitre I). Cette hypothèse fait le lien avec les deux exemples précédents en explicitant clairement, au travers de la dynamique en patch, le rôle de la dimension spatiale dans l'acquisition d'un l'équilibre des structures ou de la composition en espèces. A noter que l'acquisition de ces équilibre peut relever d'échelles temporelles et spatiales différentes (Shugart 1984; Smith et Urban 1987; Frelich 2002). Ainsi, l'équilibre de la biomasse totale est, en général, atteint plus rapidement que l'équilibre de la composition en espèces (Shugart 1984).

II.2.3.2- Les nuances

Les schémas de successions secondaires dépendent en premier lieu des caractéristiques des perturbations (Turner et al. 1998; Frelich et Reich 1999; Young et al. 2001; Frelich 2002). Les effets du feu se révèlent par exemple fort différents de ceux du vent car la banque de semis et de graines peut être totalement détruite. Les tempêtes laissent en général de nombreuses tiges vivantes, favorisant les espèces se régénérant sous couvert (régénération avancée) et celles capables de rejeter (Everham III et Brokaw 1996; Turner et al. 1998). Selon les traits de vie des espèces et de la nature des interactions entre individus, les évolutions dynamiques peuvent être très différentes du schéma typique de succession (Huston et Smith 1987; Frelich et Reich 1999; Frelich 2002), les dynamiques d'alternance par exemple (Frelich 2002). Il existe des chemins multiples pour les successions (Pickett et al. 1987; Young et al. 2001). En outre, les conditions initiales et l'historique des perturbations peuvent jouer un rôle prépondérant (Turner et al. 1998; Savage et al 2000; Maily et al. 2000; Young et al. 2001;

Frelich 2002). Un exemple est donné par le rapport surface/périphérie des zones perturbées, rapport qui détermine l'importance des effets lisières. Pour un faible rapport, les espèces situées en périphérie dominent dans la banque de graines et déterminent la composition en espèces en début de succession (Young et al. 2001). Lorsque la contingence domine on dit que les communautés sont guidées par les perturbations (Frelich 2002). Un changement prévisible de dominance des espèces semble en tout cas représenter un cas bien particulier.

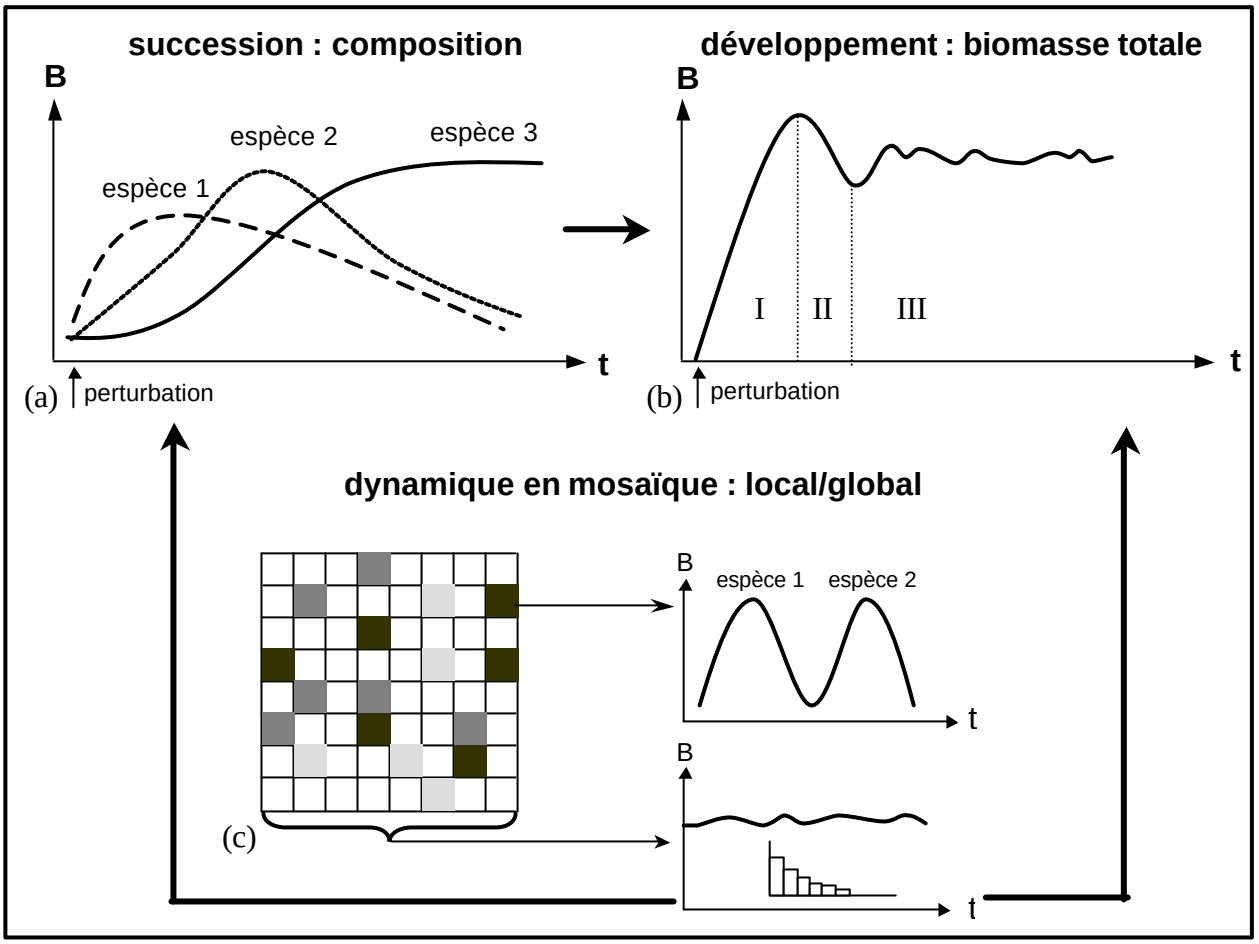


Figure II.1: *Exemple schématique (a) d'une dynamique de succession où l'on s'intéresse à l'évolution des biomasses des espèces (b) d'une dynamique d'évolution d'un peuplement où l'on s'intéresse à l'évolution de la biomasse totale : I phase de développement (aggrading phase), II phase de transition (transition phase) et III phase d'équilibre (steady-state phase). L'histogramme schématise un équilibre de la distribution en diamètre (c) du principe de mosaïque complexe avec une dynamique cyclique au sein de chaque patch et un état d'équilibre dynamique à l'échelle du système. L'histogramme schématise un équilibre de la distribution en diamètre. Les flèches en gras indiquent qu'il existe des liens entre ces trois éléments de dynamique. L'équilibre d'une composition en espèces et l'équilibre de la biomasse totale ne se réalisent pas forcément aux mêmes échelles spatiales et temporelles.*

Les équilibres de la figure II.1 supposent des habitats peu perturbés. Or les régimes de perturbations varient fortement en fonction du climat et de la topographie (Everham III et Brokaw 1996; Frelich 2002). Dans les régimes de perturbations sévères ces équilibres ne sont jamais atteints (Attiwill 1994; Turner et al. 1995; Frelich 2002). Les périodes de stases, lorsqu'elles existent, sont toujours limitées par l'occurrence d'événements extrêmes (Frelich 2002). Sprugel (1991), quant à lui, critique l'idée même de l'existence d'équilibre en soulignant que la variabilité environnementale d'origine naturelle (perturbations) ou anthropique (augmentation du CO_2 atmosphérique) est plus rapide que l'échelle de réponse de la végétation. En somme, les équilibres seraient transitoires et liés à une échelle d'observation temporelle réduite.

Enfin, depuis une dizaine d'années sont menées des études qui laissent apparaître une incidence non-négligeable du hasard dans la dynamique des communautés forestières (Hubbell et al. 1999; Brokaw et Busing 2000; Hubbell 2001; Busing et Brokaw 2002; Harcombe et al. 2003). Ce hasard, dû essentiellement au processus de régénération, favorise les dynamiques de dérive[67]. L'objectif est dorénavant de déterminer l'importance relative du hasard vis à vis des processus déterministes pour différentes communautés, dans différentes situations écologiques et à différentes échelles[68].

II.2.4- Conclusions

L'ensemble de ces études révèle donc une grande variété de dynamiques des systèmes écologiques parmi lesquelles l'état d'équilibre semble être un cas bien particulier[69]. Cela ne signifie pas que les équilibres dynamiques n'existent pas (voir par exemple Kohyama 1993; Turner et al. 1993; Clark et MacLachlan 2003) mais seulement qu'ils ne doivent pas constituer une fenêtre de lecture privilégiée pour l'étude des systèmes écologiques. Les régimes d'équilibre peuvent être transitoires et fort différents du régime dynamique

[67] Dans le modèle de Hubbell sans immigration et sans spéciation, il existe bien un équilibre qui correspond à la survie d'une seule espèce. Le mécanisme de dérive correspond à un régime dynamique transitoire.

[68] *"La question des questions se ramène à savoir où placer les limites entre la prédictabilité découlant des lois invariables et les multiples éventualités de la contingence historique."* (Gould 1993).

"*The challenge is to discover the relative importance of niche versus chance along various gradients in ecological communities. The results are important for conservation practice and ecological theory.*" (Brokaw and Busing 2000).

[69] Ce constat s'applique également pour les systèmes d'équations différentielles.

asymptotique (Hastings 2003). L'obtention d'un état d'équilibre dépend de l'échelle d'observation et de la variable à laquelle on s'intéresse. Enfin, l'équilibre peut concerner des variables globales peu intéressantes pour une problématique donnée, les composantes informatives présentant, elles, des dynamiques plus complexes (ex. variable globale d'un peuplement forestier: surface terrière et composante informative: nombre de tiges de diamètre supérieur à 60 cm).

L'état d'équilibre est commode car il permet de définir sans ambiguïté un état de référence. La théorie de l'équilibre s'est également développée pour des raisons purement méthodologiques, par la simplicité de son application dans les systèmes d'équations différentielles. En l'absence supposé d'équilibre, il devient nécessaire d'employer des outils spécifiques permettant de décrire les différentes dynamiques rencontrées ainsi que leurs propriétés. Dans la suite du chapitre nous introduisons plusieurs notions écologiques permettant d'élargir la notion d'équilibre ou de s'en affranchir: la résilience au sens de l'écologie, la constance, la persistance et enfin la permanence. Pour introduire certaines de ces notions nous utiliserons le formalisme des systèmes dynamiques, choix basé sur le fait que l'écologie s'est fondée en partie sur l'utilisation des équations différentielles (Franc et al. 2000).

II.3- PROPRIETES DE STABILITE

II.3.1- Définir la stabilité

Il existe un nombre important de définitions écologiques se rapportant à la stabilité (Pimm 1984; Grimm et Wissel 1997; Kimmins 1997)[70]. Il ne s'agit pas ici d'en dresser l'inventaire mais plutôt d'en cerner les principales composantes. Dans la théorie des systèmes dynamiques, la stabilité est liée à la notion d'équilibre. On utilise le plus souvent la définition

[70] La stabilité partage d'ailleurs cet aspect avec le terme perturbation (termes vagues et ambiguës). Ces deux termes présentent de nombreuses acceptions en écologie mais également dans d'autres domaines. Par exemple si on cherche le mot stabilité dans le Robert on trouve 5 définitions : 1) Caractère de ce qui tend à demeurer dans le même état. 2) Etat d'une construction capable de demeurer dans un équilibre permanent sans ruptures ni tassements, et de résister à des contraintes normales. 3) Propriété d'un corps de revenir à sa position d'équilibre et de reprendre son mouvement après une modification passagère. 4) Fait (pour un composé ou une espèce) de se trouver dans son domaine d'équilibre et de ne donner lieu à aucune réaction ou transformation spontanée 5) Tendance à rester dans un état défini,, le fait de posséder les forces nécessaires pour y rester.

de Lyapunov (Gurnet et Nisbet 1998) (voir encart II.1). Ainsi défini, un équilibre peut être localement stable, globalement stable, instable ou neutralement stable (fig. II.2). Pour déterminer si un point d'équilibre est localement stable on utilise habituellement la méthode des perturbations (Gurney et Nisbet 1998; Amarasekare 2000). Cette méthode mathématique consiste à écarter le système de son point d'équilibre et à déterminer, en étudiant le signe des valeurs propres de la matrice Jacobienne[71], si le système y retourne (les parties réelles des valeurs propres doivent être négatives). Dans le cas des systèmes non-linéaires, la linéarisation (développement limité du premier ordre) du système autour de l'équilibre est nécessaire. Dans certains cas, cette méthode permet de caractériser la dynamique d'un système lorsque le point d'équilibre est instable (ex. cycles limites : partie réelle d'une valeur propre nulle et aucune positive strictement).

Encart II.1- La stabilité au sens de Lyapunov

L'état d'équilibre $x^* = 0$ est dit stable au sens de Lyapunov si:

$$\forall e > 0, \exists d > 0 : |x(0)| < d \Rightarrow \forall t > 0, |x(t)| < e$$

Il existe un théorème pratique pour démontrer la stabilité de Lyapunov: l'état d'équilibre $x^* = 0$ est stable s'il existe une fonction continûment dérivable $U(x)$ telle que :

(1) $U(0) = 0$

(2) $U(x) > 0 \quad \forall x \neq 0, x \in \Omega$

(3) $\dot{U}(x) \leq 0 \quad \forall x \neq 0, x \in \Omega$

où $\dot{U}$ est la dérivée de U par rapport au temps et Ω une région autour de 0. Si de plus (3) est remplacée par $\dot{U}(x) < 0$ alors l'état d'équilibre est asymptotiquement stable. Pour que l'équilibre soit globalement asymptotiquement stable il faut également que $\dot{U} \to \infty$ si $\|x\| \to \infty$. La fonction $U(x)$ est appelée fonction de Lyapunov. Une fonction de Lyapunov candidate est une fonction définie positive dont on teste la décroissance autour du point d'équilibre. La fonction de Lyapunov peut être ainsi assimilée à une fonction d'énergie dont le potentiel diminue au voisinage du point d'équilibre. Par exemple, pour la fonction logistique $dN/dt = rN(1-N/K)$, une fonction de Lyapunov candidate s'écrit $V(N) = (1-N/K)^2$ (May 1973).

Il est important de souligner qu'un point d'équilibre stable constitue un cas particulier d'attracteur, c'est à dire un ensemble de points dans l'espace des phases qui représente un ensemble stable des dynamiques du système (Hastings et al. 1993). Les cycles limites et les attracteurs chaotiques (dits attracteurs étranges) représentent des attracteurs plus complexes. Les propriétés d'un attracteur sont :

a. Une fois entré dans l'attracteur le système n'en sort plus.

[71] La matrice Jacobienne (appelée également matrice des communautés) est la matrice des coefficients du développement limité (premier ordre) des variables du système au voisinage de l'équilibre.

b. Chaque trajectoire commençant au voisinage de l'attracteur approche cet attracteur.

Un système peut présenter plusieurs attracteurs. La notion d'attracteur est particulièrement intéressante puisqu'elle permet de définir des dynamiques de référence plus complexes que le point d'équilibre.

De façon plus générale, la notion de stabilité est associée à celle de perturbation. Est considéré comme stable un système capable de résister à une perturbation et de retourner à un état de référence (ex. attracteur) après perturbation. Résistance et résilience sont ainsi considérées comme les deux traits fondamentaux de la stabilité (Larsen, 1995; Loreau et Behera 1999; Mitchell, 2000; Carpenter et al. 2001). Dans la suite de l'exposé, nous allons présenter les concepts de résilience et résistance ainsi que leurs relations. Pour chacun d'eux, nous donnons des exemples concrets de mesures.

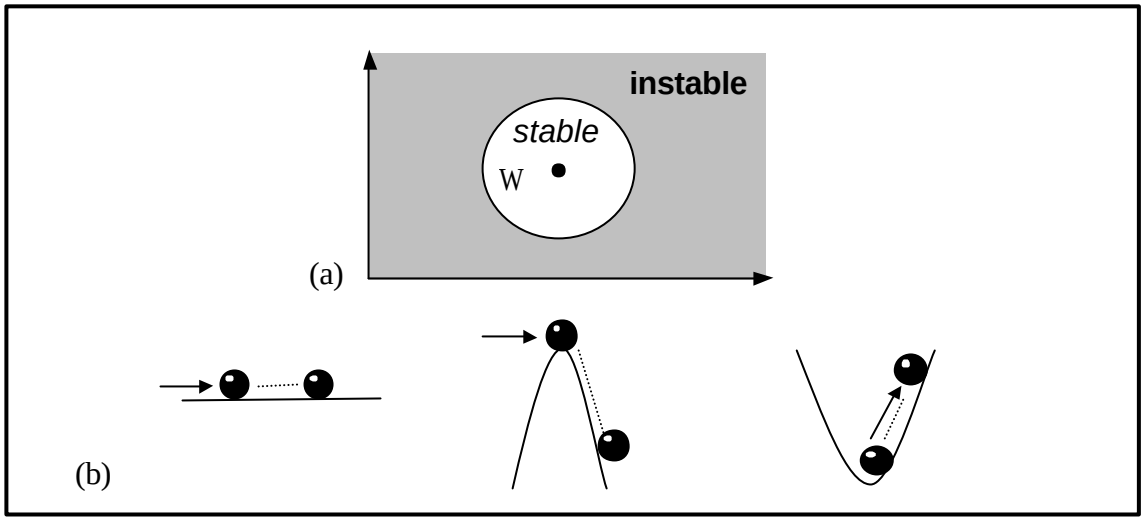


Figure II.2 : *représentation schématique du concept de stabilité basé sur la théorie des systèmes dynamiques : (a) le domaine W représente la zone de stabilité de l'équilibre (équilibre localement stable) ou un bassin d'attraction (b) les différents types d'équilibres (de gauche à droite) : équilibre neutralement stable, équilibre instable et équilibre globalement stable.*

II.3.2- La résilience au sens de l'écologie ("ecological resilience") et la résilience au sens de l'ingénierie ("engineering resilience")

II.3.2.1- Définitions

Le terme de résilience au sens de l'écologie fut proposé par Holling (1973) mais on en trouve une définition plus aboutie dans un article ultérieur de Peterson et al. (1998)[72]. La résilience définit la capacité des systèmes écologiques à maintenir de façon dynamique leurs structures et leurs propriétés, i.e. leur organisation, face à des bouleversements du milieu. Elle s'appuie sur l'existence de domaines de stabilités[73] (Ludwig et al. 1997 ; Carpenter et al. 2001) mettant l'accent sur les limites du domaine d'existence des systèmes écologiques. Les dynamiques au sein du domaine de stabilité peuvent être complexes (ex. cycles, dynamiques chaotiques). La résilience écologique décrit ainsi trois propriétés fondamentales (Carpenter et al. 2001):

a. La quantité de changement que le système peut endurer.
b. La capacité du système à s'auto-organiser.
c. La capacité du système à apprendre et à s'adapter.

Les deux dernières propriétés définissent ce qu'on appelle la capacité adaptative des systèmes (Gunderson 2000; Carpenter et al. 2001). Cette capacité permet d'envisager la résilience comme une propriété dynamique susceptible d'évoluer au cours du temps (Gunderson 2000; Carpenter et al. 2001; Scheffer et al 2001).

La résilience au sens de l'écologie se distingue ainsi de la résilience au sens de l'ingénierie (Peterson et al. 1998 ; Gunderson 2000) définie par la vitesse de retour à un état de référence après perturbation (fig. II.3). Les deux types de résilience sont complémentaires et leur emploi respectif dépend en premier lieu de l'échelle d'étude des systèmes (Peterson et al. 1998). La résilience écologique semble particulièrement adaptée à l'étude des macro-systèmes (systèmes socio-écologiques par exemple) et aux approches écosystémiques. L'objectif est de déterminer les différents états alternatifs possibles (ex. lac eutrophe, lac oligotrophe), les états souhaitables (ex. lac oligotrophe) et les moyens de les préserver ou de

---

[72] "*Ecological resilience is a measure of the amount of change or disruption that is required to transform a system from being maintained by one set of mutually reinforcing processes and structures to a different set of processes and structures*".

[73] La notion de domaine de stabilité est relativement floue. Une notion plus rigoureuse en théorie des systèmes dynamiques est celle de bassin d'attraction.

les reconstituer (ex. limiter les apports en phosphate). Cela peut éventuellement passer par la diminution de la résilience de l'état observé (Mitchell et al. 2000; Carpenter et al. 2001). La résilience au sens de l'ingénierie est utilisée dans des systèmes plus "simples", le plus souvent en écologie des populations et des communautés où l'on s'intéresse principalement à la dynamique des effectifs des espèces.

Grimm et Wissel (1997) proposent une définition plus souple de résilience[74] (mais en contrepartie plus floue). Ils n'indiquent pas l'existence d'états alternatifs ni ne mentionnent de vitesse de retour. L'état de référence ne correspond pas forcément à un état d'équilibre mais plutôt à un état (ou une dynamique) considéré comme "normal" ou souhaitable. Cela dépend évidemment de la situation écologique mais également de la problématique de recherche ou du contexte de gestion.

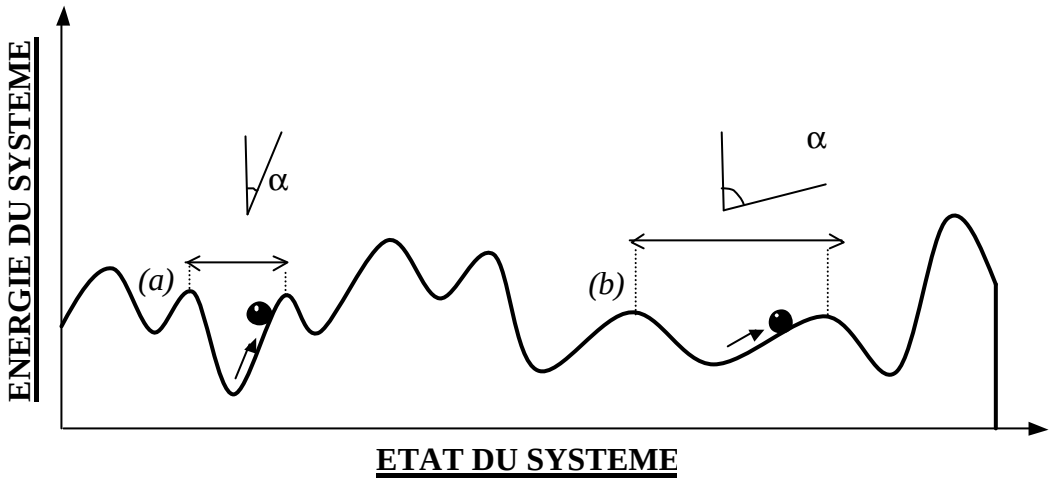


Figure II.3 : *représentation schématique de la résilience au sens de l'écologie et la résilience au sens de l'ingénierie. Dans le premier cas l'accent est mis sur l'existence de zones stables alternatives (dites zones d'auto-organisation). Dans le deuxième cas, on se focalise sur un attracteur particulier et sur la pente autour de cet équilibre. La situation (a) représente un cas de forte résilience au sens de l'ingénierie mais de faible résilience au sens de l'écologie. La situation (b) est inverse. Les flèches représentent des perturbations. Chaque creux du potentiel énergétique indique des zones dites de stabilité. Plus les creux sont profonds, plus ces zones sont stables. Ce schéma s'inspire de ceux de Gunderson (2000) et de Peterson et al. (1998).*

Le terme élasticité est également employé pour définir une vitesse de retour à un état de référence après perturbation (Connell et Sousa 1983; Grimm et Wissel 1997; Kimmins 1997; Brang 2001). Il se substitue avantageusement à la notion de résilience au sens

[74] "*returning to the reference state (or dynamic) after a temporary disturbance*". Cette définition est proche de celle d'homeorhesis (Turner et al. 1995).

de l'ingénierie permettant ainsi d'éviter la confusion. Le terme d'amplitude (Kimmins 1997) est proche de celui de résilience au sens de l'écologie.

II.3.2.2- Mesures

A l'origine il n'existe ni définition mathématique ni mesure explicite de la résilience (Holling 1973). Dans le cadre des systèmes dynamiques et de la résilience au sens de l'ingénierie, Pimm (cité dans Ludwig et al. 1997) a proposé le temps de retour à l'équilibre après une perturbation de faible magnitude. Pour les systèmes linéaires ou linéarisés, cela revient à déterminer le signe de la partie réelle de la plus grande valeur propre de la matrice Jacobienne (méthode des perturbations citée plus haut)[75]. Cette méthode ne permet cependant de caractériser le comportement du système qu'au voisinage de l'équilibre à moins que ce dernier ne soit globalement stable. En outre, s'agissant du comportement asymptotique de la trajectoire, on occulte la dynamique transitoire qui peut se révéler particulièrement surprenante (Neubert et Caswell 1997)[76]. Harrison (1979) préfère adopter la stabilité de Lyapunov pour définir la résilience. Cette définition se rapproche de la définition de résilience au sens de l'écologie car il s'agit de déterminer un domaine de stabilité sans faire référence à une vitesse de retour à l'état stable. Ludwig et al. (1997) s'appuient quant à eux sur les bifurcations de Hopf[77] pour étudier la résilience d'un système dynamique. Selon les auteurs, une perte de résilience correspond à une diminution de la vitesse d'évolution du système au niveau d'un équilibre instable[78].

En fait, la largeur du domaine de stabilité constituerait une mesure idéale de la résilience au sens de l'écologie (Carpenter et al. 2001 ; voir fig. II.3). Cependant, il est souvent nettement plus pratique de définir et de suivre des indicateurs de résilience, des variables qui caractérisent la structure ou le fonctionnement du système par exemple (ex. concentration en phosphate pour les lacs, couvert de la végétation pour les écosystèmes

[75] Ives (1995) a proposé une adaptation de cette mesure pour les systèmes stochastiques. Il s'agit du rapport entre la variance des effectifs des populations et la variance des taux d'accroissement des populations.
[76] Neubert et Caswell (1997) définissent ainsi trois mesures complémentaires à celle de résilience au sens de l'ingénierie lorsque le système subit une perturbation: réactivité (vitesse avec laquelle le système s'écarte de son état après perturbation), amplitude maximale (écart maximal avec l'état d'équilibre) et le temps au bout duquel cette amplitude est obtenue.
[77] Il s'agit d'un point particulier lié à une bifurcation d'un point fixe vers un cycle limite.
[78] Le système reste plus longtemps au voisinage de l'équilibre instable (à cheval entre deux domaine de stabilité) ce qui le rend plus sensible aux perturbations.

arides). Cette remarque vaut également pour la résilience au sens de l'ingénierie où on cherche souvent à prévoir la réponse du système aux perturbations (ex. potentiel de régénération en forêt).

II.3.2.3- Résilience dans le domaine forestier

Dans le domaine forestier, l'exemple le plus représentatif d'étude sur la résilience au sens de l'écologie concerne la dynamique des forêts du Québec dominées par les espèces *Abies Balsamea* (sapin baumier) et *Picea rubens* (épinette rouge) (Holling 1973; Ludwig et al. 1978; Ludwig et al. 1997). Ces forêts subissent régulièrement les invasions d'une tordeuse qui s'attaque préférentiellement au sapin baumier. Ce système possède plusieurs équilibres alternatifs dont l'un, très résilient, est caractérisé par des oscillations de la population de la tordeuse et du sapin baumier. Ces oscillations permettent le maintien à long terme de l'épinette rouge. Le concept de résilience au sens de l'ingénierie est beaucoup plus employé. Herbert et al. (1999) utilisent par exemple la vitesse de retour[79] à un niveau de LAI[80] post-ouragan pour caractériser la résilience de forêts hawaïennes.

II.3.3- La résistance

II.3.3.1- Définition

Il s'agit de la capacité du système à absorber ou contrecarrer les effets d'une perturbation (Grimm et Wissel 1997). Elle dépend des caractéristiques du système mais également de l'intensité et de la nature des perturbations.

[79] "Recovery" et "resilience" sont quasi-synonymes dans le domaine forestier bien que le premier terme fasse plutôt référence à un retour de biomasse ou un retour de couvert.
[80] "Leaf Area Index": surface de feuille par unité de surface.

II.3.3.2- Mesures

L'écart observé entre les états du système avant et après perturbation constitue une mesure directe, mais pas toujours disponible, de la résistance. Dans le cas des prairies, on utilise le pourcentage de biomasse ou de couvert détruit, souvent en distinguant les types végétaux et les espèces (Cole 1995; MacGillivray et al. 1995; Whitford et al. 1999; Hirst et al. 2003). En écologie des communautés, la résistance peut être associée à une différence de composition spécifique dans la communauté entre les états avant et après perturbation. En écologie forestière, on s'intéresse le plus souvent à la résistance des peuplements vis à vis des tempêtes, des ouragans ou des cyclones. Herbert et al. (1999) utilisent par exemple la perte en LAI pour caractériser la résistance à un ouragan dans des forêts hawaïennes. Ancelin et al. (soumis) utilisent comme mesure de résistance le pourcentage d'arbres ou de volume détruit pour une vitesse de vent donnée. Everham III et Brokaw (1996), quant à eux, proposent de distinguer destruction de biomasse et mortalité. Comme la résilience, il est souvent plus aisé de définir des indicateurs de résistance permettant d'estimer qualitativement ou quantitativement la résistance d'un système à d'éventuelles perturbations (ex. hauteur dominante des peuplements forestiers).

II.3.4- Relations entre résilience et résistance

II.3.4.1- Une hypothèse ?

Certains auteurs se sont penchés sur la relation liant résistance et résilience. S'intéressant à l'effet du piétinement sur la végétation, Cole (1995) a ainsi mis en évidence une relation inverse entre résistance et résilience. De même une corrélation négative existerait entre élasticité, tolérance à un déficit de disponibilité en nutriments et résistance au gel et à la sécheresse (MacGillivray et al. 1995). En étudiant les conséquences d'un ouragan sur une forêt de Hawaï, Herbert et al. (1999) ont montré que résistance et élasticité sont négativement corrélées et qu'une augmentation de la disponibilité en phosphate (le facteur limitant) diminue la résistance et augmente la résilience. Enfin, plus le recyclage des nutriments est important, plus la résilience des écosystèmes est faible et plus leur résistance est forte (Loreau 1994). Ces études soulignent que les facteurs où les caractéristiques fonctionnelles favorisant la

résistance diffèrent souvent de ceux ayant trait à la résilience[81]. Ces différents résultats tendraient donc à valider l'hypothèse d'une relation négative entre résistance et résilience[82]. Harrisson (1979) a cependant montré que la relation entre résistance et résilience dépend des caractéristiques de l'agent de perturbation et des caractéristiques des mécanismes de réaction des populations aux perturbations. L'élaboration d'hypothèses générales est d'autant plus difficile qu'il existe une ambiguïté sur les termes de perturbations, de résilience et de résistance et qu'il existe une grande variété de mesures et d'indicateurs pour ces différentes composantes.

II.3.4.2- Domaine forestier

Très peu d'études concernent la relation entre résilience[83] et résistance dans les écosystèmes forestiers (voir Herbert et al. 1999). La plupart se focalisent sur l'une ou l'autre de ces propriétés et la manière dont elles évoluent en fonction de certaines variables (voir Imbert et al. 1998 par exemple pour l'effet de la diversité sur la résistance de forêts tropicales). Récemment, Batista et Platt (2003) ont utilisé une typologie du comportement (ou syndromes) de certaines populations face à un ouragan. Ils définissent ainsi les espèces ayant un syndrome de type résilient (faible survie et croissance des arbres pendant et après perturbation mais fort recrutement), résistant (survie, croissance et recrutement indépendants de la perturbation), susceptible (faible survie, croissance pendant et après perturbation et faible recrutement) ou usurpateur (survie et croissance indépendantes de la perturbation et fort recrutement). Cette typologie permet d'évaluer la persistance des populations à court et moyen terme. Cependant, pour une même espèce, le syndrome est susceptible d'évoluer en fonction de la structure du peuplement et de l'intensité de la perturbation avec, selon les auteurs, une dominance du syndrome résilient pour les fortes intensités[84]. D'autres études doivent être menées afin de valider cette typologie et d'approfondir les liens entre intensité

[81] Cole a ainsi montré que la résistance au piétinement des plantes est lié à leur type végétatif: graminées, buissons. La résilience est quant à elle principalement liée à la forme biologique, les chamaephytes étant les plantes les moins résilientes.
[82] Dans le cas de cours d'eaux, Fisher et al. (1998) déduisent la même relation entre résistance aux inondations et résilience écologique des processus de nitrification, de renouvellement du substrat et de remaniement des matériaux.
[83] Rappelons qu'il s'agit le plus souvent d'élasticité ou de recouvrance.
[84] Les stratégies clonales prennent également de l'importance lorsque les perturbations sont sévères (Bond et Midgley 2001).

des perturbations, résistance et réponses dynamiques des espèces dans différents contextes biogéographiques.

II.4- PROPRIETES DES DYNAMIQUES[85] DES SYSTEMES ECOLOGIQUES

Résistance et résilience définissent le comportement d'un système face à une perturbation de forte magnitude; il s'agit de propriétés intrinsèques au système[86]. Fort de ces propriétés, les effets des perturbations (événement unique ou régime de perturbation) peuvent conduire à une extinction du système (extinction d'une population), à une extinction de certaines de ses composantes (espèces pour une communauté) ou à une profonde réorganisation de sa structure et de son fonctionnement (ex. dégradation irréversible d'écosystèmes). Ces effets relèvent de la persistance qui constitue un concept fort de la biologie et de l'écologie de la conservation. Lorsque le système persiste, ses composantes peuvent tout de même présenter des fluctuations plus ou moins importantes, comportement qui relève alors de la constance.

II.4.1- Constance

II.4.1.1- Définition

La constance est la propriété de ne pas changer au cours du temps (Grimm et Wissel 1997; Kimmins 1997). Elle s'oppose à la notion de variabilité. Constance et équilibre sont des concepts proches. On parle d'ailleurs souvent d'équilibre lorsqu'on observe de faibles fluctuations des variables d'état d'un système. Cependant, la constance ne présuppose pas l'existence d'un équilibre stable ou instable au sens de la théorie des systèmes dynamiques. Il s'agit d'un concept plus général qui permet de décrire et de comparer un continuum de situations (gradient). La constance permet de caractériser des trajectoires pour lesquelles il n'existe pas de formalisme mathématique permettant de tester simplement l'existence ou non d'état d'équilibre.

[85] Par dynamique du système nous entendons évolution des différentes composantes du système.
[86] Rappelons ici que résistance et résilience sont des propriétés dynamiques.

II.4.1.2- Mesures

Soit x une variable décrivant l'état du système (pour simplifier, nous prenons x unidimensionnelle). Cette variable évolue au cours du temps, définissant ainsi une série temporelle. Outre les mesures courantes que sont l'écart-type temporel, la dispersion et l'étendue, il est possible d'utiliser la fréquence des valeurs x telles que :

$$\left|x(t) - \bar{x}\right| > b \qquad \text{(II.4)}$$

où $\bar{x}$ représente la moyenne de la variable sur la période considérée et b un réel positif. Une autre mesure intéressante de la constance est:

$$\frac{1}{CV} = \frac{\bar{x}}{s} \qquad \text{(II.5)}$$

CV étant le coefficient de variation et s l'écart-type. Cette mesure normalisée (relative à la moyenne) présente trois avantages (Lehman et Tilman 2000):

a. il s'agit d'une mesure indépendante de l'existence d'un équilibre
b. elle permet de caractériser la dynamique globale des systèmes non-linéaires
c. elle représente une mesure sans dimension.

C'est cette mesure ou son inverse qui ont été choisies pour définir la stabilité temporelle[87] dans le débat productivité – diversité - stabilité (Tilman et al. 1998; Lehman et Tilman 2000; Ives et Hughes 2002; mais voir Pfisterer et Schmidt 2002).

II.4.2- Persistance

II.4.2.1- Définitions

La persistance représente un critère clé en biologie et en écologie de la conservation car elle exprime le maintien de l'intégrité du système au cours du temps (Carpenter et al. 2001). Dans le cadre des systèmes dynamiques, Freedman et Moson (1990) proposent quatre

[87] "temporal stability": expression utilisée par les auteurs.

définitions mathématiques du terme persistance (voir encart II.2). Derrière ces raffinements mathématiques se cache en réalité l'idée simple que la trajectoire ne s'éteint pas sur le long terme (mais peu éventuellement s'éteindre de façon temporaire), indépendamment de l'existence ou non d'états d'équilibre. D'une manière plus générale, la persistance s'applique dès que l'on s'intéresse au maintien de composantes (ou structures) considérées comme critiques (espèces, classes d'âges de peuplements forestiers etc. …). D'autres définitions mathématiques mettent l'accent sur la capacité du système à maintenir ses variables dans des gammes de valeurs acceptables (Botkin et Sobel 1975; Harrison 1979), idéalement loin des bords de l'espace des phases. La notion de persistance a été largement employée en écologie des populations et des communautés où la survie des populations et des espèces constitue une problématique centrale. Ainsi Chesson (1994) utilise la notion de persistance stochastique pour étudier la dynamique de modèles de loterie (voir chapitre I). Les espèces persistent si la moyenne des accroissements instantanés pour les effectifs faibles est positive (critère de coexistence des espèces).

Encart II.2- Définitions mathématiques de la persistance (Freedman et Moson 1990)

Soit E un sous-ensemble d'un espace métrique compact e. Soit $F=(E,R,p)$ un flot continu où $p: E\times R\to E,\ p(p(x,t),s)=p(x,t+s),\ \forall x\in E,\forall s,\ t\in R$. L'intérieur de E ($\overset{\circ}{E}$) et le bord de E (∂E) sont supposés non vides. On a les définitions suivantes :

- F est faiblement persistant si $\forall x\in \overset{\circ}{E}$:

$$\lim_{t\to+\infty}\sup\, d(p(x,t),\partial E)>0$$

- F est fortement persistant si $\forall x\in \overset{\circ}{E}$:

$$\lim_{t\to+\infty}\inf\, d(p(x,t),\partial E)>0$$

- F est uniformément faiblement persistant si $\exists e_0>0$ tq $\forall x\in \overset{\circ}{E}$:

$$\lim_{t\to+\infty}\sup\, d(p(x,t),\partial E)>e_0$$

- F est uniformément persistant si $\exists e_0>0$ tq $\forall x\in \overset{\circ}{E}$:

$$\lim_{t\to+\infty}\inf\, d(p(x,t),\partial E)>e_0$$

La figure II.4 indique les relations entre ces différentes définitions.

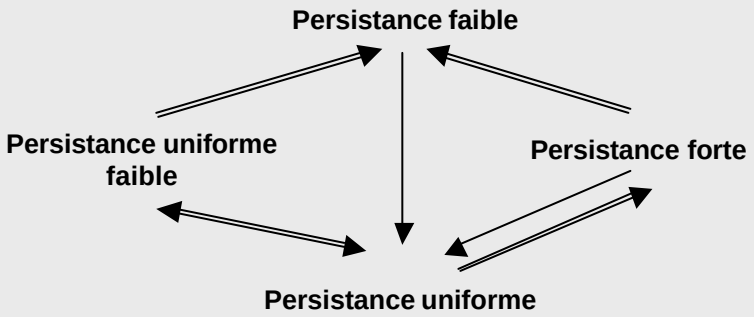


Figure II.4: *relations entre les différentes définitions de persistance. Les doubles flèches indiquent que la relation est généralement vraie. Les flèches simples indiquent que la relation est vraie mais dans des cas particuliers. Ce schéma s'inspire de l'article de Freedman et Moson (1990).*

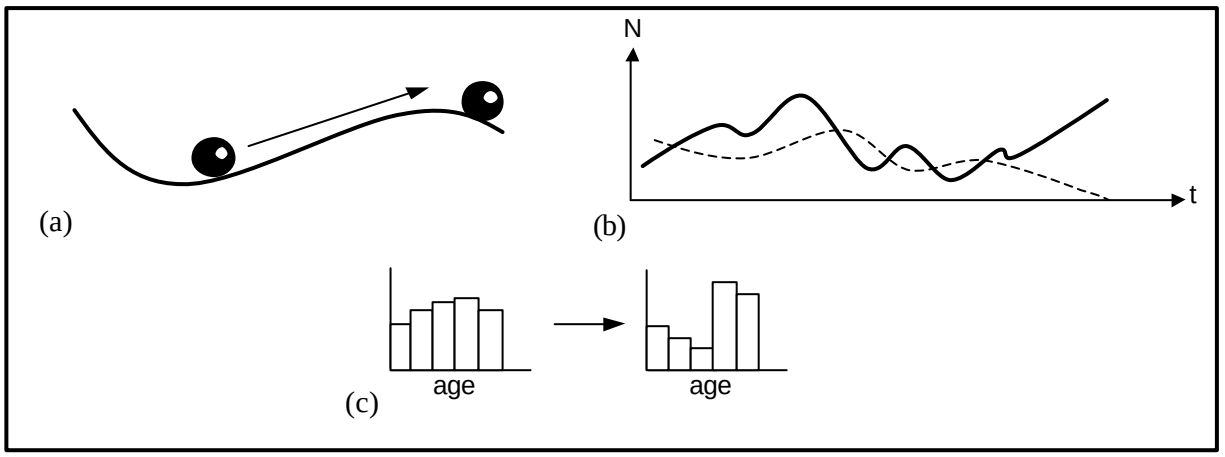


Figure II.5: *trois exemples simples illustrant le concept de persistance. (a) le système caractérisé par une structure et une dynamique sort d'un domaine de stabilité en raison d'une perturbation de forte magnitude. (b) l'évolution de l'effectif d'une population persistante (courbe trait continu) et d'une population non-persistante (courbe en tireté). (c) la persistance des classes d'âge dans un peuplement forestier. On peut également parler de persistance d'une fonction (fonction de protection, voir infra).*

Dans le cas de systèmes plus intégrés (ex. écosystèmes), la persistance d'une configuration du système est liée à son domaine de stabilité (Holling 1973; Gunderson 2000; Carpenter et al. 2001). Enfin Grimm et Wissel (1997) proposent à nouveau une définition plus souple de persistance. Il s'agit tout simplement du maintien d'une structure ou d'une dynamique de référence au cours du temps.

II.4.2.2- Mesures

En théorie, la persistance est une qualité : on persiste ou on ne persiste pas. Il est cependant courant de rencontrer le temps moyen d'extinction ou une probabilité d'extinction d'une population comme mesure de persistance[88] (Mangel et Tier 1994). En écologie forestière, on parle éventuellement de persistance d'une espèce (Batista et Platt 2003), de persistance de classes d'âge (Turner et al. 1993), ou de persistance d'une structure (ex. structure irrégulière).

[88] Ce type de mesure est surtout utilisé pour les analyses de viabilité des populations en biologie de la conservation. Par exemple, si l'on reprend le modèle $dN/dt = aN$ Mangel et Tier (1994) ont montré de manière élégante que l'ajout d'une composante de mortalité (catastrophe) dans le modèle entraîne la non-persistance de certaines trajectoires, i.e. l'extinction de la population.

II.4.3- Relations entre résistance, résilience, constance et persistance

Il existe une différence importante entre résistance et résilience d'une part, constance et persistance d'autre part. Résilience et résistance doivent être interprétées comme des propriétés intrinsèques des systèmes. A contrario, constance et persistance constituent des descripteurs de dynamique qui intègrent l'action simultanée de plusieurs facteurs: régime de perturbations, résilience, résistance, états possibles du système (Carpenter et al. 2001). La possibilité de définir des liens directs de cause à effet entre ces différentes notions dépend ainsi du type de résilience utilisée (au sens de l'écologie, au sens de l'ingénierie), de la connaissance du système et du régime de perturbations auquel il est confronté. La figure II.6 illustre les liens entre intensité des perturbations, résistance et résilience au sens de l'écologie.

D'aucun pourrait, à juste titre, supposer que l'association d'une forte résilience et d'une forte résistance garantissent la persistance et la constance des systèmes écologiques. Ce serait d'abord oublier que résistance et résilience sont des propriétés dynamiques (dans la figure II.6, un changement de résistance et de résilience correspond à une variation des courbes et des lignes horizontales respectivement) ayant des relations parfois négatives (cf. §II.3.4). Ce serait ensuite oublier que cette hypothèse est contingente aux perturbations, notamment celles de forte intensité (voir fig. II.6 pour la persistance). Turner et al. (1995) ont par exemple synthétisé l'effet de la fréquence et de la taille des perturbations sur la variabilité temporelle des différents stades de succession à l'échelle du paysage, une faible constance caractérisant les systèmes soumis à des tailles et des fréquences de perturbations intermédiaires[89]. Enfin, des systèmes résilients peuvent présenter des composantes à forte variabilité et donc à faible constance (cf Holling (1973) et les fluctuations de biomasse de l'épinette rouge). Il apparaît encore une fois difficile d'établir des hypothèses générales sur les relations entre ces différentes propriétés de stabilité.

[89] La fréquence des perturbations est rapportée à la vitesse de succession (temps de retour du stade mature), et la taille des perturbations est rapportée à la taille du paysage. Ces transformations permettent de se défaire du problème de l'échelle spatiale et temporelle.

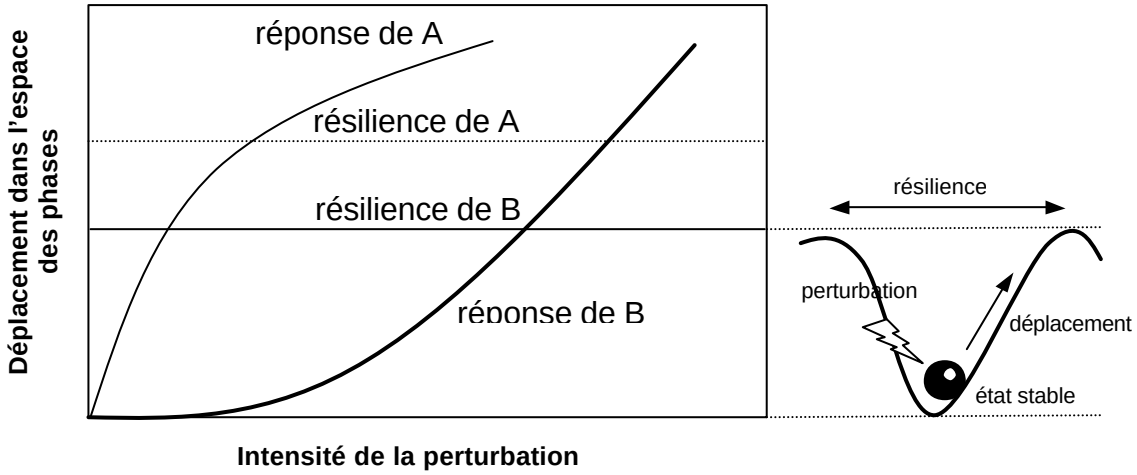


Figure II.6: *relations entre résistance, résilience au sens de l'écologie, perturbation et persistance. L'axe horizontal représente l'intensité des perturbations et l'axe vertical le déplacement du système par rapport à un état stable. La résilience est représentée par les lignes horizontales, la résistance par les courbes de réponse et la persistance par les points d'intersection entre les courbes et les lignes horizontales. Ce graphique, extrait de l'article de Carpenter et al. (2001), permet d'illustrer que résilience, résistance et intensité des perturbations sont trois composantes essentielles de la persistance.*

II.4.4- Constance et autres méthodes de description de séries temporelles

La constance constitue un descripteur quantitatif des dynamiques temporelles. Il en existe évidemment d'autres (fig. II.7). Les séries temporelles peuvent être caractérisées par des mesures simples et globales telle la moyenne temporelle. Il est également possible de décrire la fréquence des valeurs observées (histogramme). Des méthodes plus complexes telles l'analyse spectrale (ex. décomposition en série de Fourier[90]), les corrélogrames et les périodogrames (Legendre et Legendre 1998) permettent de caractériser plus finement les séries temporelles[91]. Bauer et al. (2002) utilisent par exemple une fonction d'autocorrélation temporelle pour déterminer les périodes des cycles dans des simulations de dynamique de populations. Il existe également des méthodes permettant de distinguer les origines stochastiques et non-linéaires des dynamiques des systèmes (Stone et Ezrati 1996; voir également Ives 1995). Lorsqu'on s'intéresse à plusieurs séries temporelles, on peut travailler sur la dynamique moyenne ou tenir compte de la diversité des dynamiques par une mesure de

[90] Il s'agit de décomposer un signal en série de fonctions sinus et cosinus. Cette méthode permet de déterminer les périodes caractéristiques du signal.
[91] Les analyses de séries temporelles ont pour objectif de distinguer et caractériser trois composantes : une tendance, une périodicité et un bruit aléatoire.

dispersion inter-séries. Dans tous les cas, les méthodes de description doivent être adaptées à la problématique considérée et aux caractéristiques des données disponibles[92].

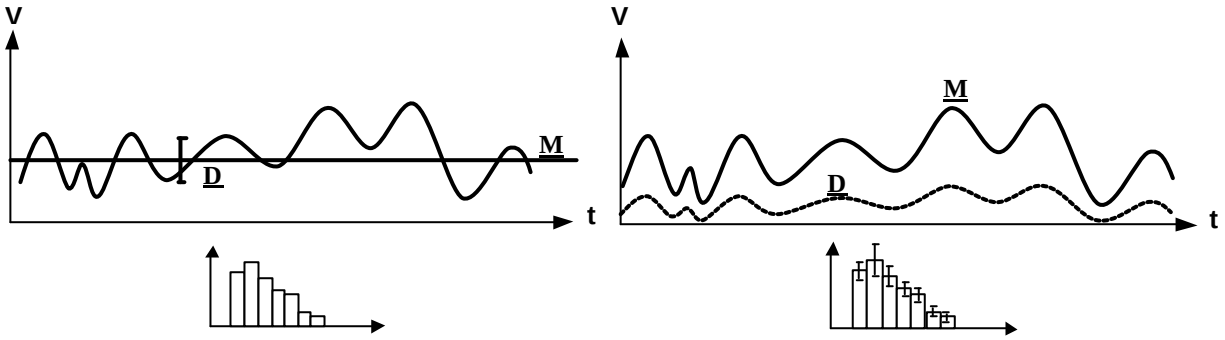


Figure II.7: *représentation schématique de quelques descripteurs de séries temporelles. (a) Pour une série temporelle, la moyenne M et une mesure de dispersion D constituent des descripteurs usuels. L'histogramme des fréquences des valeurs permet de condenser une grande partie de l'information. (b) Dans le cas de plusieurs séries temporelles, on peut déterminer la série moyenne M, une dispersion des dynamiques D. Les mêmes descripteurs que (a) s'appliquent à la dynamique moyenne. Il est également possible de représenter l'histogramme des fréquences des valeurs avec une indication des dispersions.*

II.5- LA PERMANENCE

II.5.1- Définition

En écologie des communautés, la permanence a été développée afin de déterminer les conditions qui permettent le maintien des espèces à long terme en mettant l'accent sur le comportement des espèces lorsqu'elles sont proches de l'extinction (Hutson et Schmitt 1992; Jansen et Sigmund 1998). Plus restrictive que la persistance *sensu lato,* la permanence est en réalité synonyme de la persistance uniforme (Freedman et Moson 1990). Nous présentons ici la définition donnée dans l'excellente synthèse de Hutson et Schmitt (1992). Soit un système dynamique de la forme :

$$\frac{\mathrm{d}x_i}{\mathrm{d}t} = x_i f(x_i) \quad (\mathrm{i} = 1,\ldots,\mathrm{n}) \qquad \text{(II.6)}$$

[92] Pour être robuste, la plupart des méthodes d'analyse des séries temporelles nécessite de nombreuses observations.

Ce type de système est couramment employé en biologie et en écologie (exemple des équations de Lotka-Volterra où x_i représente l'effectif de l'espèce i). Ce système est dit permanent s'il existe des réels m, M avec $0 < m \leq M < +\infty$ tels que :

$$\begin{gathered} \forall u = x(0) \in \text{int } \mathrm{R}_+^n, \ \exists t_u \text{ tq} \\ m \leq x_i(t) \leq M \\ (t > t_u, \ i = 1,\ldots,n) \end{gathered} \tag{II.7}$$

avec u le vecteur état initial (ex. effectifs des espèces à l'état initial), $x_i(t)$ la valeur de la composante i à l'instant t (ex. effectif de l'espèce i à l'instant t). Pour un état initial donné où toutes les composantes sont non nulles, il existe un temps à partir duquel toutes les valeurs des composantes sont comprises entre les valeurs m et M. Ces valeurs sont appelées critères de permanence et sont indépendantes des conditions initiales ($\forall u$). Lorsque le système est permanent, les bords de l'espace des phases agissent comme des axes de répulsion ("repellers"). La figure II.8 illustre une dynamique permanente dans un espace des phases à deux dimensions. La permanence a été utilisée pour étudier des modèles de dynamiques proies-prédateurs et des modèles de compétition entre espèces. Plus récemment, elle a été adaptée à la problématique d'assemblage des communautés (Law et Morton 1996; Morton et al. 1996).

Pour démontrer la permanence (voir par exemple Aubin et Sigmund 1988) il suffit de trouver une fonction P, appelée fonction moyenne de Lyapounov, définie dans l'espace des phases E, non-définie sur ∂E (bords de E) et strictement positive sur $\overset{\circ}{E}$ (intérieur de E) telle que $\dot{P} = Py$ où y est une fonction continue. La fonction y présente la caractéristique suivante : $\forall x \in \partial E, \ \exists T > 0 \text{ tq}$:

$$\frac{1}{T}\int_0^T y\left(x(t)\right)dt > 0 \tag{II.8}$$

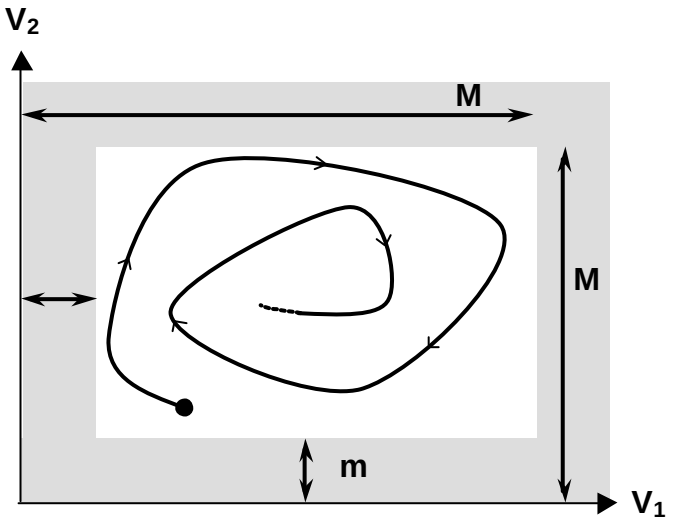


Figure II.8: *exemple d'une trajectoire permanente dans un espace des phases de dimension 2. La trajectoire reste à une distance m des bords de l'espace des phases et ne dépasse pas la valeur M. Les variables V_1 et V_2 représentent des composantes en interaction du système.*

La permanence constitue ainsi une version plus aboutie de la notion de persistance. Elle accuse cependant plusieurs points faibles. Tout d'abord, il n'y a aucune indication sur la valeur de *m* (Hutson et Schmitt 1992). En réalité, *m* peut être extrêmement petit et les trajectoires s'approcher très près des bords de l'espace des phases. Ensuite, la pratique a montré que la permanence est relativement sensible à un changement de structure des modèles (Jansen et Sigmund 1998). A l'origine, la permanence s'applique dès lors qu'on s'intéresse à la survie à long terme de chaque composante d'un système, composantes en interaction les unes avec les autres (Hutson et Schmitt 1992).

II.5.2- Expliciter les critères de permanence

La permanence intègre de manière implicite la notion de risque au travers des paramètres *m* et *M*. Dans le cadre de l'écologie des communautés, il s'agit du risque d'extinction. Nous disons implicite car les paramètres *m* et *M* ont pour seule contrainte d'être positifs. La détermination de ces réels n'est pas toujours possible. A l'origine, la permanence est sensée fournir une garantie de persistance face à d'éventuelles perturbations affectant le système. Cependant, aucune indication n'est fournie sur l'intensité ou l'effet des perturbations envisagées (Jansen et Sigmund 1998). En outre le maintien d'une propriété ou d'une composante au cours du temps n'est pas forcément le gage d'un bon fonctionnement du système. La gamme de valeurs dans laquelle cette propriété ou cette composante évolue peut être importante. De notre point de vue, la permanence représente une base idéale pour intégrer

explicitement la notion de risque dans les problématiques écologiques. Cette prise en compte suppose la possibilité de quantifier les paramètres *m* et *M* afin de pouvoir éventuellement les comparer avec des intensités de perturbations ou des valeurs "objectifs" (ex. valeur seuil). Dans la suite du chapitre nous proposons une méthode de quantification originale de la permanence pour les modèles de simulations. Cette méthode de quantification est basée sur la détermination des critères de permanence.

II.5.3- Une adaptation à des modèles de simulation

La permanence est restée cantonnée au cadre des systèmes d'équations différentielles déterministes ou stochastiques. Nous ne connaissons pas d'adaptation à des modèles de simulations (*sensu* Coquillard et Hill 1993) pour lesquels une analyse mathématique rigoureuse est exclue. Une telle adaptation passe forcément par une modification de certains fondements du concept initial. Dans le cas des modèles de simulation :

a. La permanence ne peut-être observée qu'*a posteriori*. Elle ne peut être démontrée de façon rigoureuse.
b. Contrairement à la formulation initiale, la permanence peut être sensible aux conditions initiales.
c. En présence de processus stochastiques il nécessaire de réaliser de nombreuses répétitions pour une même valeur des paramètres. Il s'agit de pouvoir intégrer les conséquences de différents types d'incertitude (dont la contingence) sur la permanence.
d. La permanence est observée pour une échelle temporelle donnée. Toute généralisation à d'autres échelles nécessite de nouvelles simulations.
e. Les critères de permanence *m* et *M* peuvent être différents selon les variables auxquelles on s'intéresse.
f. Les critères de permanence ne se restreignent pas aux seules composantes en interaction mais à toute composante ou propriété dont la perte ou l'excès constitue un préjudice pour le système.

II.5.4- Méthodes de quantification

II.5.4.1- Cas d'une série temporelle

On s'intéresse à une série temporelle d'une variable *x* caractéristique du système. Une première approche assez naturelle est d'associer à la valeur *m* le minimum et à la valeur *M* le maximum de la série sur l'intervalle de temps considéré (fig. II.9):

$$\begin{aligned} m &= \inf\left[x(t)\right] \\ M &= \sup\left[x(t)\right] \end{aligned} \qquad \text{(II.9)}$$

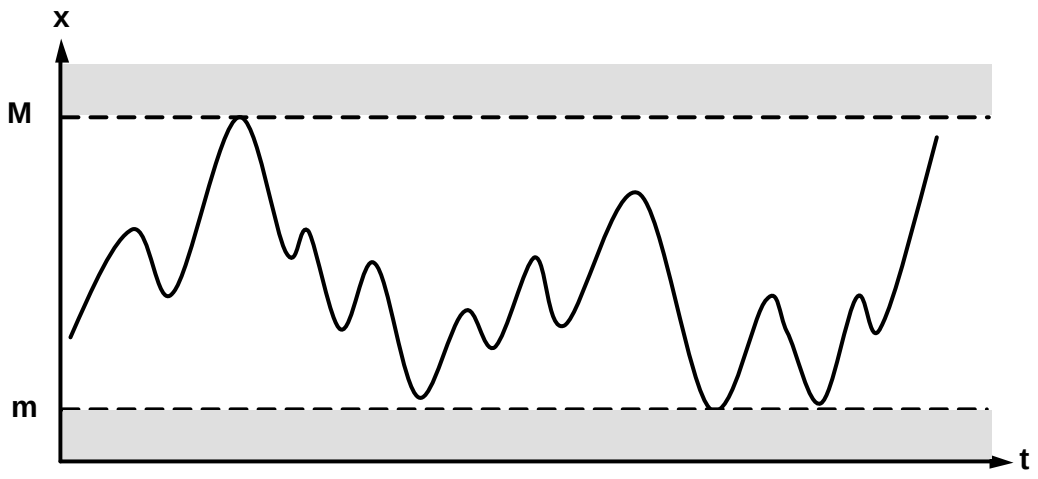


Figure II.9 : *première approche pour déterminer les critères de permanence m et M d'une série temporelle de la variable x.*

Une deuxième approche de la permanence consiste à définir deux paramètres que l'on appellera critères de tolérance et que l'on notera T_{inf} et T_{sup} (fig. II.10). Ces critères doivent être interprétés comme une tolérance (ou une concession) à la perte temporaire d'une fonction, d'un état ou d'une propriété, plus généralement à un écart temporaire par rapport à des valeurs dites "objectif". Ces critères peuvent être relativement complexes et faire référence à une notion de risque (fig. II.10). Ils permettent d'intégrer un degré de liberté supplémentaire dans l'emploi de la permanence en introduisant la possibilité de raisonner en terme de compromis entre un objectif fixé *a priori* et sa conformité par rapport aux trajectoires simulées.

Considérons par exemple une période de tolérance $T_{\inf}$. A cette période il est possible d'associer une valeur m de la variable x (fig. II.10) telle que:

$$\forall t > t_0 \; \exists t_i \leq T_{\inf} \text{ tq } x(t + t_i) \geq m \qquad \text{(II.10)}$$

Cette inégalité signifie qu'on s'autorise à sortir de la borne inférieure m mais pendant une durée au plus égale à $T_{\inf}$. De même, à une valeur $T_{\sup}$ il est possible d'associer une valeur M de la variable x telle que :

$$\forall t > t_0 \; \exists t_i \leq T_{\sup} \text{ tq } x(t + t_i) \leq M \qquad \text{(II.11)}$$

Cette inégalité signifie qu'on s'autorise à sortir de la borne supérieure M mais pendant une durée au plus égale à $T_{\sup}$. Les valeurs M et m sont des équivalents des critères de permanence. Ils sont obtenus à *posteriori* à partir des périodes $T_{\inf}$ et $T_{\sup}$. En faisant varier ces périodes on peut construire les courbes $m = f(T_{\inf})$ et $M = g(T_{\sup})$ qui sont bornées par les valeurs $\sup[x(t)]$ et $\inf[x(t)]$ (fig. II.10). Ainsi, pour des valeurs "objectif" m_o et M_o il est possible d'attribuer des valeurs $T_{\inf,o}$ et $T_{\sup,o}$ qui donnent une information sur la capacité de la trajectoire à remplir ces objectifs. Dans le cas où cette capacité est faible (forte valeur de $T_{\inf,o}$ et $T_{\sup,o}$), elle donne une information sur les concessions à réaliser sur m_o et M_o pour rendre les objectifs plus conformes à la trajectoire. Cette réflexion peut être menée en intégrant une incertitude sur les valeurs m_o et M_o (fig. II.10).

La trajectoire de la variable x (ex. variable de sortie) peut dépendre de plusieurs variables de contrôle $v_1, v_2, \ldots, v_n$ (ex. variables d'entrée dont on maîtrise la variation). Dans ce cas, il est possible de décliner les courbes d'évolution de m en fonction des critères de tolérance $T_{\inf}$ et $T_{\sup}$ pour différentes valeurs d'une variable de contrôle (ex. fig. II.11). Le but est d'essayer de déterminer le n-uplet des valeurs des variables de contrôle permettant de satisfaire au mieux les objectifs (maximiser les critères de permanence et minimiser les critères de tolérance). L'affaire se complique évidemment lorsqu'on s'intéresse à plusieurs variables de sortie car les n-uplet peuvent être différents pour chacune des variables. Pour

aboutir, il devient alors nécessaire de faire intervenir d'autres éléments de décision tel une hiérarchie des variables[93].

Notre adaptation de la permanence permet d'apporter des éléments de réponse ou de réflexion aux questions suivantes: les trajectoires sont-elles conformes à un objectif fixé à *priori*? Dans le cas contraire, quels écarts est-on prêt à tolérer? Quels objectifs permettrait-ils d'être en conformité avec les trajectoires simulées ou observées ? Ces objectifs sont-ils acceptables ? Dans le cas contraire, quels sont les valeurs des variables de contrôle permettant de maximiser les critères de permanence et de minimiser les critères de tolérance? Permettent-elles de satisfaire les objectifs? Peut-on les implémenter? En fonction des priorités, sur quelles variables peut-on réaliser des concessions ? Notre méthode de quantification permet également d'intégrer différents processus stochastiques ou sources d'incertitudes et d'en déterminer les conséquences en terme de permanence. Les processus stochastiques proviennent d'une incertitude sur les mécanismes ou/et d'une incertitude sur les mesures des paramètres[94]. L'intégration de ces incertitudes dans les études constitue un enjeu fondamental en écologie de la conservation tant d'un point de vue scientifique (Clark et al. 2003) que stratégique (Ludwig et al. 2001)

[93] Il s'agit par exemple de définir des priorités dans les objectifs.
[94] Pour une description des différents types d'incertitudes voir Regan et al. (2002).

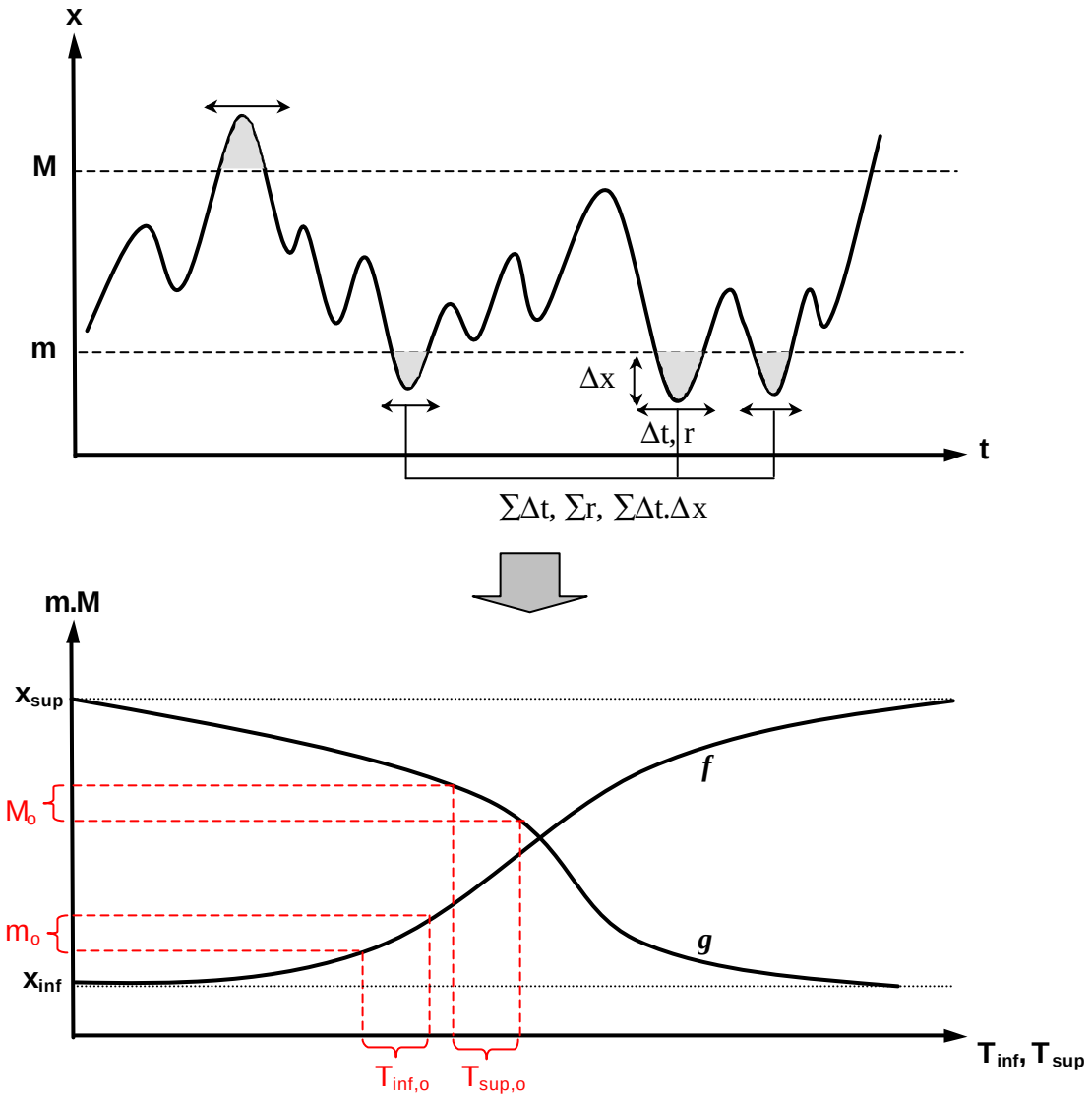


Figure II.10: *détermination des critères de permanence m et M à partir des critères de tolérance* T_{inf} *et* T_{sup}*: période* Δt*, amplitude* Δx*, produit d'une intensité et d'une période* Δt.Δx*, intégrale r, somme de périodes* ∑Δt*, somme d'intégrales* ∑r *etc. … En faisant varier les critères de tolérance on obtient les courbes* $m = f(T_{inf})$ et $M=g(T_{sup})$*. Aux valeurs "objectif"* m_o *et* M_o *(et leurs incertitudes) on associe des valeurs* $T_{inf,o}$ *et* $T_{sup,o}$ *des critères de tolérance (et leurs incertitudes). Cette courbe informe sur la capacité de la trajectoire à satisfaire les objectifs* m_o *et* M_o*. Elle informe également sur les concessions à réaliser sur* m_o *et* M_o *pour réduire éventuellement les valeurs* T_{inf} *et* T_{sup}.

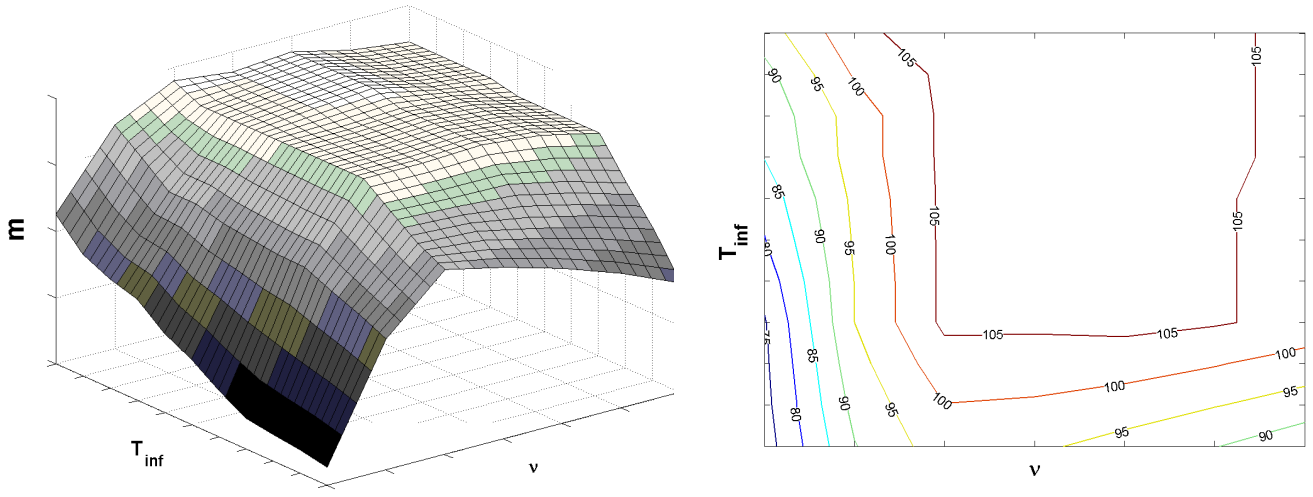


Figure II.11 : *représentations graphiques permettant d'intégrer trois éléments de la permanence : le critère de tolérance T_{inf} (ou T_{sup}), une variable de contrôle v et le critère de permanence m ou M (a) représentation graphique en trois dimensions, (b) représentation des valeurs de m en courbes isoclines en fonction du critère de tolérance T_{inf} (ou T_{sup}) et de la variable de contrôle v.*

II.5.4.2- Cas de plusieurs séries temporelles

Lorsque le modèle présente des composantes stochastiques et/ou contingentes, ou lorsqu'on change l'état initial, les séries temporelles varient d'une simulation à l'autre. Il devient alors intéressant de raisonner de façon fréquentielle. Aux valeurs $T_{\inf}$ et $T_{\sup}$ on peut déterminer cette fois un ensemble de valeurs $(m_1,\ldots,m_N)$ et $(M_1,\ldots,M_N)$ où N représente le nombre de simulations effectuées (fig. II.12). Il est alors possible de tracer, pour des valeurs $T_{\inf}$ et $T_{\sup}$ données, le graphique de la fréquence de simulations permanentes en fonction de la valeur des critères m et M (fig II.12). A des valeurs "objectif" m_o et M_o on peut ainsi associer des fréquences de simulations permanentes. On peut déterminer la valeur des critères de permanence et des critères de tolérance nécessaires pour atteindre un objectif précis de fréquence de simulations permanentes.

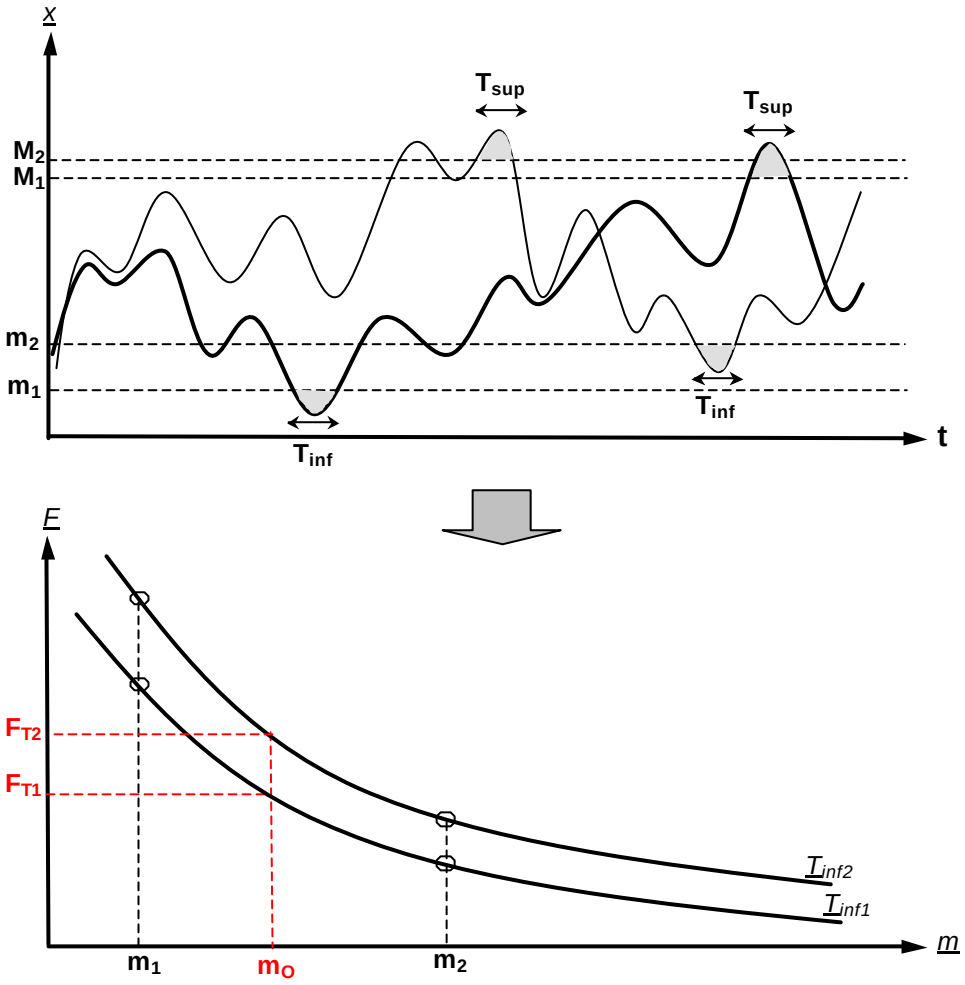


Figure II.12*: lorsque les simulations diffèrent les unes des autres, on obtient un ensemble de critères de permanence (m_1,…,m_N) et (M_1,…,M_N) qui permettent de définir une relation entre le critère m ou M et la fréquence* F *de simulations permanentes. Cette courbe permet d'associer, à une valeur "objectif" m_o et une valeur du critère de tolérance T données, une fréquence de simulations permanentes (ou inversement). Elle permet également de déterminer le sacrifice nécessaire sur l'objectif m_o pour obtenir une fréquence donnée de simulations permanentes ou pour une même fréquence, un critère de tolérance plus faible. Il est possible d'intégrer dans la réflexion une incertitude sur m_0.*

Si l'on fait intervenir une variable de contrôle *v*, on peut tracer la fréquence de simulations permanentes en fonction de la variable *v* et ce pour une valeur de *m* fixée ou tracer la fréquence de simulations permanentes en fonction du critère de permanence *m* et ce pour une valeur de *v* fixée. En couplant les variables *m* et *v* on obtient un graphique à deux dimensions où l'on peut mettre en évidence les isoclines des fréquences de simulations permanentes (fig. II.13).

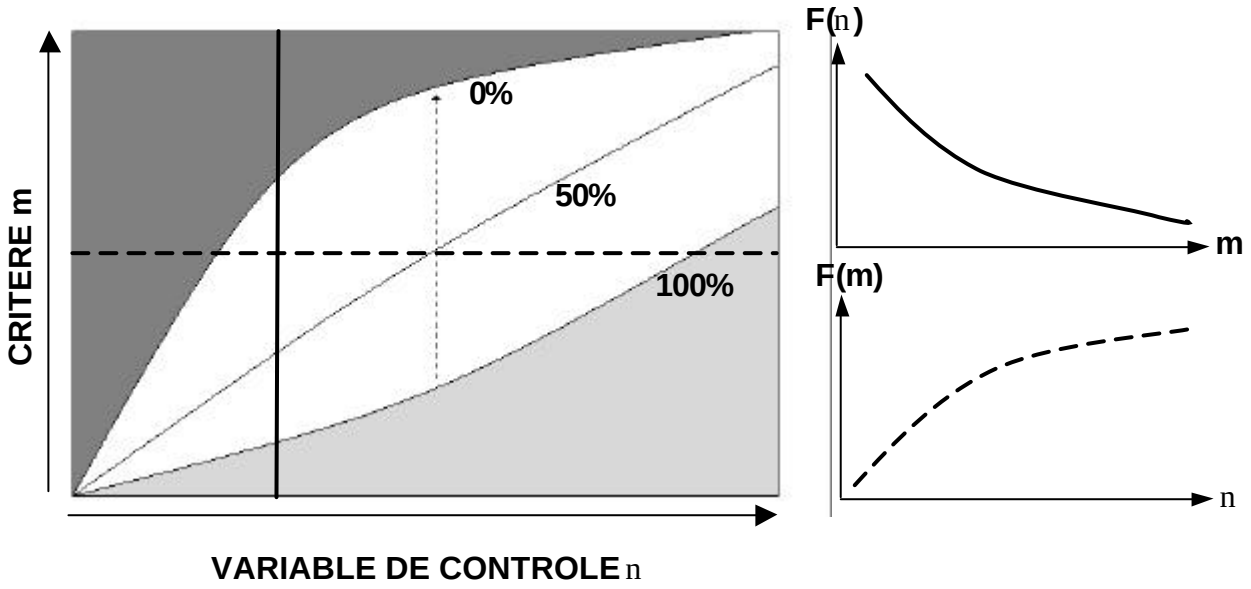


Figure II.13 : *Graphique permettant de visualiser l'effet combiné du critère de permanence m (ou M) et d'une variable de contrôle v sur la fréquence de simulations permanentes* F. *Ce graphique peut être décliné en fonction de différentes valeurs de* T_{inf} (ou T_{sup}).

II.5.4.3- Deux utilisations différentes de la permanence

Il existe deux utilisations différentes de la permanence. Dans la présentation précédente nous avons mis l'accent sur l'utilité de la méthode lorsqu'on s'est fixé des objectifs à *priori*. Cette connaissance permet de juger directement de la pertinence de chaque scénario vis à vis de cet objectif. Mais il existe également des situations pour lesquelles il n'existe pas d'objectifs précis. Dans ce cas, il est difficile de juger de la pertinence des scénarios de manière isolée. En revanche, les résultats entre les différents scénarios peuvent être comparés de manière relative.

II.5.5- Une remarque sur permanence et viabilité

Il existe une certaine superposition entre la permanence et la théorie de la viabilité. Permanence et viabilité s'attachent à décrire le comportement des systèmes aux limites de leur domaine d'existence et se démarquent ainsi de l'idée d'équilibre ou, dans un cadre plus général, d'optimisation. La permanence appartient au domaine de la théorie des équations différentielles alors que la viabilité relève de la théorie des inclusions différentielles (Aubin et

Sigmund 1988). La théorie de la viabilité se base sur les constats suivants (Aubin et Sigmund 1988) :

a. ignorance du futur environnement du système
b. ignorance des lois reliant les variables de contrôle et l'état du système
c. absence de déterminisme
d. méconnaissance de la variété des dynamiques possibles du système

Considérons le système suivant:

$$x'(t) = f(x(t), u(t))$$
$$u(t) \in U(x(t))$$

où x est une variable d'état soumise à une variable de contrôle u (appelée également régulon) (Aubin, 1990)[95]. La variable x peut rétroagir sur l'ensemble des valeurs possibles du régulon (U). L'objectif de la théorie de la viabilité est de déterminer, pour un tel système et pour des contraintes de viabilité données[96], l'existence de domaines de viabilité K tels que pour tout état initial $x_0 \in K$ il existe au moins une trajectoire viable, i.e. telle que $\forall t \geq 0, x(t) \in K$. Le plus grand de ces domaines est appelé noyau de viabilité. La théorie de la viabilité est complexe et son application en écologie pour l'instant marginale.

II.6- PROPRIETES DE STABILITE ET FONCTION DE PROTECTION DANS LES ALPES DU NORD : EVALUATION A PARTIR DE LA CONSTANCE ET DE LA PERMANENCE.

Dans cette partie, nous présentons un exemple d'application de la constance et de la permanence dans une situation où on ne s'est pas fixé d'objectif à *priori* et où les trajectoires sont variables pour une même valeur des paramètres. Nous prenons l'exemple des forêts de protection contre les risques naturels car il illustre bien la nécessité d'évaluer différents scénarios de gestion à partir de différentes variables dynamiques.

[95] Aubin donne comme exemple les prix en économie.

[96] Les contraintes de viabilité sont un sous-ensemble K de l'espace des phases. Cet ensemble décrit la viabilité du système. Toute trajectoire qui passe en dehors de cet ensemble n'est plus viable. Par exemple, dans un modèle proie-prédateur, Bonneuil et Müllers (1997) définissent les contraintes de viabilité pour la proie A_1 : $[1,+\infty] \times [0,+\infty]$ et pour le prédateur A_2 : $[0,+\infty] \times [1,+\infty]$ ainsi que la contrainte de coexistence $A_1 \cap A_2$.

II.6.1- Introduction

II.6.1.1- Contexte : gestion durable et gestion intégrée

Le développement durable connaît un engouement notable depuis les deux dernières décennies en raison de la prise de conscience du fait que les ressources sont limitées, que certains écosystèmes sont menacés, avec, comme corollaire, de nombreux préjudices pour la société. Le développement durable consiste à répondre aux besoins du présent sans nuire aux besoins des générations futures (Ortloff 1999). Il s'agit de tendre vers un équilibre entre le maintien d'un bon développement économique et social, et la préservation de la structure et du fonctionnement des écosystèmes (Toman et Ashton 1996). La gestion durable des systèmes socio-écologiques consiste, quant à elle, à définir des stratégies de gestion soucieuses de préserver l'intégrité des écosystèmes naturels et anthropiques (productivité, flux de matières et d'énergies, biodiversité, économie etc…) (Amaranthus 1997; Perry, 1998; Ortloff 1999). Ces stratégies s'appuient sur l'élaboration de critères (ex. productivité) eux-mêmes évalués par des indicateurs de gestion durable (ex. accroissement courant en volume) (Brand 1997; Hall 2001; Brang et al. 2002), critères et indicateurs qui dépendent des échelles d'espace et de temps envisagées (Amaranthus 1997; Schlaepfer et al. 2002). Dans le cas des écosystèmes forestiers et au niveau local, gestion durable et gestion intégrée[97] vont souvent de paire. Elles consistent à composer avec la dynamique "naturelle" des forêts, à la confronter avec les différentes fonctions envisagées afin de déterminer les structures optimales et les interventions nécessaires (Shütz et Oldeman 1996; Führer 2001). De toutes ces fonctions, il en est une qui mérite tout spécialement notre attention: la fonction de protection contre les risques naturels.

II.6.1.2- Forêts de montagnes et fonction de protection

Les forêts de montagnes sont soumises à de nombreux aléas naturels (Leclerc et al. 1998) tels chutes de blocs, avalanches, glissements de terrains, érosions torrentielles, tempêtes (fig. II.14). Certains de ces aléas peuvent provoquer des dégâts considérables dans les

[97] "*Gestion prenant en considération l'ensemble des fonctions susceptibles d'être attribuées à l'espace forestier et prenant également en compte l'ensemble des avis des acteurs impliqués.*" (Bousson 2003). La gestion intégrée peut être considérée comme une déclinaison locale des objectifs de gestion durable.

peuplements, et, dans bien des cas, menacer des biens communs et privés[98]. Les forêts peuvent alors jouer un rôle important dans la protection des habitations et des infrastructures. De telles forêts sont appelées forêts à fonction de protection ou forêts protectrices (Brang 1997; Führer 2001; Dorren et al. 2004). Par protection, il faut comprendre capacité à résister aux aléas naturels, capacité à protéger, et ce, de manière permanente (Brang et al. 2002). La fonction de protection peut être prioritaire (ex. lorsque directe[99]) ou éventuellement subordonnée à d'autres fonctions selon le type de danger, sa fréquence, son intensité et selon les dommages qu'il peut engendrer[100] (Dorren et al., 2004). Partant de l'existant et en fonction des contraintes (accessibilité, productivité, historique de gestion), le forestier tente d'échafauder un plan d'interventions financièrement acceptable permettant d'atteindre des structures jugées efficaces (Wasser et Frehner 1996).

II.6.1.3- Fonction de protection et critères de stabilité

Le forestier cherche en priorité à obtenir des structures résistantes et résilientes[101] (Chauvin et al. 1994; Leclerc et al. 1994; Motta et Haudemand 2000). Résistance et élasticité semblent, en effet, fournir des guides de gestion tout à fait adaptés à la problématique des forêts de protection[102] (Brang 1997) (voir § II.3.2 et II.3.3). Bien qu'applicables à tout agent de perturbation, ces concepts concernent principalement le vent, facteur de dégâts omniprésent en forêt de montagne. Comme nous l'avons indiqué dans le deuxième chapitre, il est plus aisé de définir des indicateurs que de définir des mesures directes de la résilience et

[98] Il est important ici de différencier l'action du vent des autres aléas. Les tempêtes ne menacent en général pas directement les habitations et infrastructures mais peuvent favoriser l'occurrence d'aléas plus destructeurs.
[99] On parle de protection directe lorsque des habitations ou des routes sont directement concernées par le risque. On parle de fonction de protection du site lorsque la forêt protège le sol de l'érosion causée par le vent et les précipitations (Dorren et al. 2004).
[100] Le risque intègre le triptyque probabilité d'occurrence, intensité et dégâts potentiels. Un danger est un facteur qui menace des habitations et des infrastructures. Un aléa est un événement imprévisible avec lequel il convient de composer.
[101] Résistance et résilience au sens large sont également considérées comme les garants d'une gestion durable des forêts (Larsen 1995).
[102] L'élasticité fait ici référence à un retour rapide vers un état de protection satisfaisant.

Figure II.14: *exemples d'aléas en forêt de montagne. (a) chablis et volis causés par un tempête dans le massif central. (b) bloc stoppé dans sa chute par un épicéa.*

de la résistance d'un peuplement. La présence d'une strate de régénération constitue souvent un bon indicateur d'élasticité (Brang 1997). Une grande diversité des diamètres et des hauteurs, des arbres à faible facteur d'élancement (rapport hauteur/diamètre) et un peuplement à faible hauteur dominante sont des indicateurs simples de résistance au vent (Leclerc et al. 1998 ; Ancelin et al. soumis). Que les peuplements stables permettent de garantir de bons indicateurs de protection constitue une idée maîtresse et ce pour plusieurs raisons:

a. Les peuplements résistants rendent la gestion moins aléatoire et permettent d'envisager des plans d'intervention à plus long terme.
b. Les peuplements résistants permettent, malgré les perturbations, de maintenir un capital sur pied suffisant pour assurer la plupart des fonctions de protection (protection contre les chutes de blocs, protection contre les avalanches).
c. Une grande élasticité offre la garantie d'un retour rapide des peuplements vers des structures favorables aux fonctions de protection.

La recherche de traitements sylvicoles permettant d'obtenir et de maintenir des structures stables à fort potentiel de protection constitue actuellement un enjeu de taille pour les gestionnaires forestiers.

Une grande partie des forêts des Alpes du Nord présentent des structures régulières[103] avec un fort capital sur pied (Brang 1997; Shütz 1999 ; Motta et Haudemand 2000). En France, ces structures résultent de la succession d'une surexploitation des forêts jusqu'au début du XIX^{ième} siècle et d'une gestion prudente, conservatrice, pendant la deuxième moitié du XIX^{ième} siècle et la première moitié du XX^{ième} siècle (ex. fig. II.15a, 15b). A ces périodes, les coupes dites jardinées s'apparentaient, dans les faits, à des coupes sanitaires ou des éclaircies prudentes par le bas[104] (cf. aménagements forestiers). Ce résultat est lié à la dynamique naturelle des forêts de l'étage montagnard qui tend à créer des structures régulières par une succession de phase de développement, de vieillissement, de désagrégation et de régénération (Motta et Haudemand 2000; Dorren et al. 2004) (fig.II.16). Ces peuplements à fort capital sur pied semblent certes favorables aux fonctions de protection (fig. II.13) mais leur devenir reste incertain : faible résistance aux tempêtes, faible résilience du fait de la faible abondance de la strate de régénération.

[103] On parle de structure régulière lorsque les arbres présentent des hauteurs et des diamètres proches les uns des autres. Lorsque les arbres présentent des âges similaires on parle de peuplements équiens.
[104]Coupe jardinée : prélèvement dans toutes les catégories de diamètres. Coupe sanitaire : prélèvement des arbres dépérissant porteurs de pathogènes, des arbres secs, des volis et des chablis. Eclaircies par le bas : prélèvements préférentiels parmi les arbres dominés.

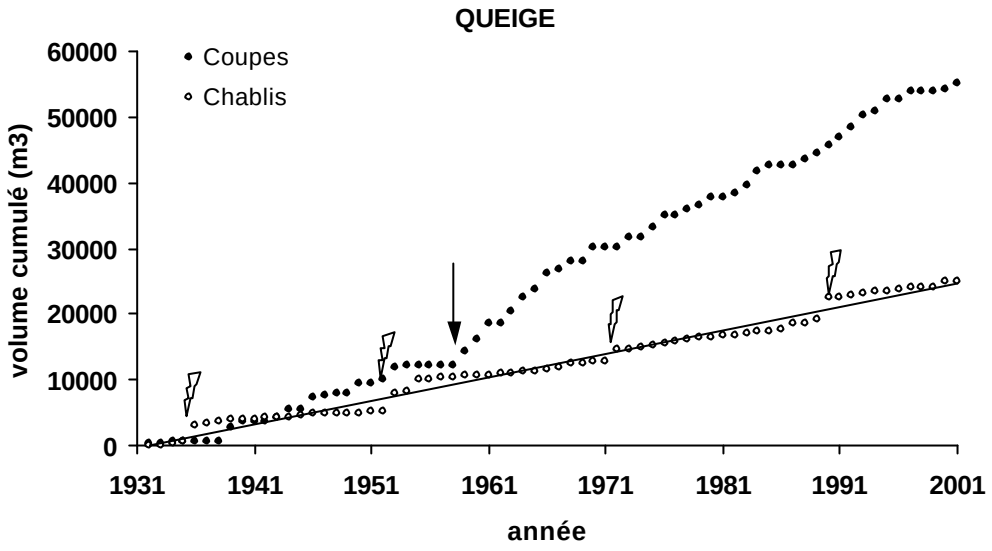


Figure II.15a: *volume cumulé des coupes et des chablis dans 12 parcelles (189 ha) de la forêt communale de Queige (sapinière-pessière, Alpes externes). Les coupes ont été prudentes jusque vers les années 1960. Durant la période 1930-1960 les chablis correspondent à la moitié des prélèvements. Les fortes tempêtes (⚡)présentent une périodicité de l'ordre de 15-20 ans entrecoupée de phases où le taux de chablis est relativement constant. Le taux de prélèvement sur l'ensemble de la période est de 1,9 $m^3ha^{-1}an^{-1}$ (contre 6,5 $m^3ha^{-1}an^{-1}$ pour les coupes). Les données ont été recueillies à partir des aménagements forestiers.*

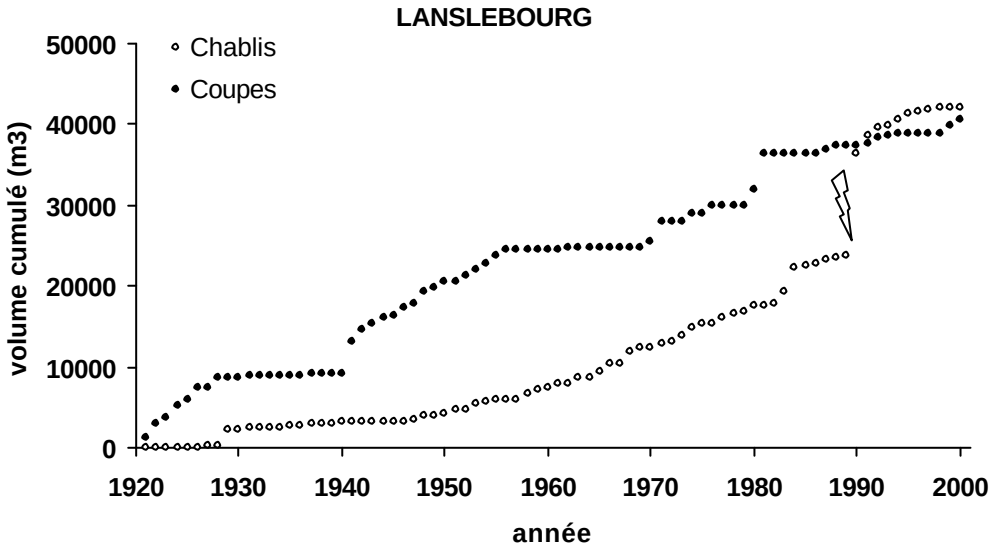


Figure II.15b : *volume cumulé des coupes et des chablis dans 14 parcelles (184 ha) de la forêt communale de Lanslebourg (sapinière-pessière, Alpes interne). Les jeunes peuplements (aménagement 1920) ont été soumis à des coupes prudentes favorisant l'accumulation du matériel sur pied. On remarque que les volumes de chablis augmentent au cours du temps et que le volume cumulé des chablis rejoint en 2000 celui des coupes (à noter l'effet de la tempête Viviane en 1990). Sur l'ensemble de la période considérée le taux de chablis moyen est de 2,8 $m^3ha^{-1}an^{-1}$. Les données ont été recueillies à partir des aménagements forestiers*

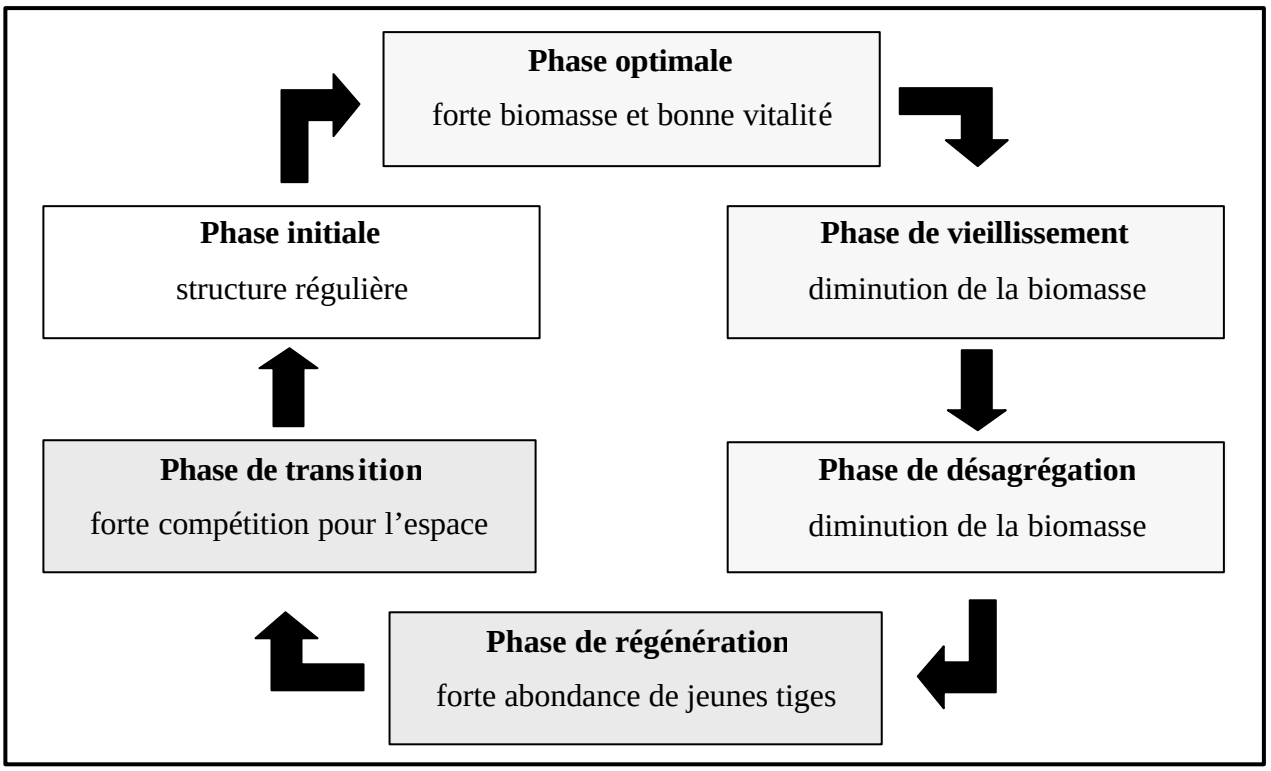


Figure II.16: *dynamique naturelle de peuplements d'épicéas de l'étage montagnard. En grisé, les phases où l'efficacité de protection est faible. En pointillé, les phases où la résilience est faible. Ce schéma s'inspire de celui de Motta et Haudemand (2000).*

II.6.1.4- Questionnement et problématique

Plusieurs questions demeurent:

a. Quelle est l'évolution conjointe de la résistance et de la résilience au cours de la dynamique naturelle des peuplements sous différents régimes de perturbations?
b. Par des interventions sylvicoles, peut-on obtenir et maintenir des peuplements à la fois résistants et résilients sous différents régimes de perturbations?
c. Ces peuplements permettent-ils d'assurer durablement une fonction de protection?

A notre connaissance, pour les forêts de montagne, aucune étude n'a porté sur les liens entre résistance et résilience ni sur l'évolution conjointe des propriétés de stabilité et des critères de fonction de protection pour différents scénarios de gestion. Les questions posées dans le paragraphe précédent demeurent donc inexplorées. La dynamique naturelle des forêts

semble peu propice à assurer durablement une fonction de protection. Plusieurs auteurs (Wasser et Frehner 1996; Dorren et al. 2004) proposent une gestion par trouées pour favoriser la présence d'une strate de régénération (élasticité), pour créer une diversité des structures (résistance) et favoriser ainsi la protection contre les aléas naturels. La meilleure performance d'une telle sylviculture n'a cependant jamais été directement testée. Dans cette partie, nous présentons une étude sur la dynamique d'indicateurs de fonction de protection et d'indicateurs de propriétés de stabilité, résilience et résistance, sous différents régimes d'éclaircies[105] et en l'absence explicite de fortes perturbations dues au vent. Nous faisons varier notamment l'intensité des éclaircies ainsi que leur spatialisation (prélèvements aléatoires, prélèvements agrégés). L'utilisation de la constance et de la permanence permet d'analyser à la fois les tendances moyennes entre les différents scénarios mais également les périodes critiques. L'utilisation de ces outils se justifie par l'absence d'équilibre dynamique de ces différents indicateurs.

II.6.1.4- Apport des modèles

Les modèles de dynamiques forestières offrent des perspectives intéressantes pour une gestion adaptative des forêts de protection (Brang 1997; Brang et al. 2002). L'évaluation de la protection apportée par les peuplements nécessite, en effet, une perspective dynamique basée sur des projections supérieures au temps de génération des arbres (> 300 ans en montagne), afin notamment de prendre en compte la dynamique de régénération (Brang 1997). La prévision de l'évolution future des peuplements en l'absence et en présence de traitements sylvicoles permet de déterminer l'urgence des interventions d'une part, de tester leur efficacité d'autre part (Wasser et Frehner 1996). Il reste que les modèles actuels présentent des lacunes dans la prise en compte de certains phénomènes (effets de l'augmentation du dioxyde de carbone dans l'atmosphère, espèces invasives, pathogènes etc. …). Ils permettent cependant d'éviter les erreurs les plus graves. Les modèles peuvent ainsi être utilisés en tant qu'outils supplémentaires de réflexion dans un processus global d'évaluation des stratégies de gestion des forêts de protection. Notre étude s'appuie sur l'utilisation d'un modèle de dynamique de pessières d'altitude.

[105] Eclaircie: diminution du nombre de tiges.

II.6.2- Méthode

II.6.2.1- Le modèle Mountain

Il s'agit d'un modèle arbre dépendant des distances (Courbaud et al. 2001). Ce modèle simule la croissance, la mortalité et la régénération de peuplements d'épicéas (*Picea abies* (L.) Karst.) sur des surfaces de l'ordre de l'hectare.

a- Modules de croissance et de mortalité

La croissance en hauteur et en diamètre est le produit de deux fonctions: un potentiel et un réducteur[106]. Le potentiel simule une croissance de type logistique et le réducteur dépend d'un indice de compétition calculé à partir de l'énergie des rayonnements directs et diffus interceptés par les arbres en l'absence et en présence des compétiteurs (Courbaud et al. 2003). Le calcul d'interception de la lumière prend en compte la pente, l'orientation et la géométrie des houppiers des arbres (Courbaud et al. 2003). La mortalité dépend de l'accroissement courant de l'arbre. Il s'agit d'une fonction en deux parties: en dessous d'un seuil fixé, la probabilité de dépérir est une fonction linéaire de l'accroissement. Ce type de fonction, couramment employé dans les modèles de trouées, inclut de façon implicite les chablis des arbres affaiblis par la compétition (Hawkes 2000; Keane et al. 2001; Courbaud, communication personnelle). Un élagage naturel des branches les plus basses intervient lorsque le rayonnement intercepté est faible. Le modèle d'interception de la lumière a été validé à partir de photographies hémisphériques prises dans un peuplement irrégulier de montagne (Courbaud et al. 2003). Les modules de croissance et de mortalité ont été paramétrés à partir de tables de production et par une étude qualitative du comportement du modèle (Courbaud, en préparation).

[106] Croissance en diamètre et croissance en hauteur sont découplées.

b- Module de régénération

La dynamique de la régénération repose sur le calcul de l'énergie reçue au sol par des cellules carrées d'une surface de 6.25 m^2. Les événements de régénération ont lieu tous les T_r années pour simuler les années de forte production de graines typiques des peuplements d'altitude (Mencuccini et al. 1995; Kelly et Sork 2002). Afin de prendre en compte le manque éventuel de sites refuges ("safe sites") (compétition avec la végétation basse, manque de substrat minéral; absence de bois mort), la régénération n'est possible que sur une proportion S_r. de la surface totale, les cellules concernées étant différentes pour chaque épisode de régénération. Sur les versants-nord plus humides, les semis ont besoin d'une quantité minimale d'énergie pour pouvoir s'installer (Wasser et Frehner 1996; Brang 1998). En revanche, sur les versants-sud, plus chauds et plus secs, les semis peuvent, en fonction de l'épaisseur de l'humus, dépérir par déshydratation si l'énergie reçue est trop importante (Brang 1998). Dans le modèle, les semis de hauteur initiale H_r apparaissent lorsque la quantité d'énergie calculée perpendiculairement à la pente est comprise entre les valeurs $E_{e,inf}$ et $E_{e,sup}$. Leur croissance ultérieure dépend également de la quantité d'énergie reçue (Cescatti 1996; Golser et Hasenauer 1997), énergie calculée cette fois le long de la pente. La fonction de croissance est une fonction en trois parties telle que :

$$\begin{aligned} \Delta H &= \Delta H_{max} \frac{E - RH_1}{RH_2 - RH_1} && \text{si} && RH_2 > E > RH_1 \\ \Delta H &= \Delta H_{max} && \text{si} && E > RH_2 \\ \Delta H &= 0 && \text{sinon} \end{aligned}$$

Si l'énergie reçue est insuffisante ($E<E_g$), les semis et recrus dépérissent avec une probabilité P_d telle que :

$$P_d = 1 - \mathrm{Exp}\left(\mathrm{Log}(0.5) / S_{50}\right)$$

où S_{50} représente la durée de demi-vie des semis. Au sein d'une cellule, la densité des semis ne peut dépasser une valeur DS_{max}. Pour chaque événement de régénération, le nombre de semis qui apparaît est donc égal à :

$$N_{recruits} = S_r \sum_{i=1}^{A/Scell} (b_i . f(E_i).DS_{max}.S_{cell})$$

$f(E_i) = 1$ si $E_{r,inf} < E_i < E_{r,sup}$

$f(E_i) = 0$ sinon

$b_i = 1$ si cellule est déjà régénérée

$b_i = 0$ sinon

Lorsque les recrûs atteignent une hauteur supérieure à 1,3 m, un diamètre leur est affecté (relation allométrique hauteur/diamètre) ainsi qu'une position aléatoire sur les cellules auxquelles ils appartiennent.

II.6.2.2- Indicateurs de stabilité

a- Résistance au vent :

La résistance au vent des peuplements dépend en premier lieu des caractéristiques individuelles des arbres (Everham III et Brokaw 1996): hauteur, facteur d'élancement (rapport hauteur/diamètre), volume et masse du houppier, enracinement, densité du bois. Elle dépend également des caractéristiques du vent (intensité, turbulences) et de facteurs abiotiques (topographie, caractéristiques du sol). Nous ne possédons pas actuellement de modèle phénoménologique permettant de déterminer les conséquences de la résultante de tous ces facteurs sur la sensibilité de l'épicéa en forêt de montagne (voir cependant Ancelin et al. soumis). La diversité des diamètres, la diversité des hauteurs et les facteurs d'élancement des arbres représentent souvent des indicateurs indirects de la résistance des peuplements (Wasser et Frehner 1996). Nous définirons ainsi trois types d'indicateurs de résistance :

- la proportion des arbres de diamètre supérieur à 17.5 cm dont le facteur d'élancement est inférieur à une valeur égale à 100 (arbres peu sensibles).
- la diversité des diamètres (Franc 2000; Neumann et Starlinger 2001; Staudhammer et LeMay 2001) correspondant à un indice de Shannon normalisé:

$$H = \log(n) \sum_{i=1}^{n} P_i \log(P_i)$$

avec n le nombre de classes et P_i la proportion des éléments de la classe i. Cet indice varie de 0 (présence d'une seule catégorie de diamètre) à 1 (toutes les classes de diamètres ont la même proportion). Nous utilisons le nombre d'arbres par classe de 5 cm (12.5 cm à 92.5 cm).

- L'écart-type des diamètres :

$$s = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} (d_i - \bar{d})^2}$$

avec N le nombre total d'arbres, d_i le diamètre de l'arbre i et $\bar{d}$ le diamètre moyen. Un peuplement régulier présente un écart-type de l'ordre de 5 cm et un peuplement irrégulier un écart-type de l'ordre de 15 cm.

Le premier indice de résistance sous-estime l'effet hauteur des arbres (Ancelin et al., soumis). La diversité de Shannon donne du poids aux distributions uniformes et exige de définir des classes (Staudhammer et LeMay 2001). L'écart-type, quant à lui, se calcule à partir des diamètres individuels mais donne du poids aux distributions bimodales. L'utilisation conjointe de ces différents indicateurs permet d'obtenir des informations complémentaires.

b- Elasticité

L'élasticité correspond au temps de retour à une structure remplissant des critères de protection satisfaisants (Brang 1997). L'élasticité est directement liée à la dynamique de la régénération et à celle des tiges dites d'avenir susceptibles de réagir à une ouverture de la canopée (Chauvin et al. 1994; Brang 1997). Une régénération abondante permet une reconstitution rapide des strates basses et intermédiaires après perturbation assurant une forte densité et un couvert continu, deux éléments importants pour de nombreuses fonctions de protection (chutes de blocs, avalanche, érosion). Par conséquent, nous avons choisi, comme indicateur d'élasticité, le couvert de la strate définie par les arbres de hauteur comprise entre 1.3 m et 10 m (stades recrûs, gaulis, perchis).

II.6.2.3- Indicateurs de fonction de protection

a- Chutes de blocs:

La forêt peut jouer un rôle important de rempart contre les chutes de blocs. L'efficacité de cette protection dépend d'un ensemble relativement complexe de facteurs abiotiques tels la pente, les caractéristiques du sol, la situation (départ, transit, arrivée), et la taille des blocs. Elle dépend également de la structure du peuplement: la densité, la distribution des diamètres et la distribution spatiale des arbres (Cattiau et al. 1995; Dorren et al. 2003; Frédéric Berger, communication personnelle). L'objectif est de limiter le libre parcours moyen des blocs au sein du peuplement en favorisant des structures à forte densité de tiges d'un diamètre adapté à la taille des blocs et à la situation. Etant donné l'absence actuelle de relation empirique entre structures des peuplements et probabilité d'interception des blocs, nous utilisons la somme des diamètres de plus de 17,5 cm comme indicateur de protection. Cet indicateur permet de prendre en compte la distribution réelle des diamètres. Il peut être relié à une probabilité d'impact des blocs en supposant une distribution aléatoire des arbres (Benoît Courbaud, com. perso.).

b- Avalanches

Les risques d'avalanche dépendent de la taille des trouées dans le peuplement, de la pente et des changements de convexité dans l'angle de la pente (Bebi et al. 2001). La protection contre les avalanches consiste principalement à éviter les grandes ouvertures dans les peuplements (Wasser et Frehner 1996; Brang 1997). Nous avons élaboré un algorithme en langage JAVA (voir code Appendice C) qui détermine la distribution des trouées en fonction de leur surface dans les peuplements (fig. II.14). A partir de cette distribution, il est possible de déterminer la surface moyenne des trouées et la surface de la plus grande trouée à chaque pas de temps. A noter que les trouées de grande taille sont également préjudiciables à la protection contre les chutes de blocs.

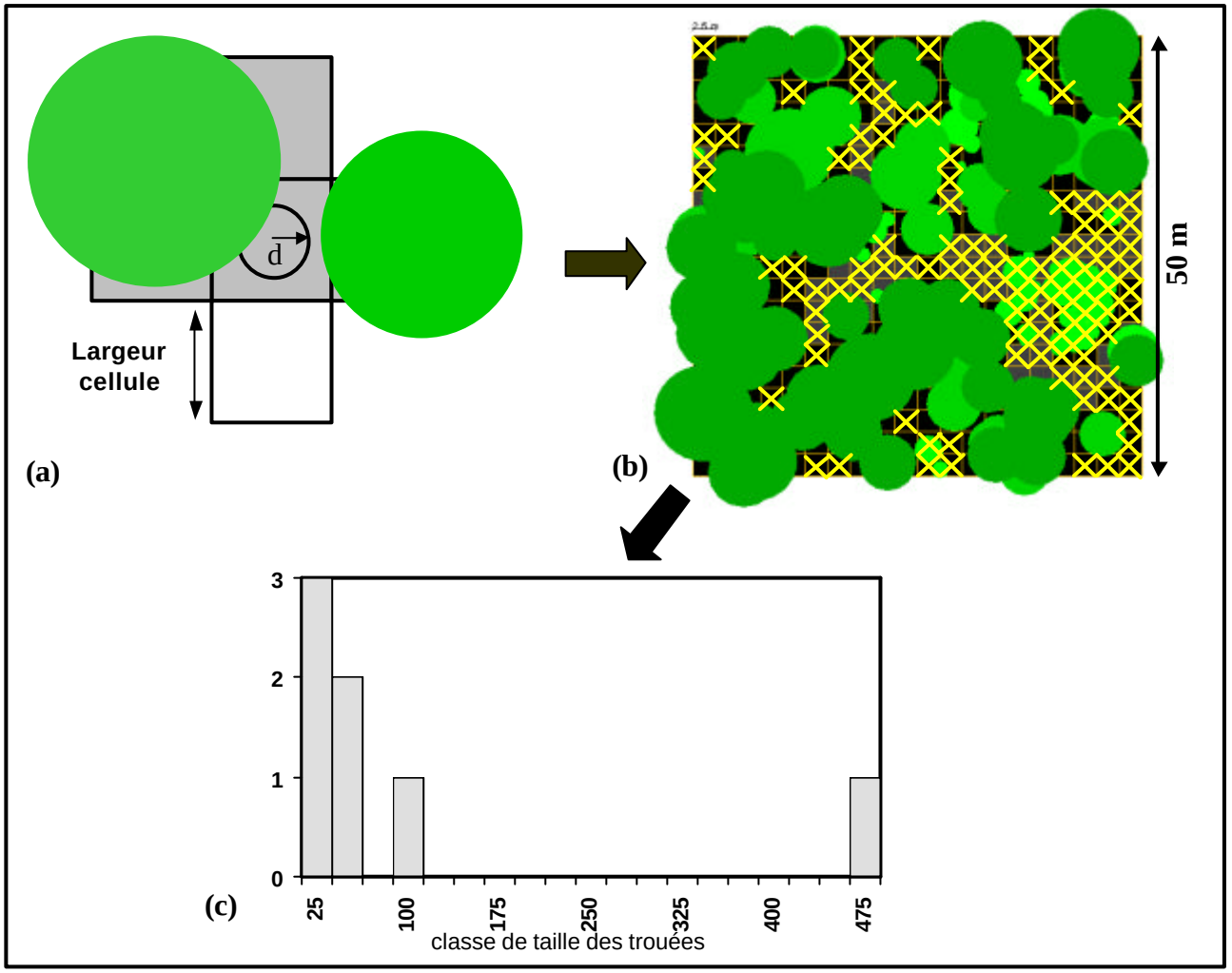


Figure II.17: *(a) le paramètre d permet de définir si une cellule est couverte ou non (en gris), (b) ce qui permet de définir l'ensemble des cellules appartenant à une trouée (croix jaunes), (c) ce qui permet de déterminer la taille des trouées (ensemble de cellules non couvertes contiguës) et par conséquent la distribution des trouées en fonction de leur surface en m² dans le peuplement.*

II.6.2.4- Régimes d'éclaircies

Deux régimes d'éclaircies ont été simulés. Dans le premier, on prélève, tous les 20 ans et de manière aléatoire, une proportion fixe des tiges de plus de 12.5 cm de diamètre (régime aléatoire). Dans le deuxième régime, on prélève, toujours tous les 20 ans, les arbres de manière agrégée (régime agrégé, fig. II.15) en s'appuyant sur un processus de Neymann-Scott (Goreaud, 2000) (voir code Annexe D). Les arbres de plus de 12.5 cm de diamètre sont

prélevés dans des cercles de 10 m de rayon dont les coordonnées des centres sont tirées au sein d'une loi uniforme.

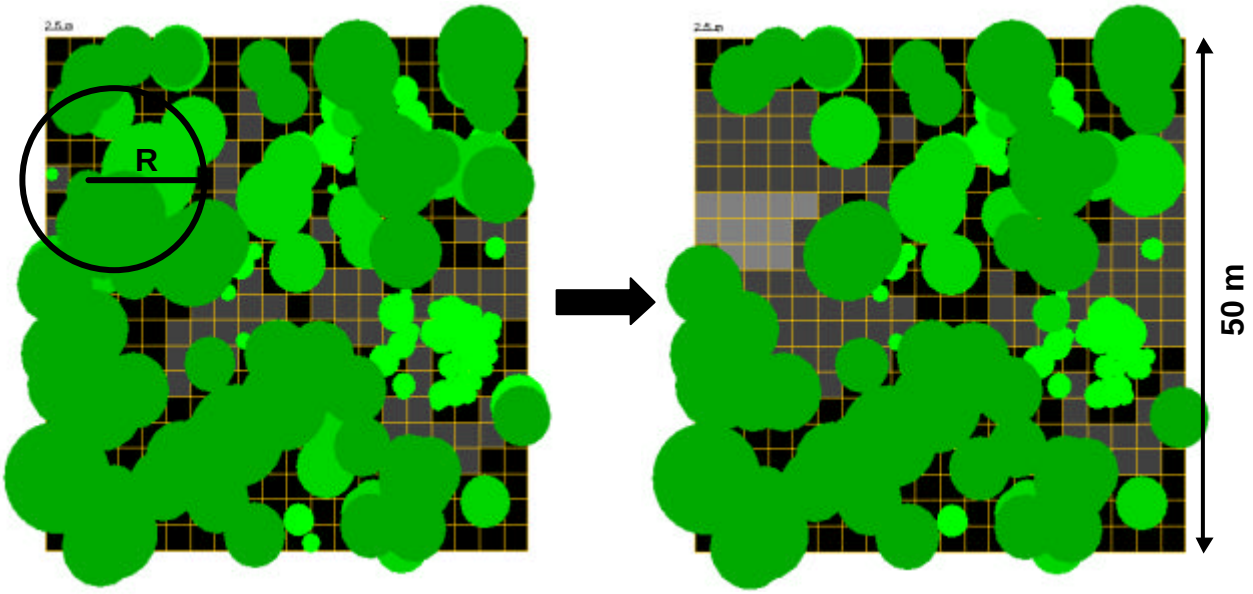


Figure II.18: *méthode de prélèvement des arbres par un processus de Neymann-Scott. On définit un ou plusieurs cercles de rayon R dont les coordonnées des centres sont tirées dans une loi uniforme. Les arbres* ont *une probabilité P d'être prélevés (cette probabilité peut dépendre des caractéristiques de l'arbre. Ici P = 1 et R = 10. L'algorithme de disposition des cercles prend en compte le torre.*

II.6.2.6- Simulations

Les simulations ont été effectuées à partir d'un terrain nu de 1 ha, de pente 30° orientée Nord, et sur une période 800 ans afin de dégager les grandes tendances des dynamiques. Afin de pouvoir tester différents états initiaux, les calculs des différents indicateurs ont été effectués sur la période 300-800 ans. Pour le régime aléatoire, 6 intensités de prélèvements ont été simulées: 5%, 10%,…, 30%. Pour le régime agrégé, nous avons fait varier le nombre de trouées de 1 à 8. Une modalité sans intervention a également été réalisée. Afin de pouvoir comparer et représenter sur un même graphique les résultats des deux types d'éclaircies nous avons calculé la moyenne des prélèvements dans le cas du régime agrégé (fig. II.16). Pour chacune des intensités de prélèvement des deux régimes, 10 répétitions ont été effectuées. Nous avons utilisé la ferme de calcul du Cemagref de Clermont-Ferrand pour réaliser les 150 simulations. Le tableau II indique les valeurs des paramètres pour le module de régénération.

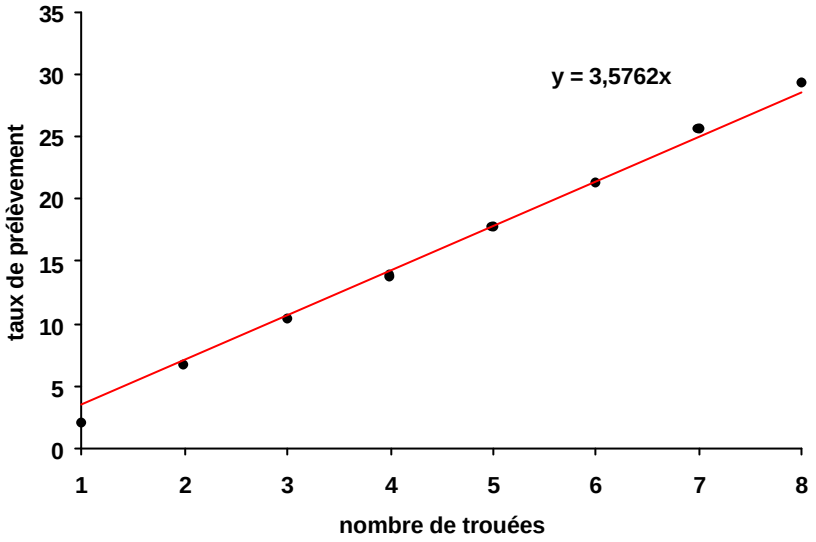


Figure II.19: *relation linéaire entre le nombre de trouées et l'espérance de la proportion d'arbres prélevés (coefficient de détermination: 0.9934).*

REGENERATION

PARAMETRE	VALEUR
T_r (an)	10
D_r (m^{-2})	0,2
S_r (%)	100
E_g, E_d (%)	20
$E_{e,inf}$ (%)	20
$E_{e,sup}$ (%)	100
RH_1(%)	0
RH_2 (%)	40
DH_{max} (cm)	30
S_{50} (an)	0
H_r (cm)	5

Tableau I: *valeurs des paramètres choisies pour les simulations concernant le module de régénération*

II.6.2.5- Moyenne temporelle, constance et permanence

La moyenne temporelle d'un indicateur correspond à la moyenne de l'ensemble des valeurs prises par l'indicateur au cours du temps. Pour la constance, nous avons retenu la mesure définie par le rapport moyenne temporelle sur écart-type temporel (cf. § II.4.1.2)[107]. Cette mesure ne convient cependant pas pour l'indicateur de risque d'avalanches (taille de la plus grande trouée) pour lequel la mesure de constance privilégiée est l'écart-type temporel. Le nombre de répétitions pour chaque modalité étant faible, il n'a pas été possible de raisonner en terme de fréquence pour la permanence. C'est pourquoi nous ne présentons, dans les graphiques, que les isoclines 0% et 100% de simulations permanentes en fonction du taux de prélèvement (cf. *supra* fig. II.13). Pour la permanence, nous utilisons une période de tolérance arbitraire de 10 ans pour l'ensemble des indicateurs. Dans le cas de la taille de la plus grande trouée il s'agit d'un critère de tolérance supérieur (T_{sup}) car le risque concerne les grandes valeurs de cet indicateur. Pour les autres indicateurs, il s'agit d'un critère de tolérance inférieur (T_{inf}).

II.6.3- Résultats

II.6.3.1- Dynamiques temporelles

La figures II.20a à II.20h exposent les dynamiques moyennes des différents indicateurs pour les deux scénarios d'éclaircies et différents taux de prélèvement.

II.6.3.1.1- Absence d'intervention

En l'absence d'intervention, l'ensemble des indicateurs présente des cycles (période de 250 ans) qui révèlent l'absence d'équilibre dynamique pour la période considérée (300-800 ans)[108]. L'existence de telles dynamiques pour les populations de plantes a récemment été

[107] Cette mesure de constance favorise, pour une même fluctuation autour de la moyenne, les moyennes élevées. Il existe donc un à *priori* positif pour les fortes valeurs des indicateurs.
[108] Des simulations réalisées à plus long terme (2000 ans) montrent que ces oscillations persistent (Benoît Courbaud, com. perso.).

mise en évidence lorsque la régénération est affectée par la présence d'arbres adultes et lorsque la mortalité dépend de la croissance des individus (Bauer et al. 2002), ce qui est le cas dans notre modèle. Cette dynamique concorde également avec les observations de terrain, les peuplements d'épicéas de l'étage montagnard ayant naturellement tendance à se régulariser au cours de leur développement, créant une synchronisation des événements de mortalité des individus et une concentration dans le temps des épisodes de régénération (Wasser et Frehner 1996; Motta et Haudemand 2000). Cette dynamique est illustrée par la figure II.21 qui présente les structures des peuplements dans l'espace défini par les variables surface terrière, diversité des diamètres et couvert de la strate 1,3-10 m. On y retrouve la succession des différentes phases citées par Motta et Haudemand (2000; cf. *supra* fig. II.16): phase initiale, phases de transition (ou phase d'exclusion) et de développement, phase optimale (ou phase de maturité), phases de vieillissement, de désagrégation et de régénération.

La phase initiale est caractérisée par des peuplements denses avec une forte domination des catégories de diamètre 15 et 20 cm. La phase de transition (ou phase d'exclusion) correspond à la mise en place d'une hiérarchie entre les tiges et à un étalement correspondant de la distribution des diamètres. La phase de développement et la phase optimale (ou phase de maturité) occupent la plus grande partie du cycle (boucle lente) et décrivent des peuplements à forte surface terrière riche en bois moyen et gros bois (> 30 cm de diamètre). S'en suit une rapide désagrégation du peuplement qu' accompagne l'installation de la régénération (boucle rapide). L'ensemble des structures présente une faible diversité en diamètre et les phases possédant de fortes valeurs du couvert de la strate 1,3-10 m (phases de désagrégation et de régénération) n'occupent qu'un cinquième du cycle (50 ans, fig. II.20c).

Le pic de la somme des diamètres (phase de transition, fig. II.20b) précède celui de la surface terrière (phase de développement, fig. II.20a). Le pic de l'écart-type des diamètres, quant à lui, ne se répercute pas sur la diversité des diamètres et celle des hauteurs (fig. II.20d,e,f). Ce phénomène est lié au poids que donne l'écart-type aux distributions bimodales lors des phases de désagrégation et de régénération. En revanche, ce pic correspond à une forte proportion d'arbres ayant un facteur d'élancement inférieur à 100 (fig. II.20g). La diversité des hauteurs reste élevée au moment où la diversité des diamètres passe par son minimum (phase initiale). Inversement la diversité des diamètres se maintient autour d'une valeur de 0,5 lorsque la diversité des hauteurs est minimum (phase de maturité). Il existe donc un certain découplage entre diversité des hauteurs et diversité des diamètres.

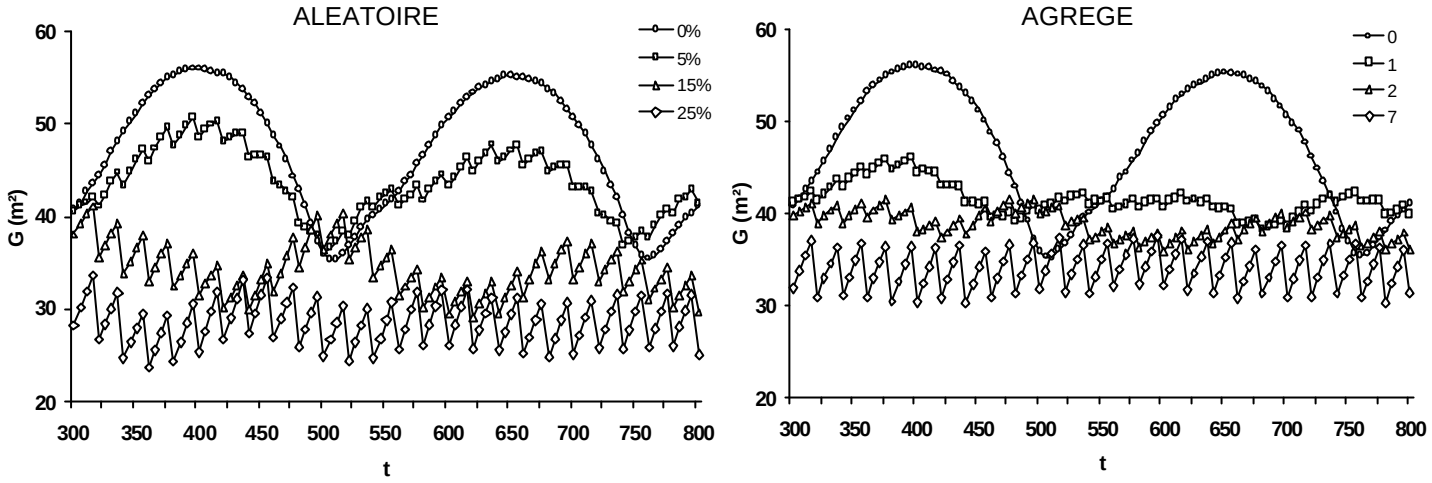
Il apparaît dors et déjà que l'absence d'interventions permet d'obtenir les valeurs les plus élevées des indicateurs de protection (somme des diamètres et taille de la plus grande trouée) mais de façon temporaire et au détriment des indicateurs de résistance (diversité des diamètres et des hauteurs, écart-type des diamètres, proportion d'arbres avec un facteur d'élancement inférieur à 100) et d'élasticité (couvert de la strate 1,3-10 m).

II.6.3.1.2- Effets des interventions

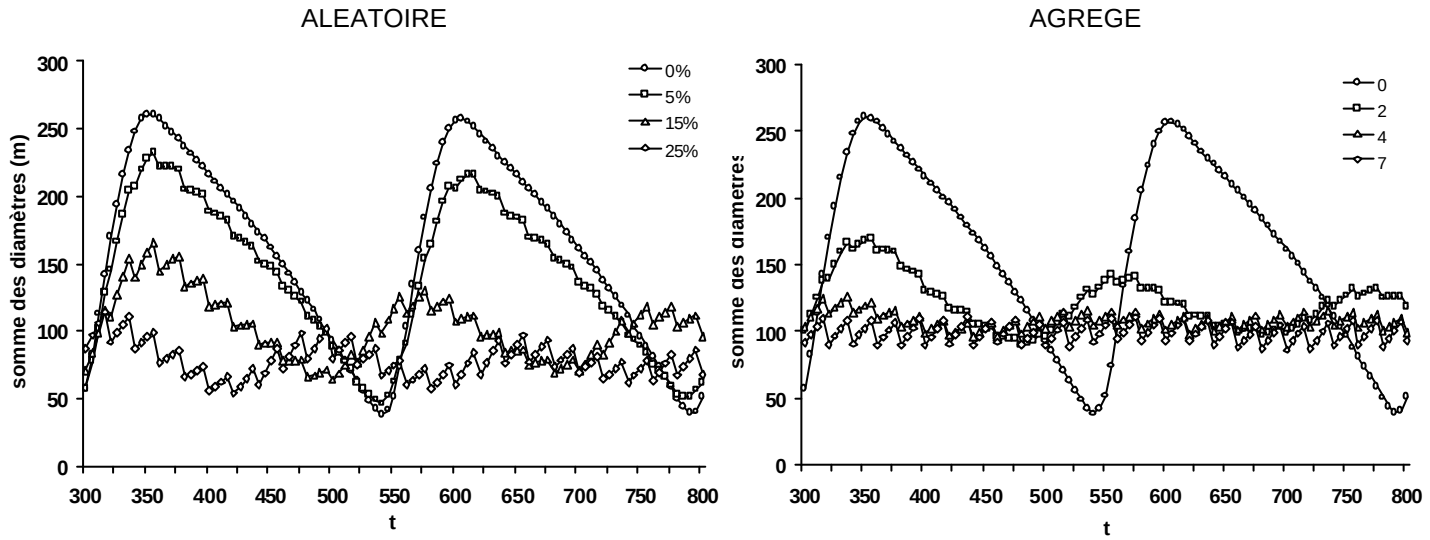
Les prélèvements ont pour principal effet de diminuer l'amplitude et la période des oscillations. On peut également noter une tendance à l'amortissement de ces oscillations, excepté pour la surface de la plus grande trouée (fig. II.20h). Cet amortissement est nettement plus marqué dans le cas du scénario agrégé qui favorise une continuité des événements de régénération (fig. II.20c). Le cycle mis en évidence dans le scénario sans intervention s'efface ainsi peu à peu pour faire place à une succession de peuplements plus ou moins irréguliers (fig. II.20d,e,f). Les peuplements qui optimisent la somme des diamètres sont des peuplements réguliers riches en petit bois et bois moyen (< 42,5 cm de diamètre) (ex. fig. II.22). Les peuplements qui optimisent la diversité des diamètres sont des peuplements irréguliers où de nombreuses catégories de diamètre sont représentées et où les petites catégories de diamètre dominent (ex. fig. II.23). Ces peuplements sont obtenus pour les taux de prélèvement les plus élevés.

Dynamique temporelle des indicateurs

(a) surface terrière (m²)



(b) somme des diamètres (m)



(c) couvert de la strate 1,3 – 10 m (m²)

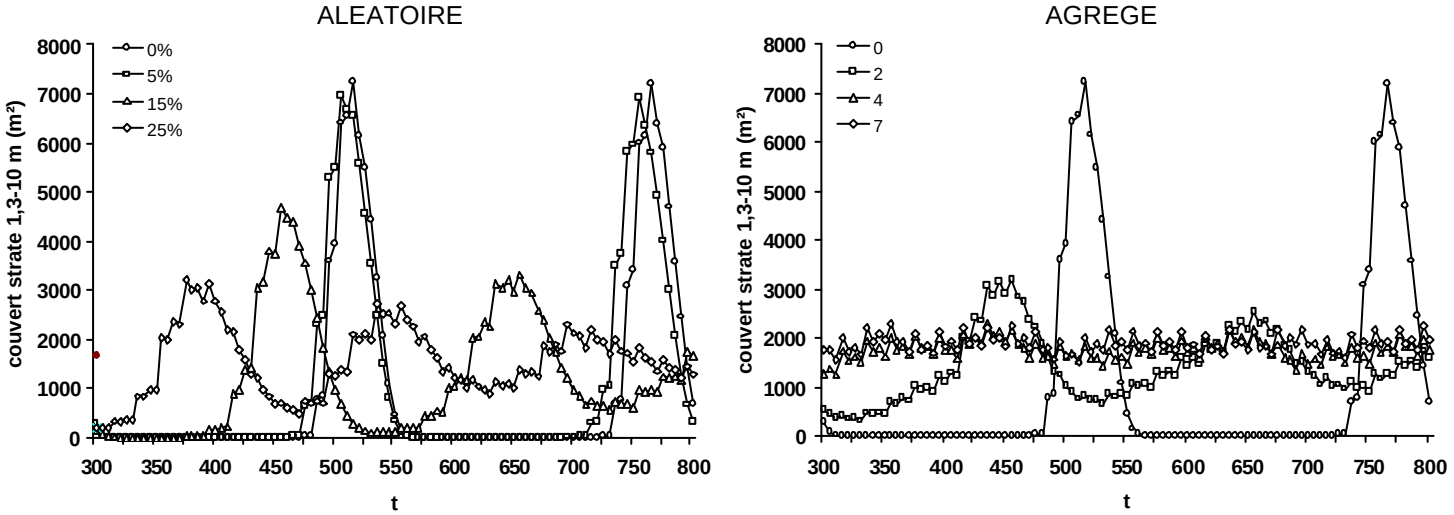
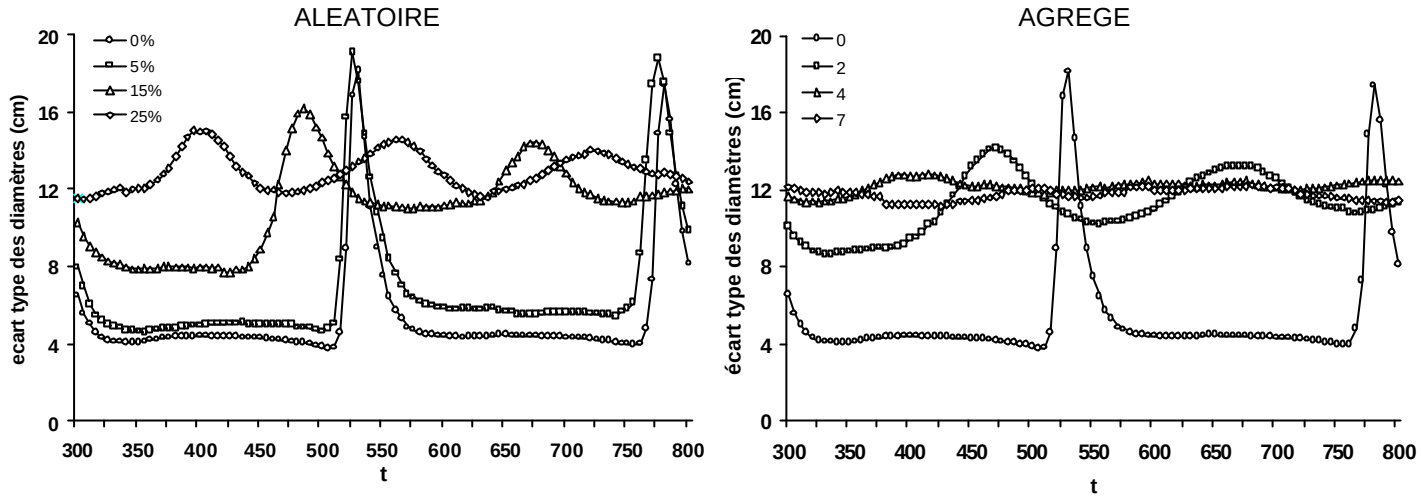


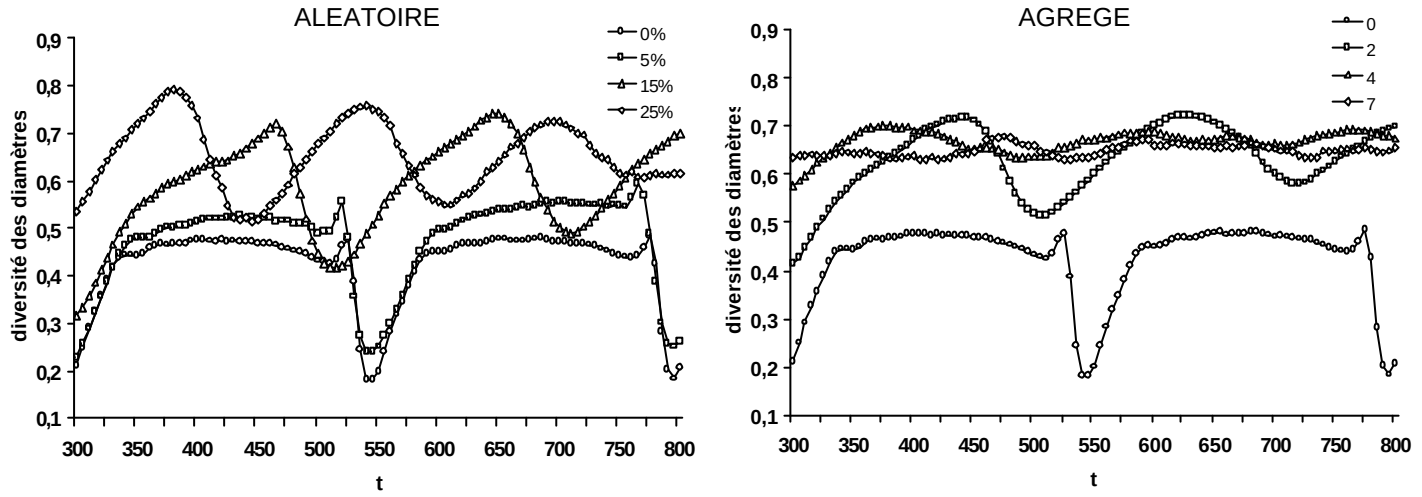
Figure II.20: *évolution des indicateurs pour les deux scénarios et pour différents taux de prélèvement. Les courbes sont obtenues à partir des moyennes des 10 répétitions.*

Dynamique temporelle des indicateurs

(d) écart-type des diamètres (cm)



(e) diversité des diamètres



(f) diversité des hauteurs

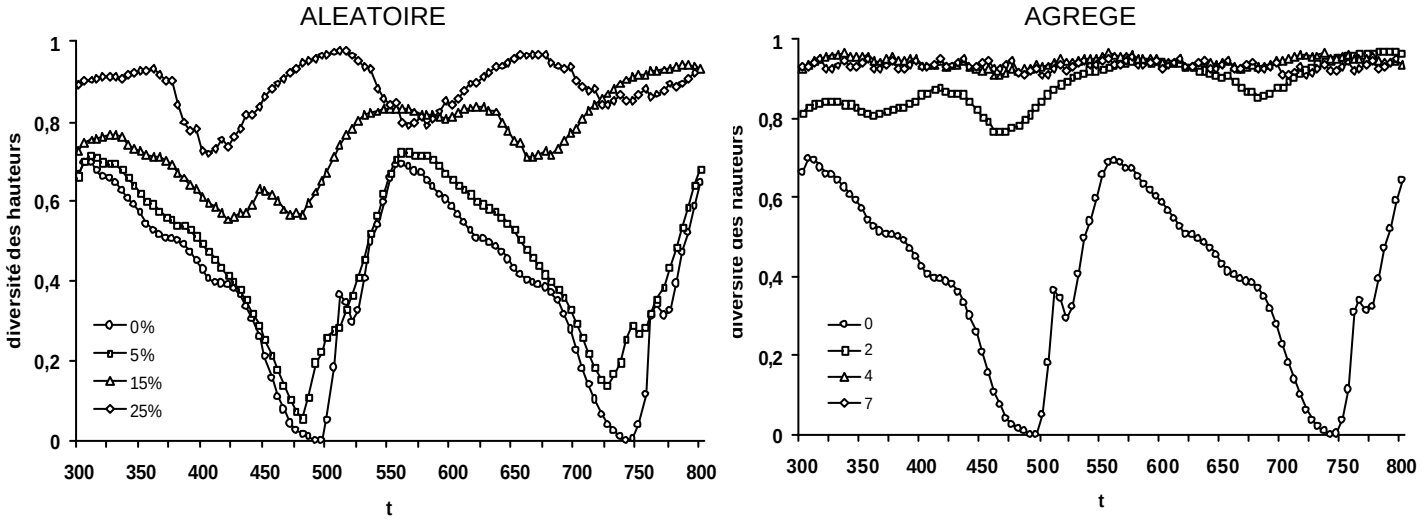
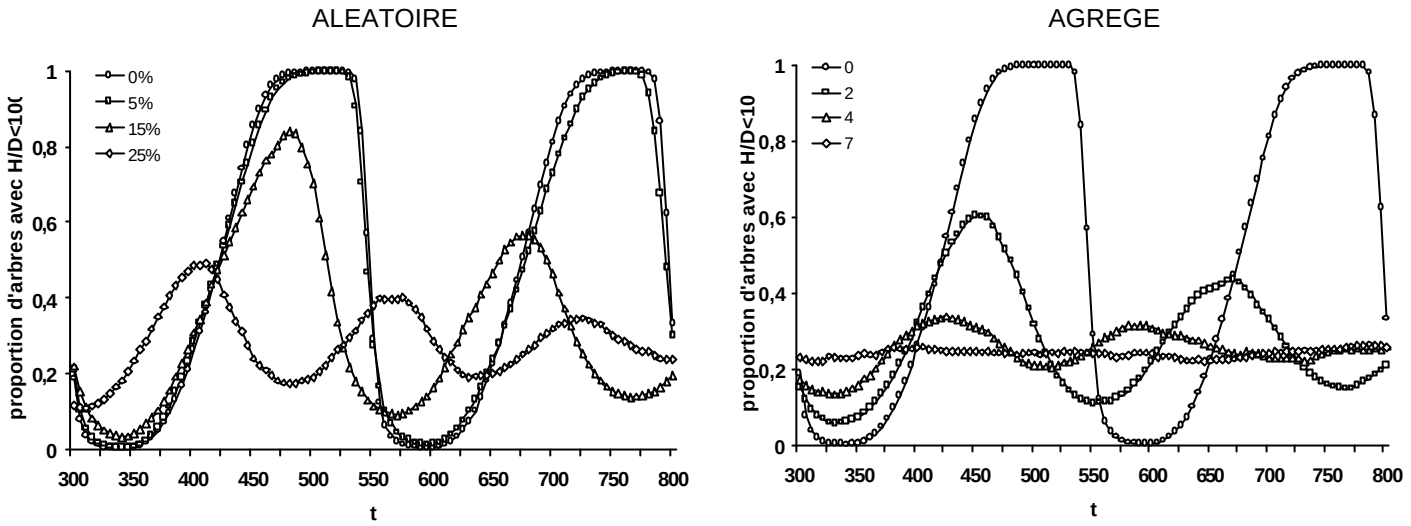


Figure II.20 (suite): *évolution des indicateurs pour les deux scénarios et pour différents taux de prélèvement. Les courbes sont obtenues à partir des moyennes des 10 répétitions.*

Dynamique temporelle des indicateurs

(g) proportion d'arbres avec H/D<100



(h) surface de la plus grande trouée (m²)

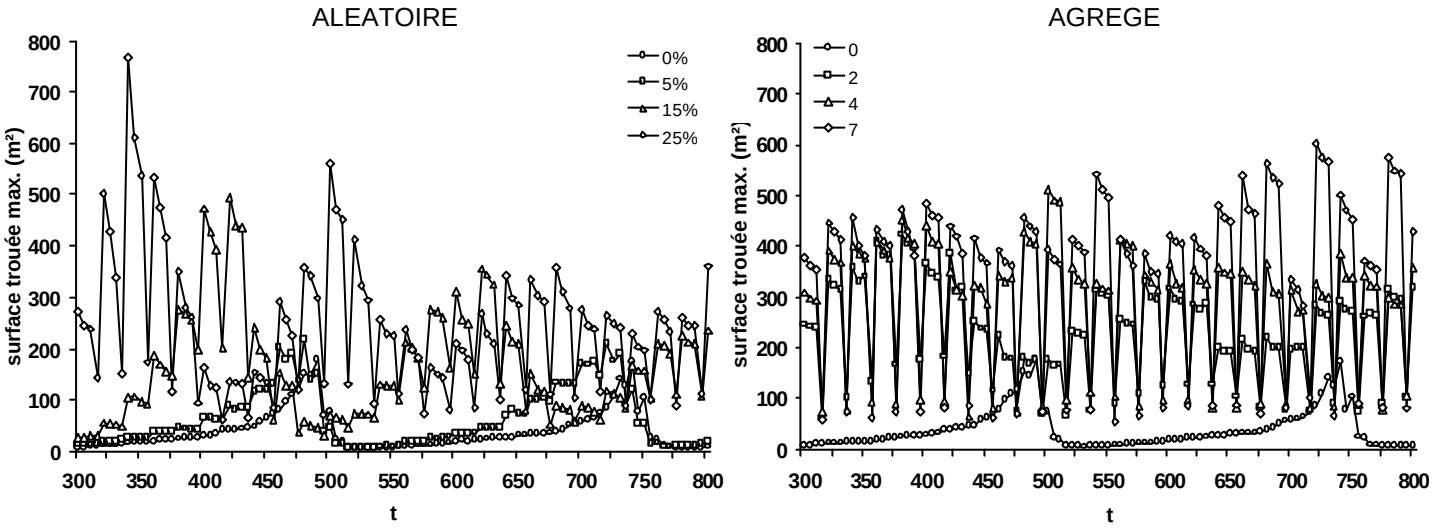


Figure II.20 (suite): *évolution des indicateurs pour les deux scénarios et pour différents taux de prélèvement. Les courbes sont obtenues à partir des moyennes des 10 répétitions.*

Evolution des structures

SCENARIO SANS INTERVENTION

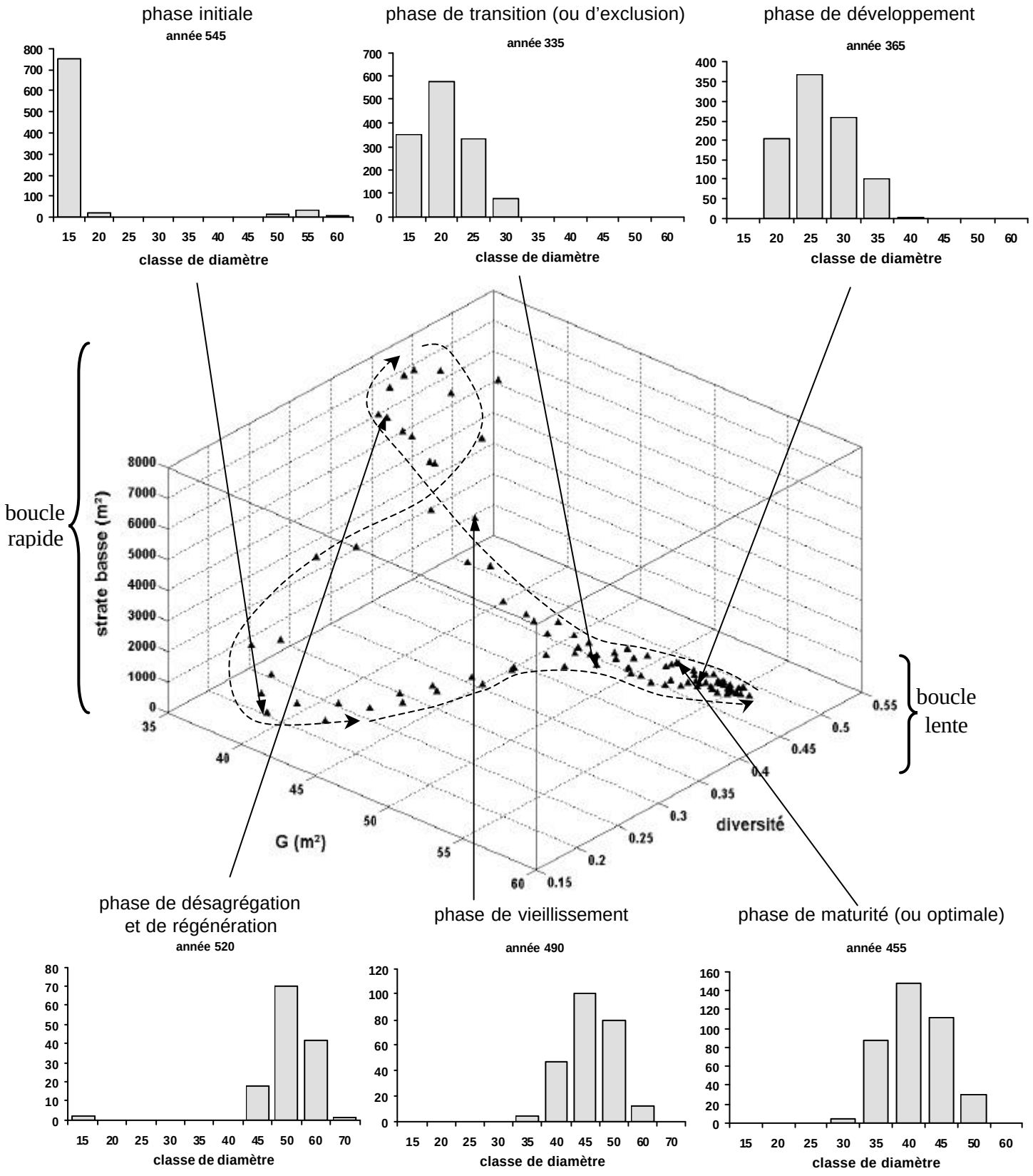


Figure II.21: *représentation des structures des peuplements dans l'espace défini par les axes diversité – surface terrière (G) – strate basse en l'absence d'interventions. On retrouve les phases de développement, de maturité, de sénescence, de désagrégation et de régénération. Le cycle entier dure 200-250 ans. L'année 605 présente la structure la plus efficace pour la protection contre les chutes de blocs (262m).*

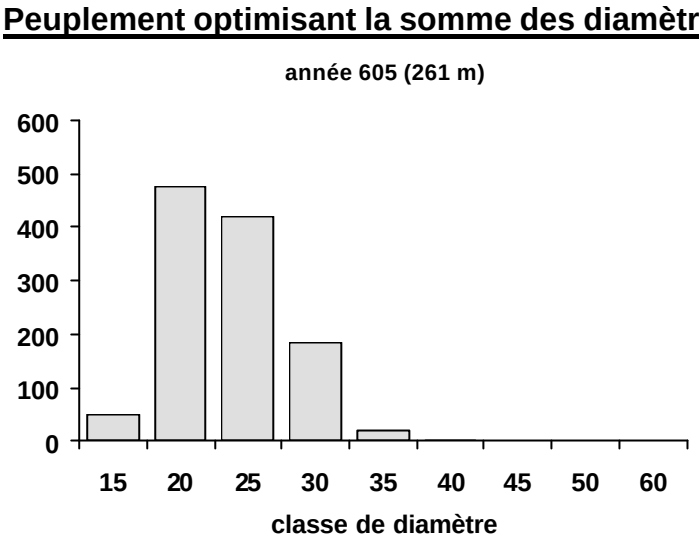


Figure II.22 : *L'année 605 du scénario sans intervention présente la structure qui optimise à la somme des diamètres (261 m). La surface terrière est égale à 51 m², la diversité des diamètres à 0.45, l'écart-type à 4.31 cm et le couvert de la strate 1.3-10 m à 0 m². Pour information la diversité des hauteurs est égale à 0.59.*

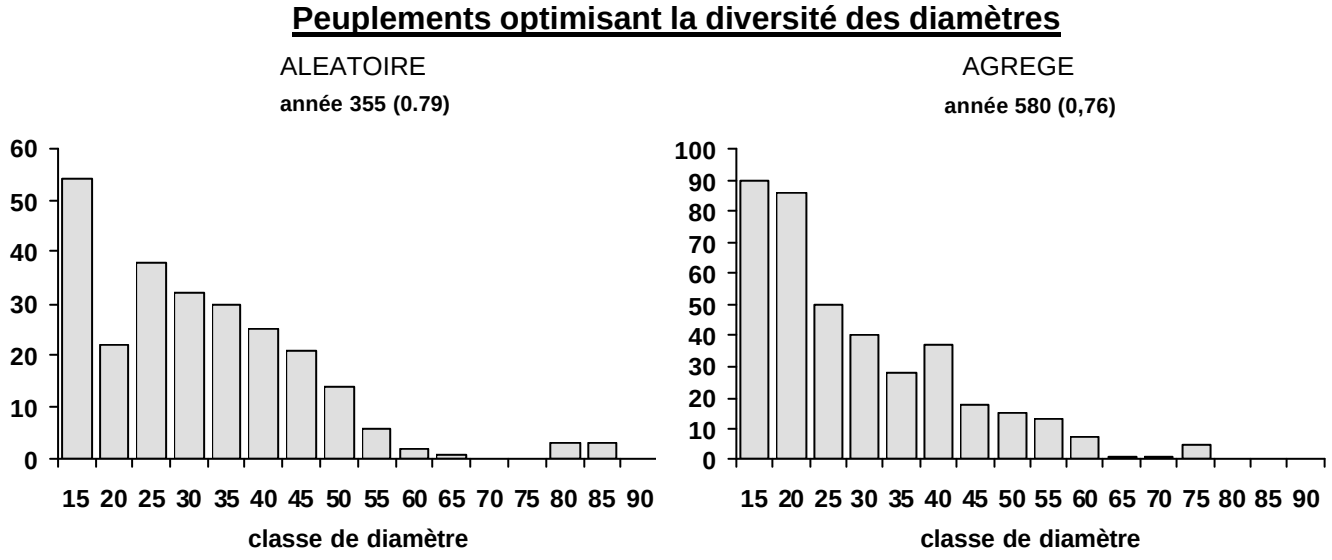


Figure II.23 : *L'année 355 du scénario aléatoire avec des prélèvements de 30% et l'année 580 du scénario agrégé avec des prélèvements moyens de 21% présentent les structures qui optimisent la diversité des diamètres. Pour le scénario aléatoire, c'est également la structure qui optimise le couvert de la strate 1,3-10 m (3800 m² ; contre 1928 m² dans le cas du scénario agrégé). Les surfaces terrières sont respectivement égales à (aléatoire - agrégé) 27,5 m²- 34.22 m², la somme des diamètres à 70 m – 97 m, et l'écart-type des diamètres à 14.5 cm – 13.6 cm. Pour information, les diversités des hauteurs sont égales à 0.84 – 0.89.*

II.6.3.2- Moyenne temporelle, écart-type temporel et constance

Les figures II.24a à II.24h présentent la moyenne temporelle, l'écart-type temporel et la constance des différents indicateurs en fonction des taux de prélèvement. Il s'agit des valeurs moyennes sur les 10 répétitions (l'erreur standard pour chaque taux de prélèvement n'est pas figurée). Pour la taille de la plus grande trouée, seul l'écart-type temporel et la moyenne temporelle sont représentés (fig. II.24h).

II.6.3.2.1- Moyenne temporelle

La moyenne temporelle de l'indicateur d'élasticité (couvert de la strate 1.3-10 m, fig. II.24c) augmente avec le taux de prélèvement pour les deux scénarios. Les éclaircies favorisent la pénétration du rayonnement diffus[109] créant des conditions propices à la régénération de l'épicéa qui n'est pas ici limitée par la fréquence d'autres microsites ou par une végétation concurrente (cf. paramètre S_r Tableau I). Les prélèvements par trouées sont d'ailleurs plus efficaces avec un couvert maximum de 1940 m² contre 1640 m² pour les prélèvements aléatoires (taux de prélèvement 30%). En revanche la moyenne de l'indicateur de protection contre les chutes de blocs (somme des diamètres fig. II.24b) diminue pour les deux scénarios, diminution qui va de pair avec une augmentation de la surface de la plus grande trouée (fig. II.24h). L'amélioration, par les coupes, des conditions de régénération ne s'accompagne donc pas d'une meilleure protection contre les chutes de blocs et ce, quel que soit le scénario. Pour la moyenne temporelle, indicateur d'élasticité et indicateurs de fonction de protection apparaissent ainsi négativement corrélés.

[109] Sur une pente de 30° d'un versant nord le rayonnement direct est très limité.

Moyenne temporelle, écart-type temporel et constance des indicateurs

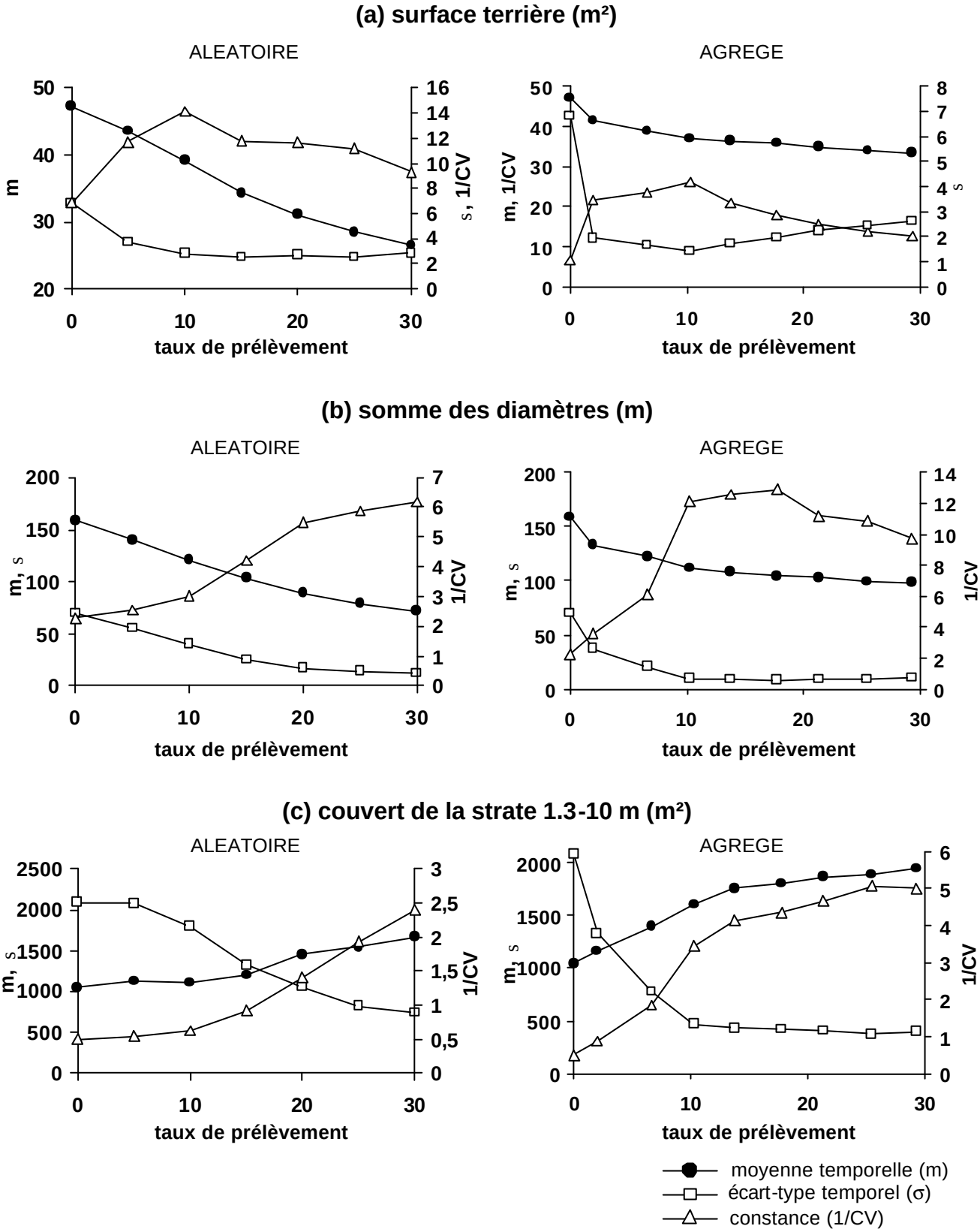


Figure II.24: *moyenne temporelle (m), écart-type temporel (s) et constance (1/CV) des indicateurs de protection et des indicateurs de stabilité pour le régime aléatoire et le régime agrégé. Les erreurs standard ne sont pas figurées.*

Moyenne temporelle, écart-type temporel et constance des indicateurs

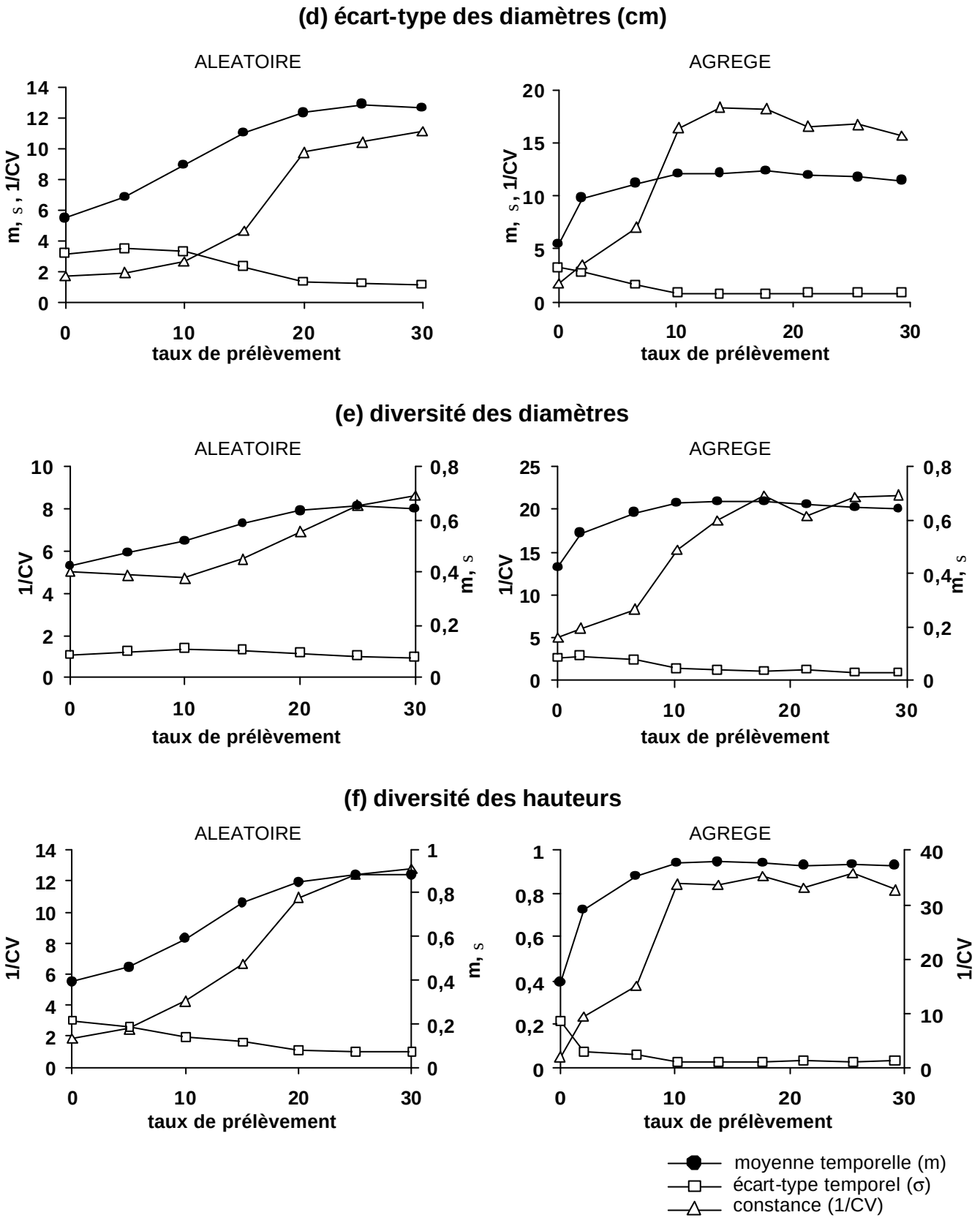


Figure II.24 (suite): *moyenne temporelle (m), écart-type temporel (s) et constance (1/CV) des indicateurs de protection et des indicateurs de stabilité pour le régime aléatoire et le régime agrégé. Les erreurs standard ne sont pas figurées.*

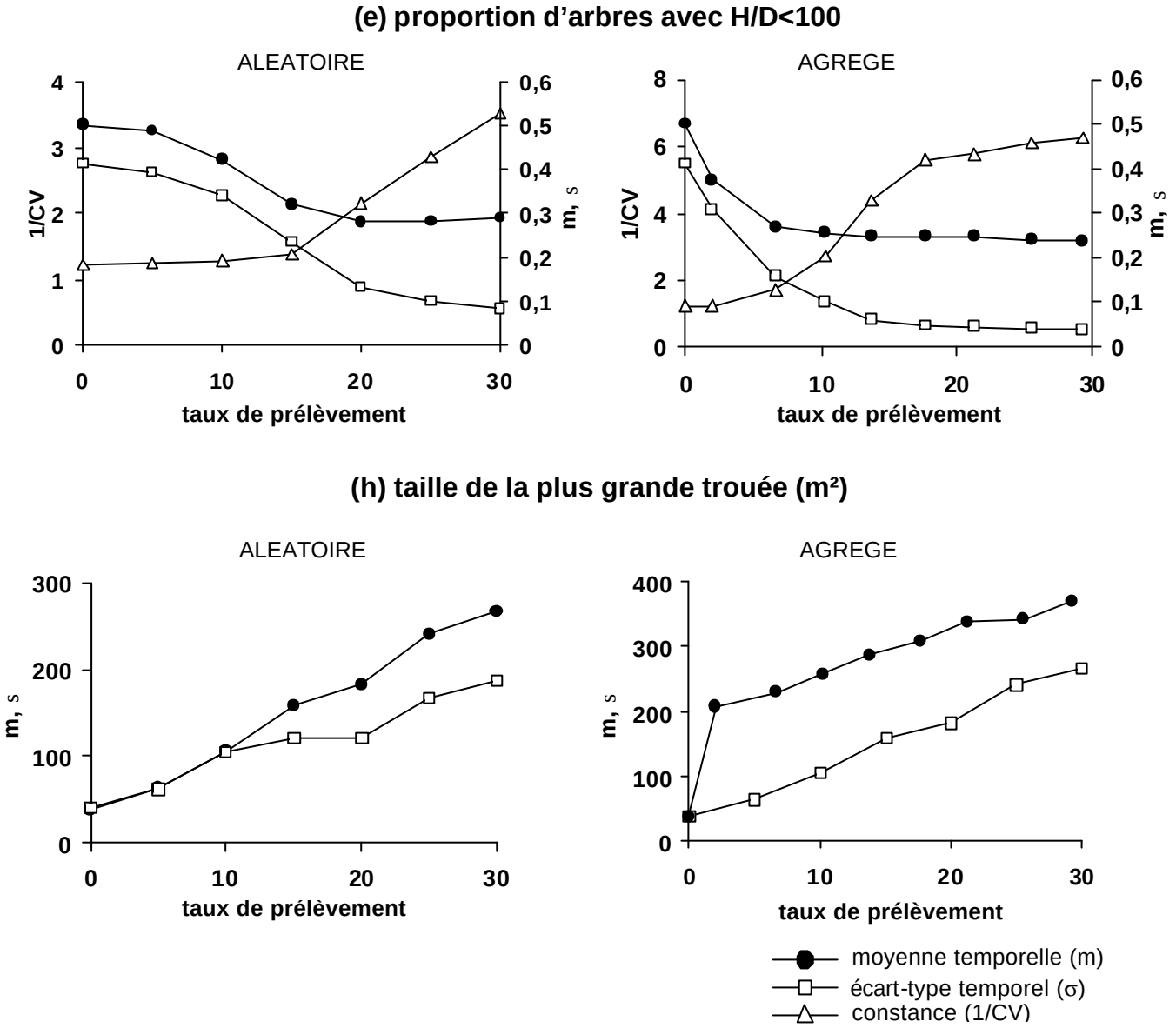


Figure II.24 (suite): *moyenne temporelle (m), écart-type temporel (s) et constance (1/CV) des indicateurs de protection et des indicateurs de stabilité pour le régime aléatoire et le régime agrégé. Les erreurs standard ne sont pas figurées.*

Dans le cas du scénario aléatoire, les moyennes temporelles de la diversité des diamètres, de la diversité des hauteurs et de l'écart-type des diamètres sont maximales pour les plus forts taux de prélèvement (fig. II.24.d,e) et sont donc positivement corrélées à celle de l'indicateur d'élasticité (couvert de la strate 1,3-10m). Les trouées créent, quant à elles, un maximum d'hétérogénéité horizontale pour des prélèvements intermédiaires (fig. II.24d,e,f) mais conduisent toujours à un maximum d'hétérogénéité verticale pour le taux de prélèvement 30%. A contrario, la moyenne de l'indicateur de résistance (proportion d'arbres

avec un facteur d'élancement inférieur à 100) diminue avec le taux de prélèvement pour les deux scénarios, atteignant un plateau pour le taux 20% (proportion égale à 0.30) dans le cas du scénario aléatoire et pour le taux 10% (proportion égale à 0.25) dans le cas du scénario agrégé (fig. II.24g). Ce résultat est en grande partie lié à la dynamique de la régénération et à la structure des peuplements: une compétition active entre les recrûs favorise l'émergence de perches ayant un facteur d'élancement élevé, perches qui dominent dans les peuplements irréguliers. Il existe donc un artefact qui met en évidence la difficulté de comparer la résistance de différents types de peuplements (ex. réguliers et irréguliers) à partir de cet indicateur qu'il est nécessaire d'interpréter avec précaution.

Les différences qualitatives entre les scénarios aléatoire et agrégé concernent ainsi principalement les indicateurs de résistance basés sur l'écart-type et la diversité des diamètres. Le tableau II indique les valeurs maximales des moyennes temporelles, de la constance et de la permanence des indicateurs pour les deux scénarios. Pour la moyenne temporelle, ce tableau révèle que les différences entre les deux scénarios ne sont pas significatives, excepté pour les indicateurs de protection contre les avalanches (taille de la plus grande trouée) et d'élasticité (couvert strate 1,3-10 m) qui pour le premier fait pencher en faveur du scénario aléatoire et pour le second en faveur du scénario agrégé. Le tableau III indique quant à lui les taux de prélèvement pour lesquels les valeurs maximales des indicateurs sont obtenues. Pour la moyenne temporelle, ce tableau met en évidence les discordances entre indicateurs de protection et indicateurs de stabilité.

Afin de déterminer, pour chaque scénario, le taux de prélèvement permettant d'obtenir le meilleur compromis nous définissons un critère de choix C de la manière suivante: soit N le nombre d'indicateurs retenus, soit X_{ij} les valeurs j prises par l'indicateur i pour les différents taux de prélèvements, soit X_{iM} et X_{im} les valeurs maximale et minimale respectivement de l'indicateur i et a_i le poids attribué à cet indicateur, on a[110]:

[110] les valeurs c_{ij} sont ici continues mais elles peuvent être également de type binaire 0/1 s'il existe des valeurs-seuil connues pour les indicateurs. Par exemple Wasser et Frehner (1996) indiquent une valeur critique de 400 m² à ne pas dépasser pour la surface des trouées. Dans ce cas, $c_{ij}=0$ si $X_{ij}\geq 400$ et $c_{ij}=1$ si $X_{ij}<400$. Dans la formule, $c_{ij}=X_{ij}/X_{iM}$ lorsque les fortes valeurs des indicateurs sont valorisées et $c_{ij}=X_{im}/X_{ij}$ dans le cas contraire.

$$C_j = \frac{1}{\sum_{i=1}^{N} a_i} \sum_{i=1}^{N} a_i c_{ij}$$

$$c_{ij} = \frac{X_{ij}}{X_{iM}} \quad \text{ou} \quad c_{ij} = \frac{X_{im}}{X_{ij}}$$

En l'absence de hiérarchie entre les différents indicateurs ($\forall i, a_i = 1$), le meilleur compromis est réalisé pour le scénario sans intervention (fig. II.25). Ce scénario, bien que peu performant sur la plupart des indicateurs de stabilité, offre, en moyenne, les meilleurs garanties vis à vis des indicateurs de protection contre les chutes de blocs et les avalanches (tableau IV). Pour les scénarios aléatoire et agrégé, le meilleur compromis est obtenu pour les taux de prélèvements 30% et 13% respectivement. Pour ces taux de prélèvement, le scénario agrégé représente le scénario favorisant le plus l'hétérogénéité verticale et horizontale ainsi que le couvert de la strate 1,3-10 m (tableau IV). Ce résultat évolue cependant lorsqu'on introduit une hiérarchie entre les indicateurs (fig. II.25), le scénario agrégé devenant le scénario le plus intéressant lorsqu'on valorise par exemple le couvert de la strate 1,3-10 m, la somme des diamètres ou à la diversité des hauteurs.

	MOYENNE			**CONSTANCE**			**PERMANENCE**		
	Abs.	**Aléa.**	**Agr.**	**Abs.**	**Aléa.**	**Agr.**	**Abs.**	**Aléa.**	**Agr.**
Sufrface terrière (m²)	**47,2**	43,5	41,5	6,9	14,1	**26,3**	33,7	35,7	**36,5**
Somme diam. (m)	**158,6**	140,3	133,3	2,3	6,2	**12,9**	35,4	59,3	**90,5**
Diversité diam.	0,42	0,65	**0,67**	5	8,7	**21,6**	0,16	0,47	**0,57**
Ecart type diam. (cm)	5,5	**12,9**	12,4	1,7	11,2	**18,3**	3,35	9,8	**10,4**
Diversité hauteurs	0,4	0,88	**0,94**	1,8	12,7	**35,7**	0	0,68	**0,85**
Prop. arbres H/D<100	**0,5**	0,48	0,37	1,2	3,5	**6,3**	0	0,14	**0,15**
Strate basse (m²)	1043	1665	**1940**	0,5	2,4	**5,1**	0	152	**400**
Surf. Trouée max. (m²)	**39**	63	208	**41**	62	130	**207**	1351	1469

Tableau II : valeurs maximales (minimales pour la surface de la plus grande trouée dans le cas de la moyenne temporelle et de la permanence) des différents indicateurs pour les trois scénarios (Abs : absence d'intervention ; Aléa : scénario aléatoire ; Agr : scénario agrégé) et les trois fenêtres d'analyse (moyenne temporelle, constance et permanence). Pour chaque indicateur, la valeur la plus intéressante entre les deux scénarios est en caractères gras. Pour la permanence nous avons retenu les résultats obtenus pour l'isocline 100%.

	MOYENNE		CONSTANCE		PERMANENCE	
	Aléatoire	**Agrégé**	**Aléatoire**	**Agrégé**	**Aléatoire**	**Agrégé**
Surface terrière (m^2)	5	1	10	3	5	1
Somme des diam. (m)	5	1	30	5	15	3
Diversité des diam.	25	5	30	5-8	30 (25)	5-7 (5-6)
Ecart type des diam. (cm)	25	5	30	4	30 (25)	5
Diversité des hauteurs	30	4	30	7	25 (30)	5-7 (4-5-6)
Prop. arbres H/D<100	5	1	30	8	30	7 (5-6)
Couvert strate basse (m^2)	5	8	30	8	30	8
Surface trouée max. (m^2)	5	1	5	1	5	1

Tableau III: *taux de prélèvement pour lesquels les valeurs des indicateurs sont maximales (minimales pour la surface de la plus grande trouée dans le cas de la moyenne temporelle et de la permanence) pour les deux scénarios, et pour trois fenêtres d'analyse (moyenne temporelle, constance et permanence). Pour le scénario agrégé les prélèvements sont indiqués en nombre de trouées. Pour la permanence, les chiffres entre parenthèses indiquent la place de l'optimum pour l'isocline 0% lorsqu'il est différent de celui de l'isocline 100%.*

	MOYENNE			CONSTANCE		PERMANENCE	
	Abs.	**Aléatoire**	**Agrégé**	**Aléatoire**	**Agrégé**	**Aléatoire**	**Agrégé**
Surface terrière (m^2)	**47,2**	26,5	36,4	9,3	**13,8**	22,1	**29,3**
Somme des diam. (m)	**128,6**	71,5	108	6,2	**10,8**	48,1	**75,3**
Diversité des diam.	0,42	0,64	**0,67**	8,7	**21,4**	0,47	**0,57**
Ecart type des diam. (cm)	5,5	**12,6**	12,2	11,2	**16,8**	**9,8**	9,4
Diversité des hauteurs	0,4	0,77	**0,82**	9,5	**23,2**	0,54	**0,7**
Prop. arbres H/D<100	**0,5**	0,29	0,25	3,5	**6,1**	0,14	**0,15**
Couvert strate basse (m^2)	1043	1664	**1749**	2,4	**5,1**	152	**363**
Surface trouée max. (m^2)	**39**	267	287	**188**	375	**1226**	1457

Tableau IV: *valeurs des indicateurs pour les trois fenêtres d'analyse (moyenne temporelle, constance et permanence) lorsque, pour chaque scénario, le taux de prélèvement permet de réaliser le meilleur compromis entre les différents indicateurs. Les valeurs les plus intéressantes entre les scénarios apparaissent en caractères gras.*

Compromis entre les différents indicateurs pour la moyenne temporelle

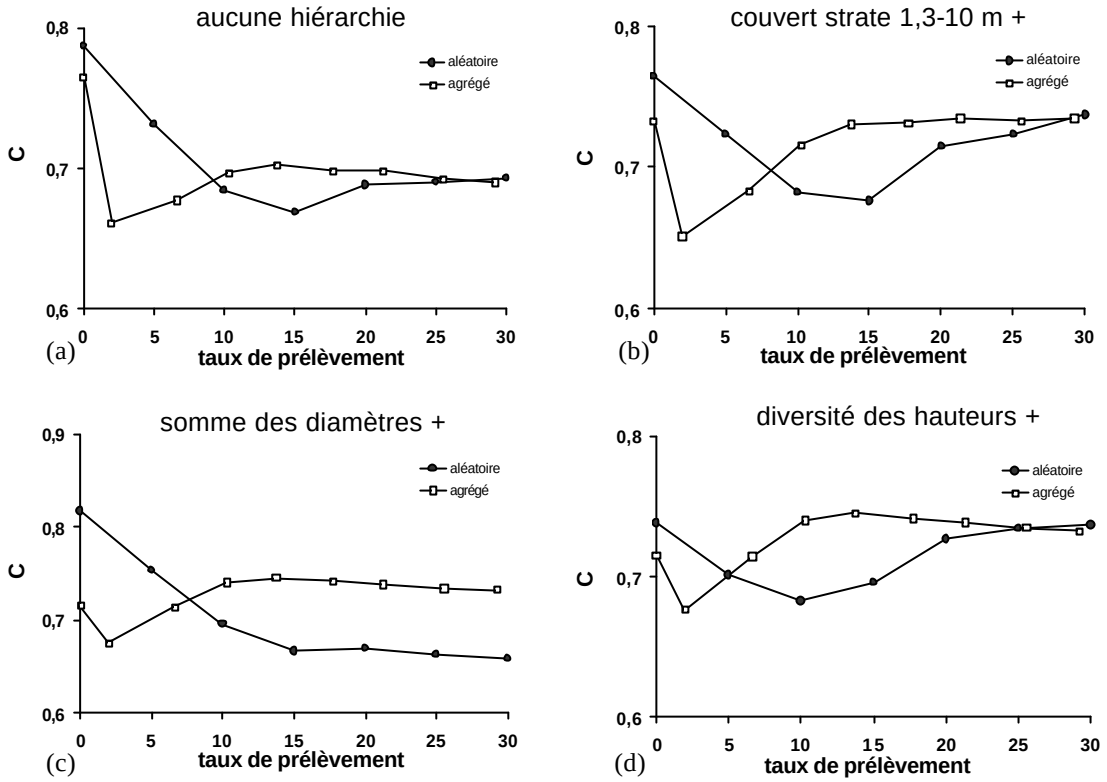


Figure II.25 : *détermination du taux de prélèvement permettant de réaliser le meilleur compromis lorsque (a) aucune hiérarchie n'existe entre les indicateurs ("i, a_i=1), (b) le couvert de la strate 1,3-10 m est valorisé ($a_{élasticité}$=2, a_i=1 sinon), (c) la somme des diamètres est valorisée ($a_{sommeDia}$=2, a_i=1 sinon), (d) la diversité des hauteurs est valorisée ($a_{diversitéHau.}$=2, a_i=1 sinon). Pour éviter les redondances, la surface terrière et l'écart-type des diamètres ont été écartés de l'analyse.*

II.6.3.2.2- Constance

Concernant le scénario aléatoire, la constance des indicateurs de stabilité est maximale pour les plus fort taux de prélèvement: 25% dans le cas de la diversité et de l'écart-type des diamètres, 30% pour la diversité des hauteurs, le couvert de la strate basse et la proportion d'arbres avec un facteur d'élancement inférieur à 100 (fig. II.24d,e,f,g). La constance des indicateurs de résistance et celle de l'indicateur d'élasticité sont donc positivement corrélées. Pour la somme des diamètres, le maximum de constance est également obtenu pour un taux de prélèvement de 30% (fig. II.24b). Ainsi, contrairement à la moyenne temporelle, une augmentation de la constance des indicateurs de stabilité s'accompagne d'une augmentation

de la constance de l'indicateur de protection contre les chutes de blocs. Ce pattern s'inverse cependant pour la surface des trouées qui possède une constance maximale pour le scénario sans intervention (fig. II.24h). Pour la majorité des indicateurs, l'augmentation de la constance est lié à une diminution de l'écart-type temporel en fonction du taux de prélèvement. Dans le cas de la diversité des diamètres, cet écart-type est maximal pour un taux de prélèvement intermédiaire. L'apparente constance de la surface terrière pour le taux de prélèvement 10% (fig. II.24a) cache en réalité une variabilité importante des structures des peuplements, l'écart-type temporel de la diversité des diamètres étant, pour ce taux, maximal.

Le scénario agrégé permet d'obtenir de plus fortes valeurs de la constance pour tous les indicateurs, excepté la taille de la plus grande trouée (fig. II.24h et tableau II). Cette différence quantitative accompagne des différences qualitatives. Contrairement au cas aléatoire, la constance de la somme et de l'écart-type des diamètres (fig. II.24b,d) est maximale pour un taux de prélèvement intermédiaire (13%-17%), pattern qu'on ne retrouve pas pour la diversité des diamètres (fig. II.24e). La corrélation positive entre indicateur de résistance et indicateur d'élasticité doit donc être nuancée pour ce scénario.

Si l'on s'en tient à la constance, il est donc préférable d'opter pour le scénario des prélèvements agrégés (tableau II, IV). Le taux permettant le meilleur compromis est alors de 25% et ce, pour différentes pondérations des indicateurs (fig. II.26). Bien que moins performant, le scénario aléatoire offre une plus grande cohérence entre les différents indicateurs car six de ces indicateurs sont optimisés pour le taux de prélèvement 30% (tableau III et fig. II.26).

Compromis entre les différents indicateurs pour la constance

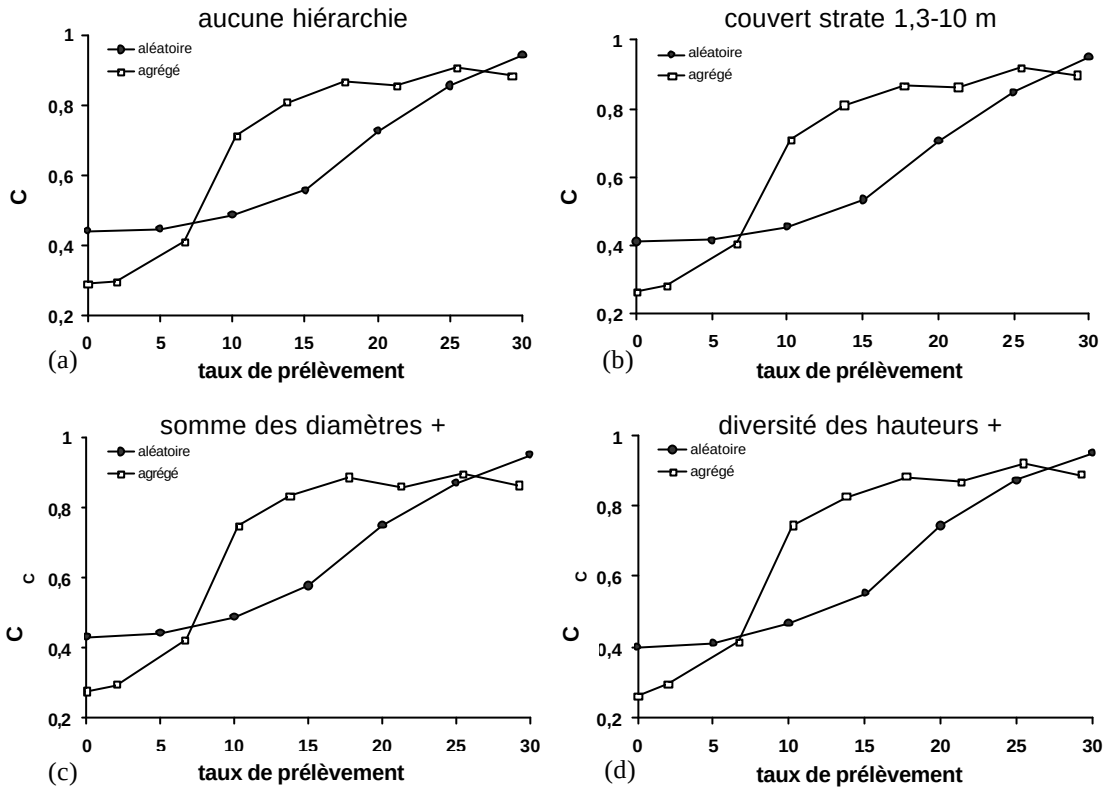


Figure II.26 : *détermination du taux de prélèvement permettant de réaliser le meilleur compromis pour la constance: 30% pour le scénario aléatoire et 25% (7 trouées) pour le scénario agrégé. Ce résultat est robuste à différentes pondérations des indicateurs (voir figure II.25). Pour éviter les redondances entre indicateurs la surface terrière et l'écart-type des diamètres ont été écartés de l'analyse.*

II.6.3.3- Permanence

Les figures II.27a à II.27h présentent les isoclines 0% et 100% de simulations permanentes pour les différents indicateurs et les deux scénarios. Rappelons que, contrairement à la moyenne temporelle et la constance qui indiquent des tendances moyennes, la permanence focalise sur de courtes périodes critiques (ici 10 ans). L'isocline 100% donne les valeurs des indicateurs pour lesquelles toutes les trajectoires restent inférieures (supérieures pour la taille de la plus grande trouée) durant une période au plus égale à 10 ans. L'isocline 0% donne les valeurs des indicateurs pour lesquelles toutes les trajectoires restent inférieures (supérieures pour la taille de la plus grande trouée) durant une période supérieure à 10 ans. Par exemple, pour le graphique II.27a et le taux de prélèvement 0%, la surface terrière ne passe en dessous d'une valeur de 34 m² qu'au plus 10 ans et ce pour toutes les répétitions.

Elle passe en revanche en dessous d'une valeur de 36 m² pendant plus de 10 ans pour toutes les répétitions.

Pour les deux scénarios, la permanence de la surface terrière est maximale pour un taux de prélèvement de l'ordre de 5%, valeur inférieure à celle obtenue pour la constance (10%) (fig. II.27a). La permanence de la somme des diamètres est maximale pour un taux de 15% dans le cas du scénario aléatoire et de 10% dans le cas du scénario agrégé (fig. II.27b), valeur légèrement inférieure à celle obtenue pour la constance (14%). Pour la surface de la plus grande trouée, l'absence d'intervention reste le scénario le plus efficace. Wasser et Frehner (1996) indique une valeur critique de 400 m² pour les trouées. Cette valeur est dépassée pour les taux de prélèvements supérieurs à 10% dans le cas du scénario aléatoire et supérieurs à 3% dans le cas du scénario agrégé. On remarquera également que cette valeur critique n'est atteinte par l'isocline 0% que pour un taux de prélèvement de 30% pour le scénario aléatoire contre 10% pour le scénario agrégé.

Dans le cas du scénario aléatoire, la permanence des autres indicateurs est maximale lorsque le taux de prélèvement est élevé : 25% pour la diversité des diamètres et 30% pour la diversité et l'écart-type des diamètres, la proportion d'arbres avec un facteur d'élancement inférieur à 100 et le couvert de la strate 1,3-10 m. On retrouve ainsi un résultat déjà énoncé pour la moyenne et la constance: permanence des indicateurs de résistance et permanence de l'indicateur d'élasticité sont positivement corrélées. En revanche, cette corrélation ne fonctionne pas pour les indicateurs de protection contre les chutes de blocs et les avalanches.

Pour le scénario agrégé on retrouve un maximum de permanence pour un taux de prélèvement intermédiaire (17%) dans le cas de la diversité et l'écart-type des diamètres, un taux de prélèvement 26% pour la proportion d'arbres avec un facteur d'élancement inférieur à 100 (mais 17% si l'on s'intéresse à l'isocline 0%), de 17% pour la diversité des hauteurs et de 30% pour l'indicateur d'élasticité (Tableau III). Les possibilités d'améliorer conjointement les indicateurs de stabilité et de protection contre les chutes de blocs concernent donc une fenêtre de taux de prélèvement plus réduite que dans le cas du scénario aléatoire (jusqu'à 17%).

Permanence des indicateurs

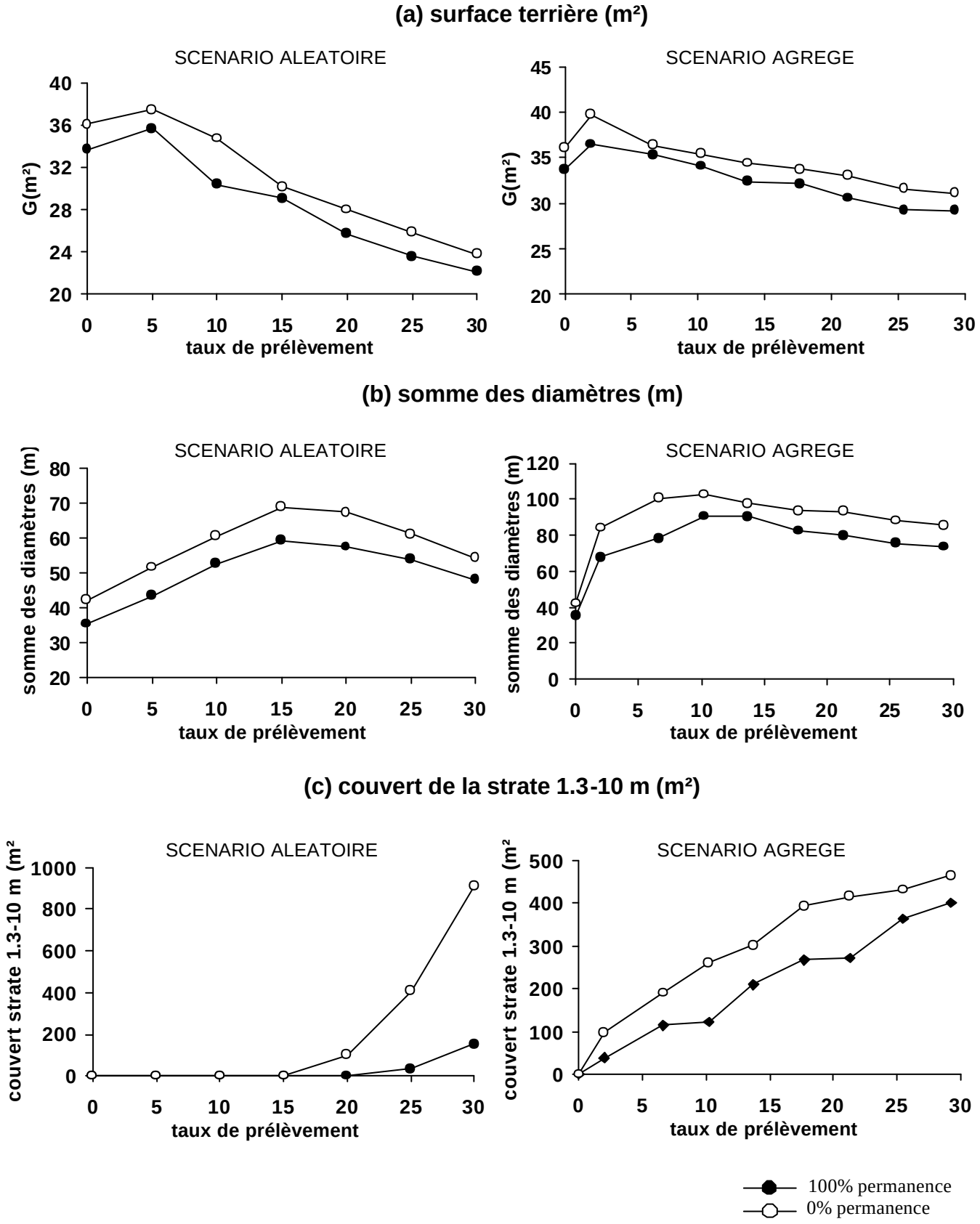


Figure II.27: *permanence des différents indicateurs de stabilité et de protection pour les deux scénarios.*

Permanence des indicateurs

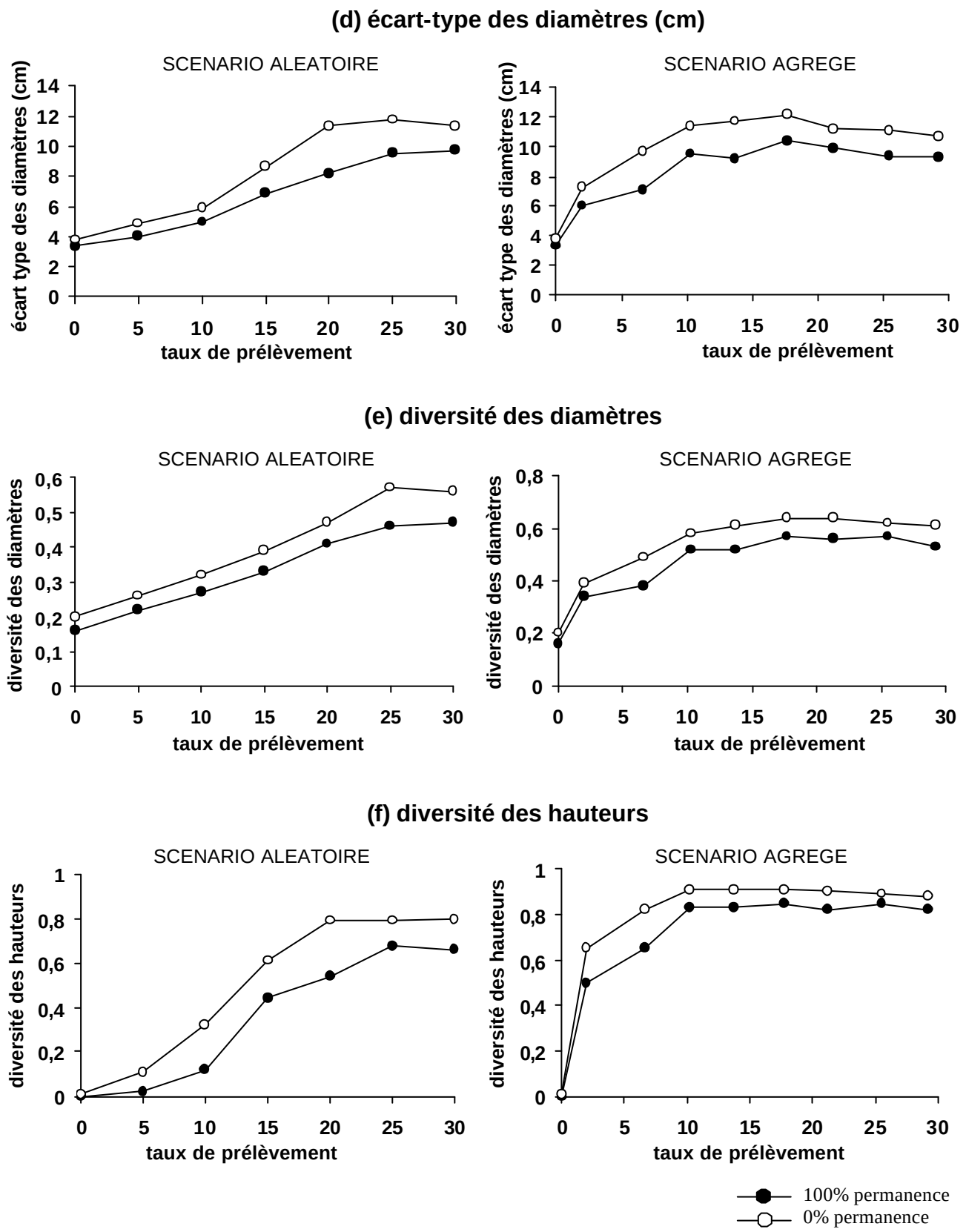


Figure II.27 (suite): *permanence des différents indicateurs de stabilité et de protection pour les deux scénarios.*

Permanence des indicateurs

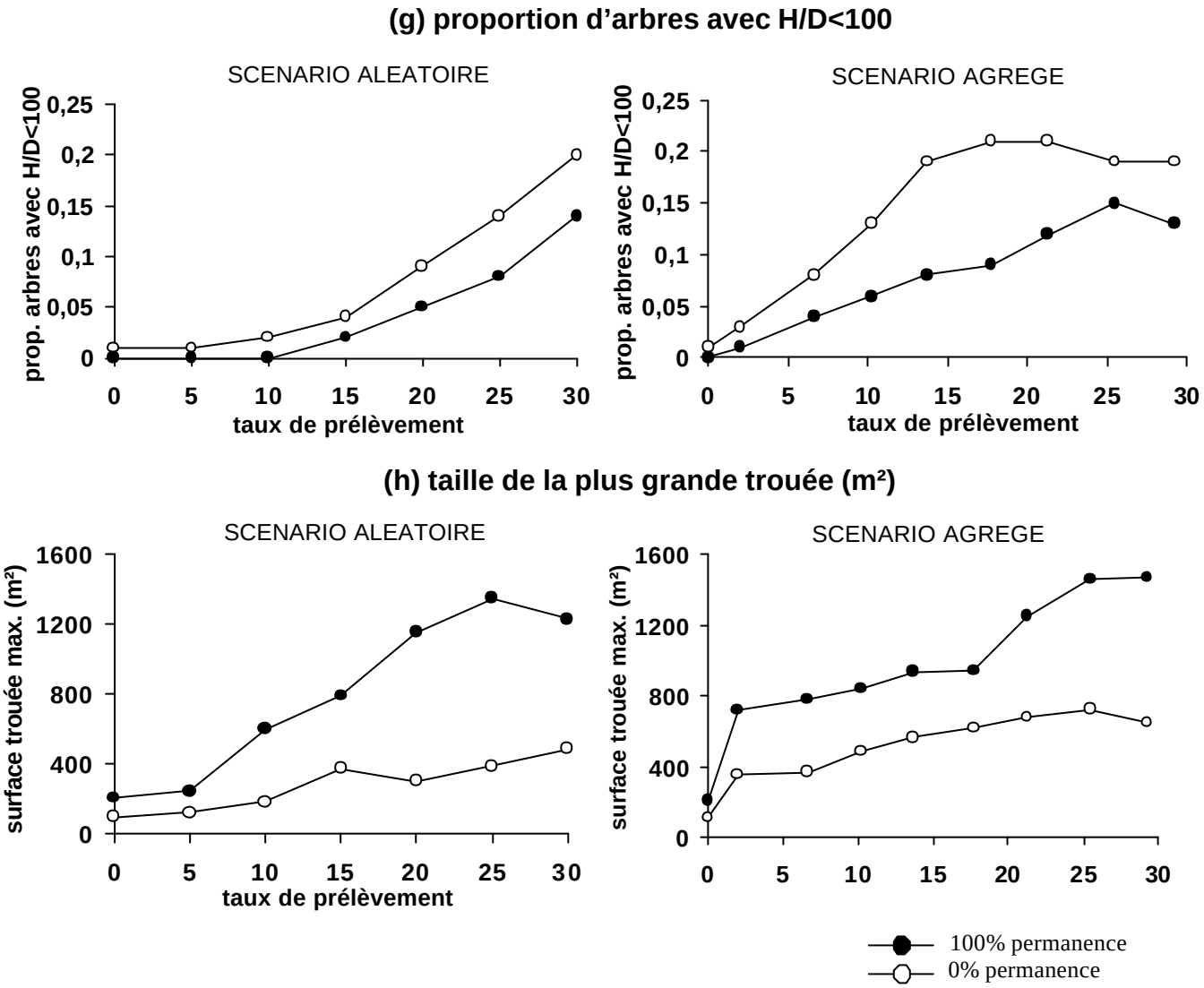


Figure II.27 (suite): *permanence des différents indicateurs de stabilité et de protection pour les deux scénarios.*

Le scénario aléatoire apparaît ainsi moins performant pour assurer la permanence des indicateurs, excepté pour la surface de la plus grande trouée et pour l'écart-type des diamètres (tableau II, IV). Le taux de prélèvement permettant le meilleur compromis pour le scénario agrégé est de 25% (fig. II.28). Pour le scénario aléatoire, ce taux est de 30%. Ainsi, malgré des différences qualitatives au niveau de chaque indicateur, constance et permanence désignent les mêmes taux de prélèvement permettant de réaliser le moins de concessions sur l'ensemble des indicateurs.

Compromis entre les différents indicateurs pour la permanence

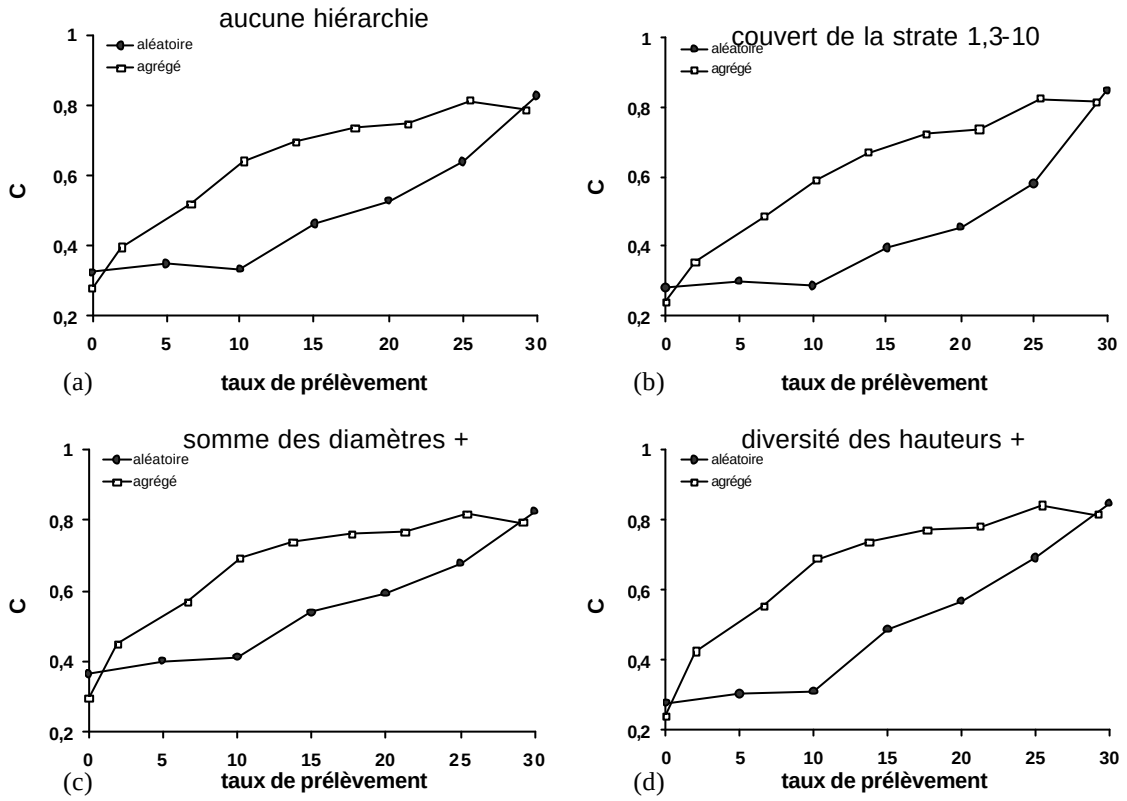


Figure II.28 : *détermination du taux de prélèvement permettant de réaliser le meilleur compromis pour la permanence: 30% pour le scénario aléatoire et 25% (7 trouées) pour le scénario agrégé. Ce résultat est robuste à différentes pondérations des indicateurs (voir figure II.25). Pour éviter les redondances entre indicateurs la surface terrière et l'écart-type des diamètres ont été écartés de l'analyse.*

II.6.4- Discussion

II.6.4.1- Intérêt d'une sylviculture par trouées

Nos résultats sur la constance et la permanence indiquent que les prélèvements agrégés représentent le scénario qui optimise la constance et la permanence de la majorité des indicateurs, confirmant ainsi l'intérêt d'implémenter une sylviculture par trouées en forêt de montagne. Les prélèvements agrégés favorisent en effet le maintien d'une plus grande hétérogénéité des structures verticale et horizontale, indicateur d'une bonne résistance des peuplements au vent. La différence avec le scénario agrégé est d'ailleurs particulièrement sensible au niveau de la diversité des hauteurs. Par exemple, un taux de prélèvement de 10% permet d'assurer la permanence de la valeur 0,8 dans le cas du scénario aléatoire contre la

valeur 0,18 pour le scénario aléatoire. L'indicateur de résistance basé sur le facteur d'élancement ne permet pas, en revanche, de discriminer les deux scénarios. Les trouées favorisent l'émergence de cohortes au sein desquelles la compétition conduit à de fortes valeurs du facteur d'élancement. En outre, les trouées conduisent à des peuplements irréguliers riches en petits bois qui présentent des facteurs d'élancement plus élevés que les tiges de plus gros diamètre. L'application d'un régime mixte (trouées + prélèvements diffus au sein des jeunes tiges) permettrait sans doute de réduire le premier phénomène. Les trouées dopent la régénération, permettant un recrutement constant de nouvelles tiges propre à l'acquisition d'une bonne élasticité et ce même pour les plus faibles taux de prélèvement. Il s'agit là d'une différence notable avec le scénario aléatoire qui ne peut garantir la permanence d'une strate de régénération que pour des taux de prélèvement supérieurs à 25%.

Pour les taux de prélèvement les plus élevés, cette amélioration des conditions de stabilité s'effectue cependant au détriment d'une continuité du couvert, au détriment de la somme des diamètres et de la surface terrière, et donc au détriment d'une protection contre les avalanches et contre les chutes de blocs. Un moyen de limiter ces effets est de réaliser de longues ouvertures en fente en évitant de les disposer le long de la pente (Wasser et Frehner 1996) ce qui permet d'une part d'obtenir les conditions d'éclairement propices à l'acquisition et à la croissance de la régénération, et d'autre part de limiter les risques de chutes de blocs et d'avalanches.

II.6.4.2- Relations entre propriétés de stabilité et fonction de protection

La constance et la permanence des indicateurs mettent en évidence la possibilité d'améliorer conjointement indicateurs de stabilité et indicateurs de protection contre les chutes de blocs sur toute la gamme des taux de prélèvement envisagés pour le scénario aléatoire et sur une gamme plus restreinte pour le scénario agrégé (jusqu'à 17%). Cette amélioration se fait cependant toujours au détriment de l'indicateur de protection contre les avalanches (taille de la plus grande trouée). Pour le scénario agrégé, la valeur-seuil de 400 m² communément admise (Wasser et Frehner 1996) est dépassée dès le taux de prélèvement 10% contre 25% dans le cas du scénario aléatoire. Ces premiers résultats indiquent que l'amélioration conjointe des indicateurs de stabilité et des indicateurs de protection dépend d'une part de la nature et de l'intensité des interventions, et d'autre part de la nature de l'aléa.

II.6.4.3- Une sylviculture basée sur des compromis

Les optima des indicateurs sont obtenus pour des valeurs différentes des taux de prélèvement. Ces différences existent non seulement entre indicateurs de stabilité et indicateurs de protection mais également, pour le scénario agrégé notamment, au sein de chaque type d'indicateur. Toute optimisation de l'un des indicateurs implique une concession sur un autre. Ce résultat suggère la mise en place d'un processus décisionnel basé sur des compromis plutôt que sur l'optimisation de l'ensemble des indicateurs[111]. Le cas échéant, ce processus nécessite également l'élaboration d'une hiérarchie entre les différents indicateurs, par exemple en fonction de l'urgence de la protection. L'analyse de la moyenne temporelle suggère un meilleur compromis pour le scénario sans intervention mais ce résultat est sensible à la pondération des indicateurs. Pour la constance et la permanence, le meilleur compromis est acquis pour les plus forts taux de prélèvement: 25% pour le scénario agrégé et 30% pour le scénario aléatoire[112]. Pour ces taux de prélèvement, le scénario agrégé offre alors de meilleures garanties de stabilité (sauf écart-type des diamètres) et de protection contre les chutes de blocs.

II.6.4.3- Perspectives

Chaque indicateur a ses avantages et ses inconvénients. Les indicateurs utilisés sont empiriques et ne reflètent que superficiellement la complexité des mécanismes à l'origine de la résistance, de l'élasticité et de l'efficacité de protection des peuplements. Notre indicateur de protection contre les chutes de blocs (somme des diamètres) ne tient pas compte de la distribution spatiale des arbres. Nous avons vu que la taille de la plus grande trouée et la somme des diamètres évoluent le plus souvent de façon opposée. L'élaboration d'un indicateur combinant à la fois somme des diamètres et position relative des arbres (ex. indice de Clark Evans ou tout autre indice d'agrégation (Pommering 2002)) ou d'un modèle de cinétique des blocs permettrait certainement de déterminer la résultante de ces deux facteurs et d'améliorer ainsi le diagnostic des risques de chutes de blocs en forêt de montagne. Une

[111] Nous n'avons pas intégré dans cette étude la fonction de production qui est parfois considérée comme difficilement conciliable avec des objectifs de protection. Notre méthode d'analyse peut être adaptée à cette problématique.
[112] Ces valeurs peuvent être différentes si l'on pondère les indicateurs en fonction des priorités.

grande diversité des diamètres et des hauteurs est sensée garantir une meilleure résistance au vent des peuplements. Même s'il existe des arguments logiques, il reste cependant à vérifier par de plus amples observations ou par des modèles que les structures irrégulières sont réellement plus résistantes aux tempêtes. L'indicateur de résistance basé sur le facteur d'élancement sur-estime la sensibilité au vent des petits diamètres (Ancelin et al., soumis) et reste problématique pour comparer des peuplements réguliers et irréguliers. L'utilisation d'un modèle mécaniste de résistance au vent appliqué à chaque arbre permettrait d'améliorer sensiblement l'évaluation de la stabilité des peuplements. Une méthode d'évaluation plus rigoureuse de l'élasticité consisterait à réaliser virtuellement les dégâts des tempêtes et à suivre la dynamique ultérieure des peuplements afin d'intégrer plus directement la vitesse de reconstitution du couvert. L'élaboration d'indicateurs à la fois simples d'utilisation, d'interprétation, et robustes représente un enjeu majeur pour le suivi des peuplements à fonction de protection.

Dans notre approche, les risques naturels (tempêtes, chutes de blocs) sont considérés comme potentiels mais ne sont jamais effectifs. Cette approche comporte des limites évidentes. Les peuplements gérés subissent des dégâts importants en raison de forts coups de vent (voir fig. II.2.a,b). Les blocs blessent les arbres, altèrent leur croissance et leur survie. Il semble donc fondamental d'intégrer dans l'avenir la dynamique de ces agents de perturbations et de prendre en compte leurs interactions avec la structure des peuplements. Cette intégration permettra d'envisager plus directement les conséquences des interactions entre agents de perturbation et scénarios sylvicoles sur les dynamiques des indicateurs de protection.

Les scénarios sylvicoles que nous avons utilisés sont très simplifiés. Sur le terrain, le forestier décide de prélever des arbres en fonction de nombreux critères: structure objective, caractéristiques des arbres, compétition locale, qualité du bois, capacité de débardage etc. … Afin d'améliorer la pertinence des scénarios de gestion et de faciliter les échanges avec les forestiers, il est nécessaire d'élaborer des algorithmes reproduisant le processus intellectuel de désignation des arbres à prélever ou à favoriser (Daume et Robertson 2001). L'utilisation d'algorithmes est essentielle pour conserver le principe de reproductibilité. Il existe actuellement différents types de modèles d'intervention sylvicole adaptés aux modèles arbres-dépendant des distances et à la problématique de production (Söderbergh et Lederman 2003). D'autres pistes peuvent être envisagées comme l'utilisation d'algorithmes basés sur la

statistique ponctuelle (voir Goreaud 2000). Une réflexion doit être conduite pour adapter ces différents modèles à la problématique des forêts à fonction de protection.

Dans de nombreuses pessières de versant nord, la régénération de l'épicéa est gênée par la végétation concurrente (Mégaphorbiaie), par des pathogènes (ex. *Herpotrichia nigra*), par le poids et la reptation de la neige[113]. En versant sud, les semis d'épicéas peuvent dépérir par déshydratation lorsque l'énergie directe reçue en juin dépasse un certain seuil (Brang 1998). Tous ces facteurs sont susceptibles de limiter le recrutement de l'épicéa, d'autant plus qu'ils agissent dans des conditions de lumière favorables à la croissance ultérieure des jeunes semis. En découplant trouées et événements de régénération, l'introduction d'une telle limitation par le recrutement peut conduire à nuancer la meilleure performance du scénario agrégé. Il apparaît donc nécessaire de tester la dynamiques des indicateurs de stabilité et de protection dans différentes situations écologiques (productivité, limitation par le recrutement).

Limiter l'efficacité de protection à la structure des peuplements serait évidemment réducteur. Le rôle de protection implique différentes échelles d'analyse, du bassin versant jusqu'aux facteurs qui influencent le processus de régénération (Brang 1997). Les modèles de dynamique forestière peuvent intégrer les mécanismes agissant à des échelles réduites tels l'influence des herbivores ou celle de la végétation herbacée. Les échelles supérieures sont plus rarement explorées. L'efficacité de la protection contre les chutes de blocs dépend par exemple de la situation de la forêt vis à vis de la zone de départ du bloc et donc de la vitesse de ce dernier lorsqu'il pénètre dans le peuplement. Il en va de même pour les avalanches. Le régime des vents varie en fonction de la topographie et de l'altitude. La desserte forestière détermine les capacités d'exploitation. L'étude de la permanence et de la constance des fonctions de protection doit tenir compte du contexte paysager.

L'ensemble de ces améliorations associées ainsi que l'utilisation des différentes méthodes d'évaluation des variables dynamiques devrait permettre d'éclaircir et approfondir le débat sur les relations entre les propriétés de stabilité et les différentes fonctions assignées aux forêts de montagne (production, protection, diversité).

[113] Voir Thouvenin (1999) pour une synthèse sur les facteurs affectant la régénération de l'épicéa.

II.7- PROTECTION CONTRE LES CHUTES DE BLOCS

Dans cette partie, nous utilisons la permanence dans une situation où une valeur "objectif" est connue. Nous centrons notre analyse sur la prévention des risques de chutes de blocs en forêt de montagne en utilisant un nouvel indicateur pour lequel l'expérience à permis de cibler une valeur-seuil. Notre objectif est de déterminer l'influence du type d'intervention (prélèvements agrégés, prélèvements aléatoires) et de la période d'observation (court terme, long terme) sur la permanence de la protection contre les chutes de blocs. Au vu des résultats précédents, notre hypothèse est que des prélèvements agrégés d'intensité intermédiaire permettent de remplir au mieux les objectifs de protection.

II.7.1- Méthode

II.7.1.1- Evaluation de la protection contre les chutes de blocs

Une manière d'évaluer la capacité des peuplements à freiner les chutes de blocs consiste à estimer un libre parcours moyen dégagé d'arbres (Gsteiger 1993). Une des méthodes employées consiste à disposer virtuellement les arbres du peuplement en rideaux d'arbres de diamètre égal au diamètre moyen (fig. II.29). Au sein de chaque rideau, les arbres sont espacés d'une distance *l* qui dépend de la dimension des blocs envisagés. On en déduit un nombre de rideaux puis une distance entre rideaux, distance qui, par expérience, ne doit pas être supérieure à 30 mètres (Gsteiger 1993). Cette méthode d'évaluation ne prend pas en compte la distribution spatiale des arbres et contrairement à l'indicateur utilisé dans la section précédente ne prend pas en compte la distribution réelle des diamètres.

II.7.1.2- Simulations

Nous utilisons les données issues des simulations effectuées à partir de la méthodologie décrite dans les paragraphes II.6.2.1 à II.6.2.5. Les calculs sont effectués sur la période 50-800 ans. Nous nous intéressons cette fois aux trajectoires moyennes sur les 10 répétitions.

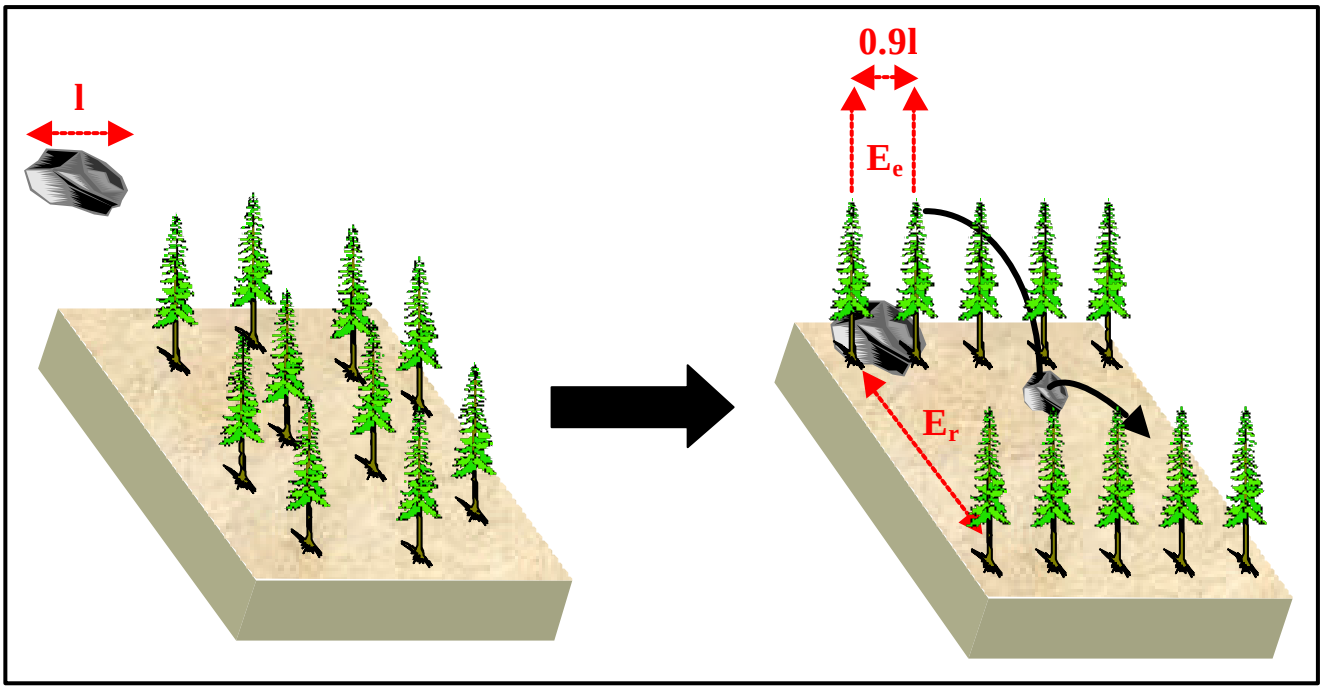


Figure II.29: *détermination de la capacité des peuplements à freiner la chute d'un bloc de diamètre apparent l m. Les arbres du peuplement sont virtuellement disposés en rideaux ce qui permet de déterminer un nombre de rideaux et une distance entre rideaux E_r. Le libre parcours moyen dégagé d'arbres ne doit pas être supérieur à 30m.*

II.7.1.3- Permanence

Pour chaque pas de temps, nous avons calculé le nombre de rideaux ainsi que leur espacement pour des blocs de deux dimensions différentes: sphère de 1 m de diamètre (blocs 1) et sphère de 0,6 m de diamètre (blocs 2). Pour chaque scénario, pour chaque modalité de prélèvement et pour chaque type de bloc nous avons déterminé la permanence de la fonction de protection en fonction d'une période de tolérance T_{sup}[114] variant de 0 à 50 ans. Trois fenêtres de simulations sont analysées : 50-250, 50-350 et 350-800 afin de déterminer les effets des différents taux de prélèvements à cours, moyen et long termes. Les résultats sont présentés sous forme d'isoclines des valeurs des espacements entre rideaux en fonction du taux de prélèvement et de la période de tolérance (fig. II.31, II.32 et II.33).

[114] Il s'agit d'une période de tolérance de type T_{sup} car le risque est lié aux fortes valeurs d'espacement entre rideaux.

II.7.2- Résultats

II.7.2.1- Scénario aléatoire

Pour les fenêtres de simulation 50-350 ans et 350-800 ans, le scénario aléatoire ne permet pas d'obtenir l'isocline 30 m et ce quelle que soit la période de tolérance (fig. II.32a,c et II.33a,c). Pour une fenêtre de simulation de 200 ans, l'acquisition de l'isocline 30 m nécessite d'accepter une période de tolérance non nulle (fig. II.31a,c). Cette période de tolérance est par exemple, pour un bloc de 1 m de diamètre, de 7 et 28 ans pour les taux de prélèvement 5% et 15% respectivement (fig. II.31 a). Le taux de prélèvement 25% ne permet pas d'obtenir la valeur critique 30 m. Pour le taux de prélèvement 15% il existe une période de 5 ans où le critère dépasse la valeur 40 m alors que pour le taux de prélèvement 5%, elle ne dépasse jamais la valeur 35 m et ne dépasse la valeur 25 m que pendant une période de 20 ans. Pour la fenêtre de simulation de 200 ans, les prélèvements les plus bas sont ainsi les meilleurs candidats vis à vis du critère de protection contre les chutes de blocs (fig. II.31a,c). La figure II.30 indique que les faibles taux de prélèvement (ex 5%) permettent en effet de maintenir la fonction de protection pendant une durée plus longue. Pour les fenêtres de simulation 50-350 ans et 350-800 ans, ce sont les taux de prélèvements intermédiaires qui favorisent la permanence de la fonction de protection (taux de prélèvement 15% et 20% respectivement fig. II.32a,c et II.33a,c). Elles nécessitent cependant d'accepter des périodes de 50-45 ans où l'espacement entre rideaux dépasse une valeur de 40 m.

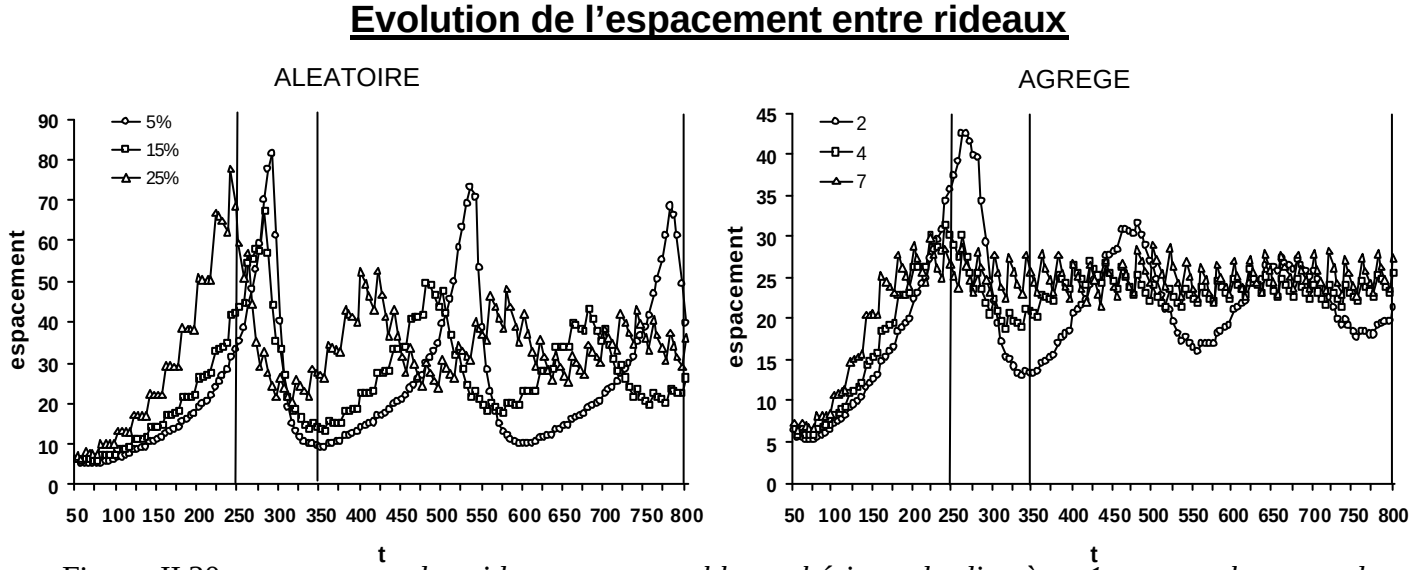


Figure II.30*: espacement des rideaux pour un bloc sphérique de diamètre 1 m pour les taux de prélèvements 5%, 15% et 25% dans le cas de prélèvements aléatoires et 2, 4 et 7 trouées dans le cas des prélèvements agrégés. Les trajectoires pour les blocs de 0.6 m de diamètre sont similaires mais avec des valeurs plus fortes des espacements.*

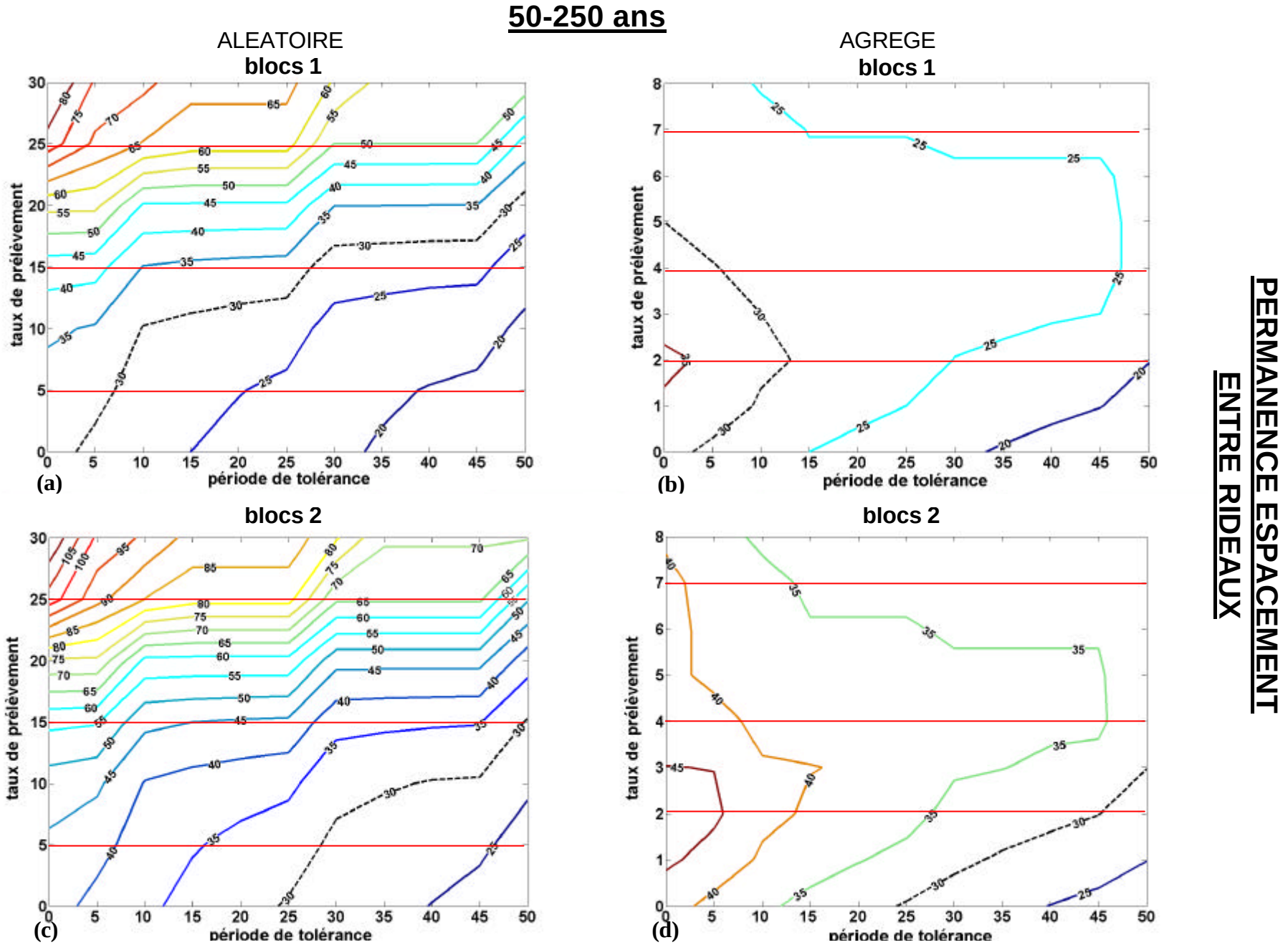


Figure II.31: *permanence de la fonction de protection en fonction de la période de tolérance et du taux de prélèvement dans le cas du scénario aléatoire et du scénario agrégé (nbre de trouées) pour la période 50-250 ans et les deux types de blocs. L'isocline 30 m, lorsque présente, apparaît en tiretés. Les lignes rouges correspondent aux scénarios 5%, 15% et 30% (scénario aléatoire) et 2, 4 et 7 trouées (scénario agrégé).*

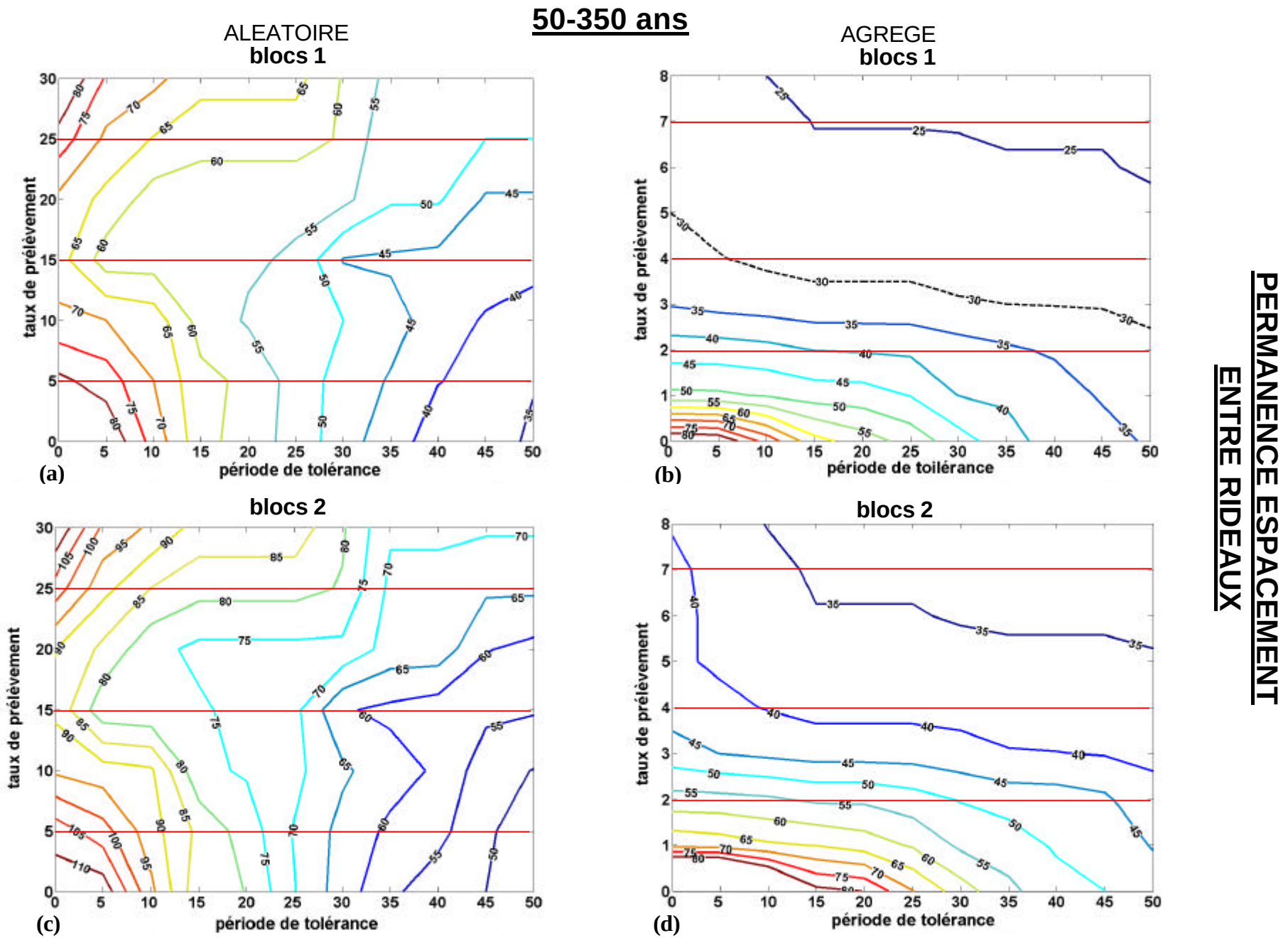


Figure II.32: *permanence de la fonction de protection en fonction de la période de tolérance et du taux de prélèvement dans le cas du scénario aléatoire et du scénario agrégé (nbre de trouées) pour la période 50-350 ans et les deux types de blocs. L'isocline 30 m, lorsque présente, apparaît en tiretés. Les lignes rouges correspondent aux scénarios 5%, 15% et 30% (scénario aléatoire) et 2, 4 et 7 trouées (scénario agrégé).*

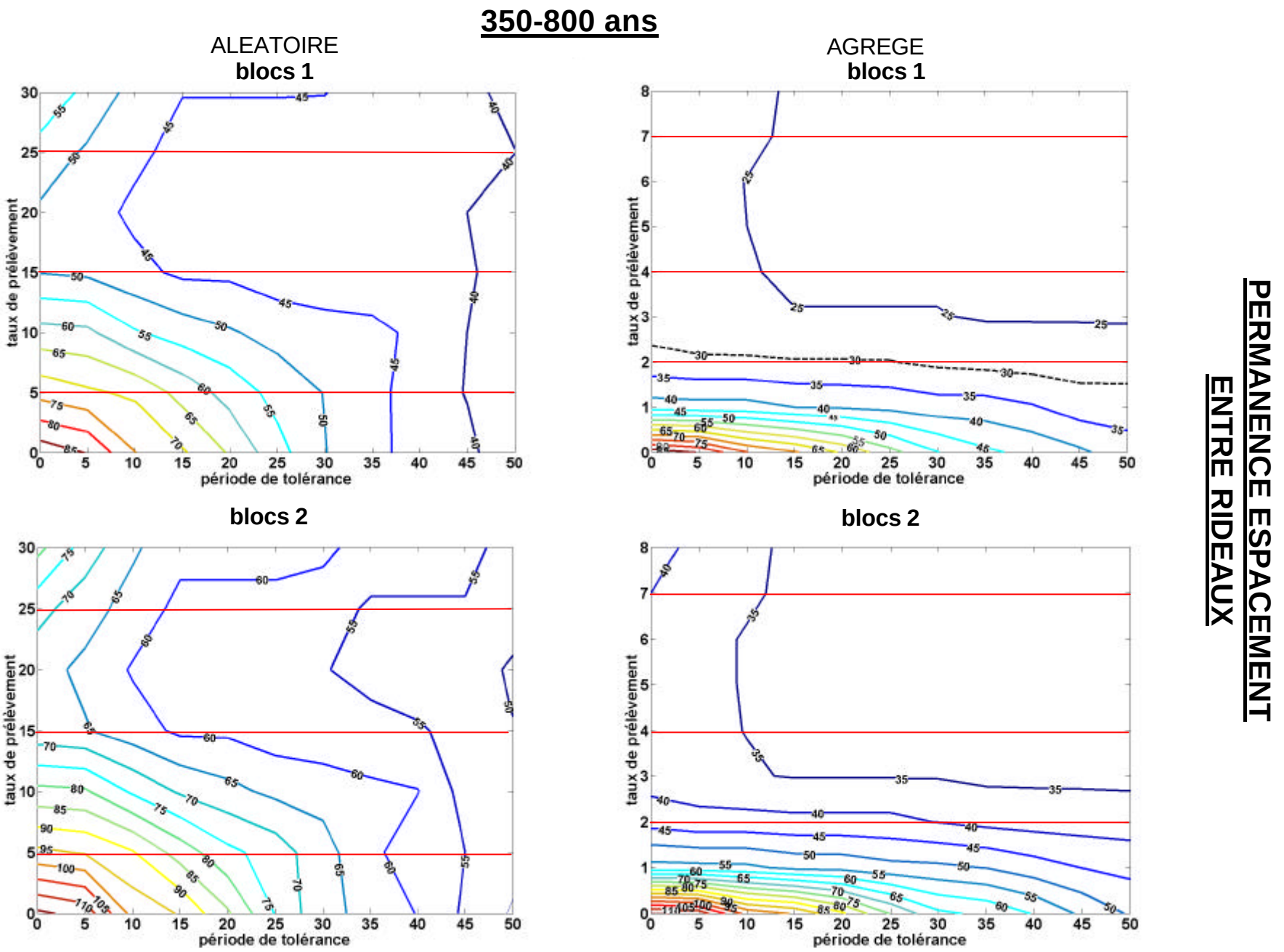


Figure II.33: *permanence de la fonction de protection en fonction de la période de tolérance et du taux de prélèvement dans le cas du scénario aléatoire et du scénario agrégé (nbre de trouées) pour la période 350-800 ans et les deux types de blocs. L'isocline 30 m, lorsque présente, apparaît en tiretés. Les lignes rouges correspondent aux scénarios 5%, 15% et 30% (scénario aléatoire) et 2, 4 et 7 trouées (scénario agrégé).*

II.7.2.2- Scénario agrégé

Dans tous les cas, le scénario agrégé offre de meilleures garanties de protection contre les chutes de blocs. Pour les blocs de type 1, l'isocline 30 m est toujours présente quelle que soit la période d'analyse envisagée et un nombre de trouées supérieur à 5 permet de ne faire aucune concession sur la période de tolérance (fig. II.31b,32b,33b). Pour les blocs de type 2, l'isocline 30 m ne peut être acquise que pour la fenêtre de simulation 50-250 ans et à condition d'accepter une période de tolérance d'au moins 25 ans (fig. II.31d,32d,33d). Pour cette fenêtre de simulation et les blocs de type 1, l'isocline 30 m est certes acquise pour les plus forts taux de prélèvements (fig. II.31b) mais seul le scénario sans intervention permet d'obtenir l'isocline 20 m, la valeur de 30 m n'étant dépassée que sur une période de 5 ans. Le choix penche en faveur du scénario sans intervention car ce scénario permet d'obtenir l'isocline 30 m pour les blocs de diamètre 0.6 m (fig. II.31d). Pour la fenêtre de simulation 50-350 ans, le taux de prélèvement maximum est le plus efficace. Quant à la fenêtre 350-800 ans, ce sont les taux de prélèvement 4-5-6 trouées qui sont les plus performants. Ces résultats doivent cependant être nuancés car l'indice choisi ne tient pas compte de la disposition des arbres dans les peuplements. Les trouées créent temporairement de larges zones d'accélération potentielle des blocs, diminuant éventuellement l'efficacité de la protection (voir *supra* section II.6).

II.7.3- Conclusions

Les prélèvements agrégés permettent de remplir les objectifs (espacement entre rideaux inférieur à 30 m) pour les blocs de type 1 seulement. A court terme (50-250 ans) le scénario sans intervention offre les meilleures garanties de protection contre les chutes de blocs. A moyen terme (50-350 ans) cette tendance s'inverse et ce sont les plus forts taux de prélèvement qui permettent d'atteindre les objectifs. Enfin, sur le long terme, ce sont des taux de prélèvement intermédiaires qui optimisent la fonction protection. Il apparaît ainsi que notre hypothèse de départ n'est vérifiée que sur le long terme.

II.8- BILAN

L'écologie connaît un regain d'intérêt pour les dynamiques complexes. Les systèmes écologiques subissent des changements perpétuels dus à des évolutions des variables environnementales ou à l'occurrence de perturbations dont les effets varient continûment dans le temps et dans l'espace. Même en l'absence de perturbations fréquentes et sévères, les systèmes sont à même d'exposer des dynamiques complexes dues à des réponses non-linéaires de leurs composantes. En écologie forestière, la contingence historique, les débats entre déterminisme et chance ainsi que l'importance des dynamiques transitoires sont remis au goût du jour. L'équilibre concerne souvent des variables globales et des échelles spatio-temporelles relativement larges, échelles souvent incompatibles avec les études expérimentales ou les unités de gestion.

Dans ce chapitre, nous avons décrit un certain nombre de concepts qui permettent d'appréhender les dynamiques de ces systèmes écologiques et leurs réponses aux perturbations. La plupart de ces concepts ont été développés en théorie des systèmes dynamiques et possèdent des équivalents en écologie. Au sein de ces concepts, nous avons mis l'accent sur l'intérêt de la notion de permanence qui permet de s'affranchir de la notion d'équilibre d'une part, et d'intégrer un facteur "risque" dans l'étude des systèmes écologiques d'autre part. Nous avons proposé une méthode de quantification originale de la permanence pour les modèles de simulation. Cette méthode permet d'envisager une application plus large de la permanence et permet de tenir compte des différentes sources d'incertitude dans la démarche d'évaluation de différents scénarios écologiques ou scénarios de gestion. La permanence s'applique à toute variable dynamique considérée comme fondamentale. Son intérêt en écologie des perturbations réside dans sa capacité à intégrer des évolutions complexes à dominante stochastique en focalisant l'attention sur de courtes périodes critiques à grande valeur informative plutôt que sur des tendances moyennes. La permanence peut être utilisée pour comparer différentes situations (comparaison en relatif) ou confronter des situations par rapport à des objectifs définis *a priori.*

Dans le cadre des forêts de montagne, l'objectif de gestion des forêts de protection consiste à maintenir dans le temps leur capacité à protéger les biens et les personnes contre les risques naturels (chutes de blocs, avalanches, érosion torrentielle, glissements de terrain). Pour chaque danger, il existe une structure idéale permettant d'optimiser l'efficacité de

protection des peuplements. Afin d'assurer durablement leur fonction de protection, ces structures doivent être, selon la littérature, résistantes et résilientes. Obtenir de telles structures nécessite de composer avec la dynamique naturelle des peuplements, les capacités d'intervention et les perturbations naturelles.

Notre étude révèle qu'il n'existe pas de relation bijective entre propriétés de stabilité et fonction de protection. Cette relation dépend du type d'intervention, de la nature du danger, de la période d'observation ainsi que de la méthode d'analyse. Le choix du meilleur scénario nécessite une analyse multicritère basée sur des compromis. Dans notre étude, ce sont les prélèvements agrégés avec un taux de prélèvement supérieur à 17% (5 trouées de 10 m de rayon par hectare) qui permettent de maintenir une meilleure hétérogénéité horizontale et verticale des peuplements, une meilleure élasticité et une meilleure protection contre les chutes de blocs. Comme nous l'avons souligné en discussion, plusieurs étapes restent à franchir avant de pouvoir approfondir ce résultat :

a- Intégrer la dynamique des agents de perturbation et ses interactions avec la structure des peuplements.
b- Elaborer des algorithmes d'intervention plus fins et mieux adaptés à la problématique des forêts de protection.
c- Tester différentes situations écologiques (productivité, limitation par le recrutement, peuplements mixtes etc. …).
d- Intégrer cette réflexion dans une perspective multi-échelle.
e- Intégrer la fonction de production.

Constance et permanence représentent des outils d'analyse complémentaires pour traiter ce type de problématique. Ils peuvent être utilisés dans des méthodes d'analyses multicritère et comme outils d'évaluation pour cibler les scénarios à privilégier dans des programmes de gestion adaptative.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Perturbations et permanence des structures: le modèle des sapinères-pessières (Picea abies (L.) Karst., Abies alba Mill.) dans les Alpes du Nord

I- PRINCIPAUX RESULTATS

I-1- Hypothèse des Perturbations Intermédiaires

En première partie, nous avons souligné l'intérêt de l'Hypothèse des Perturbations Intermédiaires mais également cerné ses limites, mettant l'accent sur un besoin d'affiner son domaine d'application. Il s'agit de mieux dégager les mécanismes de coexistence (ex. compromis entre compétition et colonisation, niche de succession), les processus affectant l'établissement des espèces (ex. fréquence dépendance négative, immigration), la nature de l'agent de perturbation (ex. incendies, tempêtes) et les paramètres contrôlés (ex. productivité, descripteurs des perturbations). Etablissant un lien logique entre ces différents éléments, il nous semble que la limitation par le recrutement offre un cadre conceptuel intéressant dans l'énoncé d'hypothèses plus explicatives, moins ambiguës et plus faciles à tester sur le terrain.

Nous avons évoqué le bénéfice qu'il y a, dans le cadre d'une gestion forestière, à s'inspirer des enseignements tirés de telles hypothèses: ainsi de l'émulation d'une dynamique en patch basée sur la création de trouées, de la création de microsites favorables, et d'une réduction de l'abondance des espèces dominantes dans la canopée et dans la régénération. Il s'agit de composer avec les traits de vie des espèces (taille des graines, hauteur potentielle, espérance de vie, âge de reproduction, mode de dispersion, capacité à rejeter), leur comportement dans différents milieux (tolérance à l'ombre, croissance en pleine lumière, limitation par le recrutement, syndrome de résistance, syndrome de résilience), afin de déterminer le degré d'hétérogénéité, la fréquence et l'intensité des interventions favorisant leur coexistence. De telles interventions doivent être évaluées au travers de critères écologiques certes mais aussi de critères économiques et sociaux afin d'assurer la pérennité de l'ensemble du système.

I-2- Permanence

En deuxième partie, nous avons répertorié plusieurs concepts propres à qualifier le comportement des systèmes écologiques face aux perturbations. Certains de ces concepts permettent de décrire une réponse à un événement donné (cf. résilience et résistance). D'autres concepts sont mieux adaptés à la caractérisation de dynamiques à plus long terme, à

l'échelle du régime de perturbation par exemple (cf. persistance, constance, permanence). La constance et la permanence offrent l'avantage de ne pas pré-supposer d'équilibres ni de dynamiques de référence. Elles peuvent être quantifiées à partir de variables continues permettant ainsi d'embrasser tout un gradient de situations. Fort de l'émergence d'un paradigme basé sur les changements, la contingence et l'incertitude, nous recommandons un usage plus courant de la permanence dans l'évaluation de scénarios écologiques et de scénarios de gestion à partir de variables de structure (ex. diversité) et de variables fonctionnelles (ex. productivité). Nous avons exploité le principe de permanence dans le cadre d'une problématique appliquée: celle de la protection des forêts de montagne contre les aléas naturels. Nous avons montré qu'une gestion par trouées conduit à de meilleurs indicateurs de protection et à de meilleures propriétés de stabilité, sans toutefois pouvoir dégager un scénario permettant d'optimiser l'ensemble des critères. Ce résultat implique des choix sylvicoles basés sur des compromis plutôt que l'optimisation de l'ensemble des objectifs.

II.3- Dynamique en patchs

Il apparaît qu'une dynamique en patch peut à la fois favoriser la coexistence des espèces, et, en forêt de montagne, permettre une meilleure protection contre les risques naturels. Concrètement, cela consiste à établir une sylviculture basée sur la création de trouées de taille variable afin de générer une mosaïque de peuplements de structures différentes en tenant compte des niches de régénération et de croissance des différentes espèces. Cette sylviculture par trouées, opportuniste, éventuellement contrainte par certaines exigences de protection (ex. taille maximale des trouées), doit favoriser la présence d'une strate de régénération garantissant l'élasticité du système face à des perturbations de forte magnitude. Des programmes d'étude doivent être menés afin de déterminer les moyens d'implémenter une telle sylviculture, d'évaluer son efficacité et de la réajuster en fonction des retours d'expérience. Une approche par modélisation peut contribuer à déterminer *a priori* les meilleurs scénarios à tester sur le terrain. La permanence constitue alors un outil supplémentaire de diagnostic qui permet d'intégrer les incertitudes et de dégager les compromis.

II- PERSPECTIVES: RETOUR SUR L'EXEMPLE DES SAPINIERES-PESSIERES DANS LES ALPES DU NORD

Les sapinières-pessières représentent un cas d'étude intéressant pour aborder la double problématique de la coexistence des espèces (s'inspirer des perturbations) et de la nécessité de satisfaire des objectifs de gestion (fonction de production, fonction de protection, composer avec les perturbations), deux éléments que nous avons traités de manière séparée dans notre étude. Nous présentons ici succinctement deux approches permettant d'envisager l'étude des sapinières-pessières : une approche par modélisation et une approche sur le terrain.

II.1- Une approche par modélisation : couplage de modèles

L'approche par modélisation permet d'envisager une évaluation de la dynamique des structures sur le long terme. L'objectif est de coupler un modèle de dynamique des peuplements avec des modèles de perturbations et des modèles d'interventions sylvicoles afin de tester l'influence du triptyque milieu-perturbation-sylviculture sur la coexistence des deux espèces et sur les objectifs de gestion.

Le modèle Mountain qui permet de simuler la croissance de peuplements irréguliers d'épicéas a récemment été modifié pour permettre l'intégration de plusieurs espèces, le sapin en particulier (modèle Samsara). Deux placettes d'une surface de 4375 m² (87,5 m sur 50 m) ont été installées afin de paramétrer le nouveau modèle: la première placette se situe dans le Beaufortin (Alpes externes), dans la forêt communale de Queige, dans une sapinière-pessière acidophile à *Vaccinium myrtillus* (Myrtille sauvage), la deuxième placette se situe en Haute-Maurienne (Alpes internes), dans la forêt communale de Lanslebourg, dans la série des sapinières internes. Sur chacune des placettes, l'ensemble des arbres de plus de 5 cm de diamètre a été cartographié, leurs diamètres et leur hauteurs mesurés. Sur la placette de Queige les hauteurs et largeurs des branches les plus basses ont été mesurées sur chaque arbre dans quatre directions perpendiculaires et un carottage des arbres de plus de 10 cm a été effectué. Quatre-vingts photographies hémisphériques ont été prises sur quatre transects différents (photos espacées tous les 2 m) afin de calibrer le modèle d'interception des rayonnements directs et diffus (cf. Courbaud et al. 2003). L'ensemble de ces mesures permet

de calibrer la géométrie des houppiers et le modèle de croissance en diamètre pour les deux espèces (Courbaud 1997).

Ancelin et al. (soumis) ont développé un modèle mécaniste de perturbations par le vent qui est actuellement couplé au modèle Mountain. Associé à un régime de vent réaliste (voir Quine 2000), ce modèle devrait permettre de simuler des dégâts dus à des tempêtes sur plusieurs générations d'arbres.

Une réflexion doit être menée pour élaborer des modèles d'interventions sylvicoles qui s'inspirent-de l'approche de Daume et Robertson (2001), c'est à dire qui s'adaptent aux structures locales existantes. Une adaptation de cette approche à la problématique de la fonction de protection est cependant nécessaire (ex. ajout de contraintes à l'échelle du peuplement, prise en compte de la structure des trouées, de la densité locale des arbres etc. …).

Un travail est en cours pour définir un indicateur de protection contre les chutes de blocs qui prend en compte simultanément la distribution réelle des diamètres, la distribution spatiale des arbres et la cinétique des blocs (Benoît Courbaud, com. pers.). Un modèle d'interception de la neige a été développé (Berger 1997). Son intégration dans le modèle Samsara devrait permettre d'améliorer substantiellement l'indicateur de risque d'avalanche.

Le couplage de ces différents modèles (modèle de dynamique + modèle de perturbation par le vent + modèle d'intervention + indicateurs) permettra de tester un ensemble d'interactions milieu – sylviculture - perturbation et d'identifier celles permettant de réaliser les meilleurs compromis entre les différents objectifs de gestion (fig. 1).

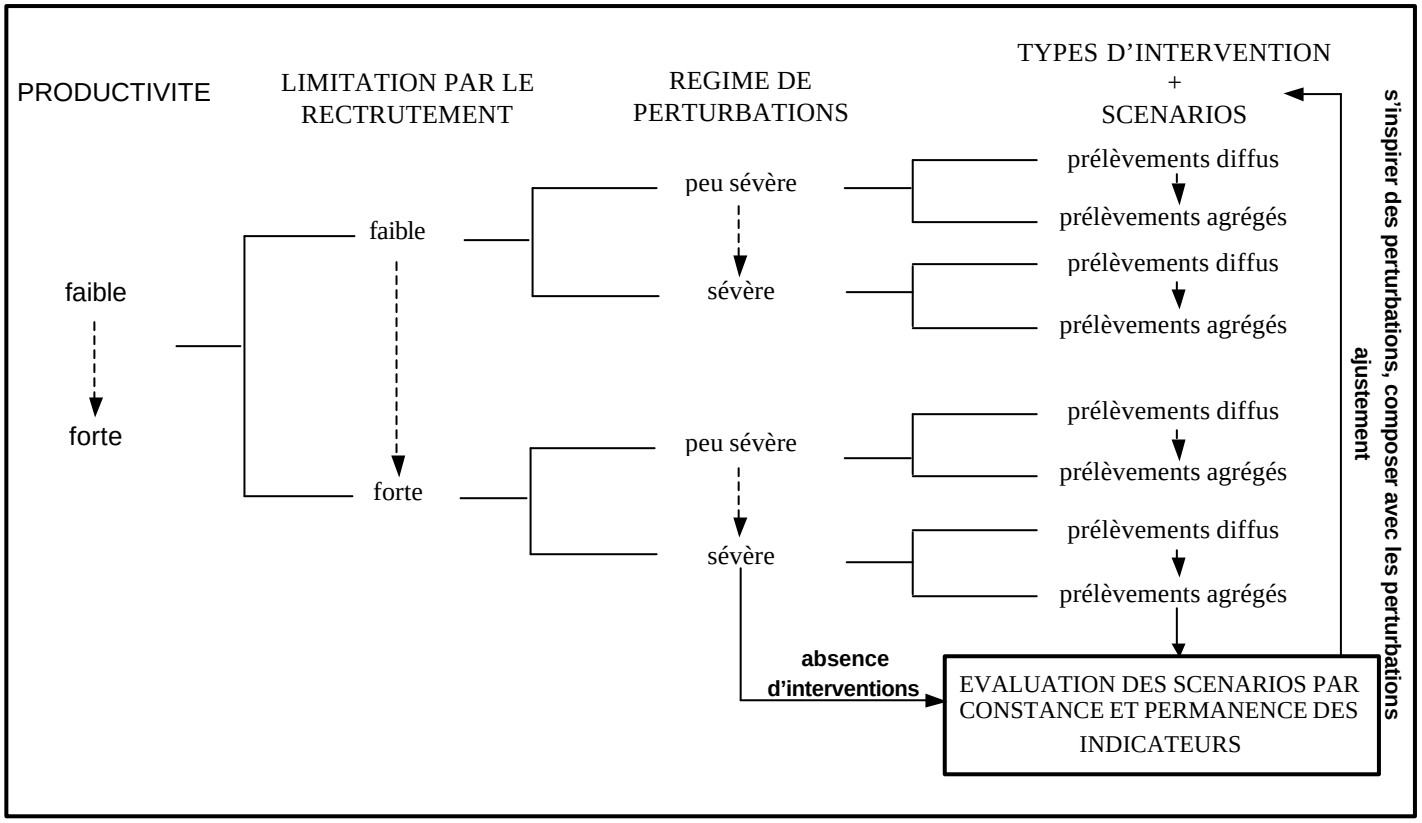


Figure 1: *exemple de protocole d'études par modélisation de l'interaction milieu/perturbations/sylviculture pour les sapinières-pessières. Cette étape devrait permettre d'identifier les scénarios sylvicoles permettant de réaliser les meilleurs compromis. Les types d'intervention envisagés ici ne sont donnés qu'à titre d'exemples.*

II.2- Une approche sur le terrain

Nous avons décidé d'élaborer un protocole expérimental sur les deux sites de Queige et de Lanslebourg afin d'étudier le comportement des deux espèces en fonction de la ressource lumière, de la compétition avec la végétation en place et de la présence de microsites spécifiques dans deux zones biogéographiques distinctes. Nous avons tout d'abord essayé de reconstruire l'historique des perturbations sur les deux sites afin de déterminer les zones récemment ou anciennement perturbées. Sur chaque site, nous avons reconstitué, à partir des aménagements forestiers, l'ensemble des prélèvements en coupes et chablis sur une dizaine de parcelles (unité de gestion d'une surface de 10 ha) (fig. 2). Les sommiers de la forêt nous permettent également de connaître les travaux sylvicoles effectués sur ces parcelles (dépressage, chemins forestiers etc. …). Nous avons ensuite réalisé une restitution photogrammétrique à partir de photographies aériennes prises tous les 10 ans (1950-2000, 1/25000ième). Cette restitution met en évidence les zones d'ouverture de la canopée (différence visible et significative entre des groupes d'arbres adjacents ou la présence d'un sol

nu). A partir de cette restitution, nous avons effectué un maillage de cellules de 625 m² (25*25) et calculé le pourcentage de couverture sur chacune d'elle (fig. 3).

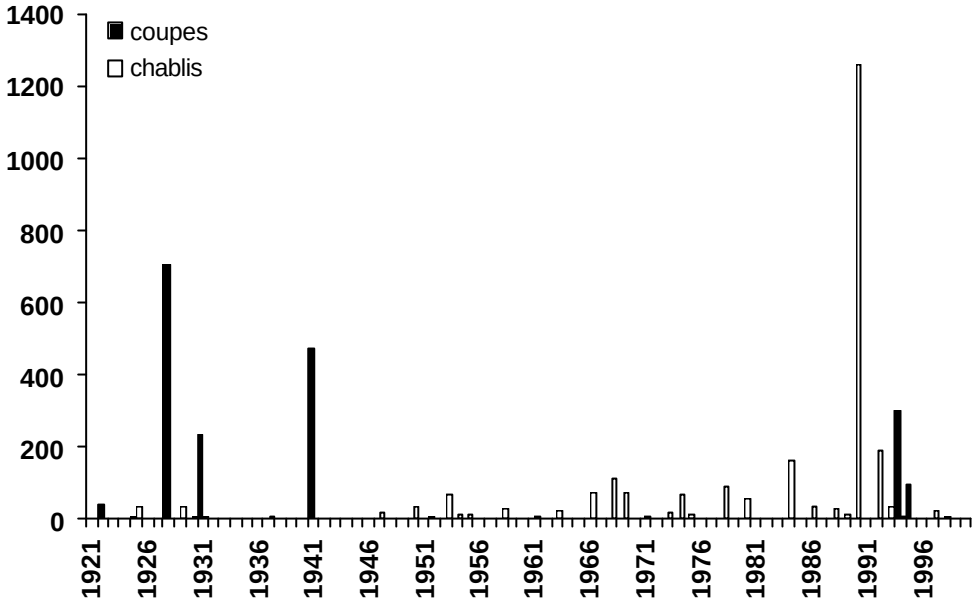


Figure 2: *distinction des volumes (m^3) prélevés en coupe et en chablis depuis 1921 dans la parcelle 23 de la forêt communale de Lanslebourg. Durant la période 1942-1993 aucun passage en coupe n'a été effectué. Les coupes postérieures à 1993 ont eu pour principal objectif d'enlever les arbres déstabilisés par la tempête de 1990.*

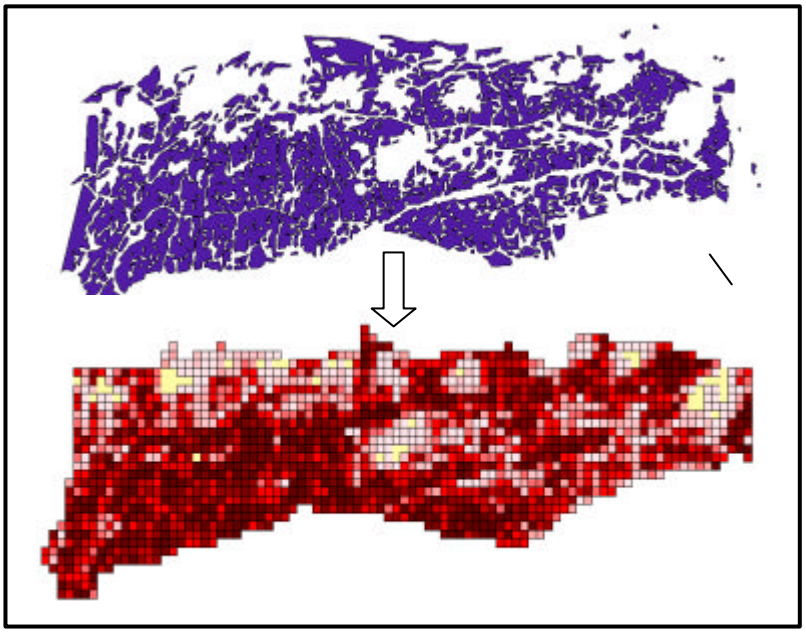


Figure 3 : *restitution photogrammétrique à partir d'une photographie aérienne (ici forêt communale de Lanslebourg, juin 1990) et maillage (cellule de 625 m² : couvert d'autant plus important que les cellules sont foncées). Les cellules extérieures aux limites de parcelles ont été enlevées. Les larges trouées ont été provoquées par la tempête "Viviane" de 1990.*

Ce travail nous permet de déterminer l'historique des ouvertures de la canopée durant les 50 dernières années et éventuellement leur origine (en les confrontant avec les données aménagements). L'objectif est alors d'implanter plusieurs transects recoupant un maximum d'hétérogénéité (ex. dates d'ouvertures de la canopée) et d'installer sur ces transects des placettes circulaires (rayon 5 m) tous les 25 ou 50 m (fig. 3). Sur chacune des placettes, différentes mesures seront réalisées : pour chaque espèce, mesure de la surface terrière des arbres de plus de 10 m de haut ; identification du recrû dominant ou des recrûs codominants (3 au maximum, 1,3m<hauteur<10m) ; mise en place aléatoire de 5 placeaux rectangulaires de 1 m de côté ; sur chaque placeau, prise d'une photographie hémisphérique, détermination du pourcentage de sol intact, mesure de la densité des semis des deux espèces (0,05m<hauteur<1, 3m), couverture et hauteur de la végétation concurrente, mesure de la pression des grands herbivores en déterminant le nombre d'individus attaqués et le nombre de pousses abrouties par individu; en présence de microsites surélevés (souches, branches mortes), estimation de la surface des microsites, prise d'une photographie hémisphérique, mesure de la densité des semis des deux espèces, couvert et hauteur de la végétation concurrente.

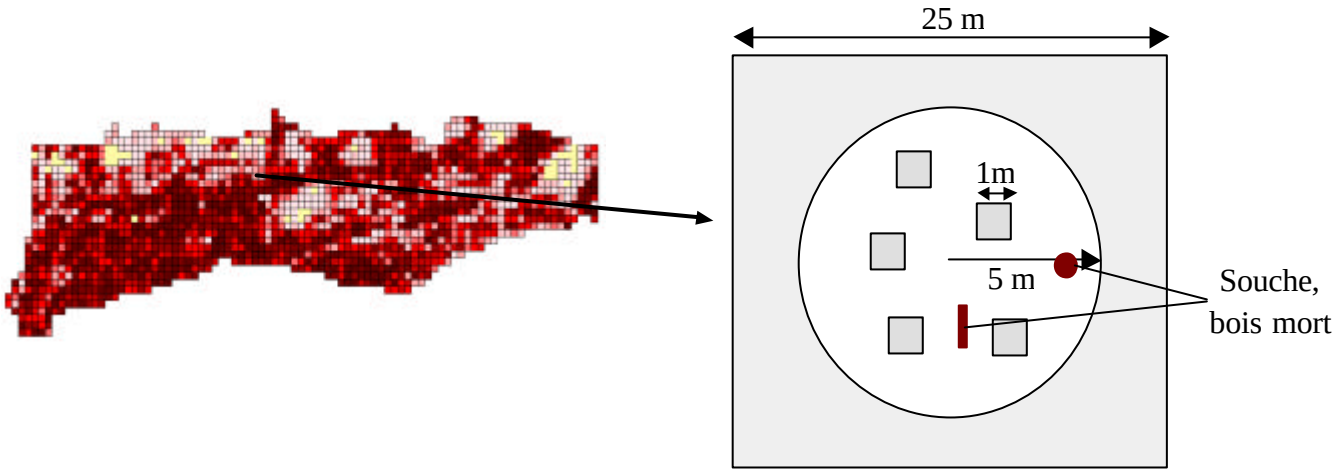


Figure 4: *protocole d'installation des placettes expérimentales dans les forêts communales de Queige et de Lanslebourg (l'illustration du maillage concerne la forêt communale de Lanslebourg).*

Ce protocole expérimental devrait permettre de mieux identifier l'influence relative du facteur lumière, des microsites et de l'identité des arbres de la canopée sur la régénération des deux espèces.

REFERENCES

Aber, J., Christensen, N., Fernandez, I., Franklin, J., Hidinger, L. et al. 2000. Applying ecological principles to management of the U.S. National Forests. *Issues in Ecology* **6**.

Abrams, P.A. 2001. The effect of density-independent mortality on the coexistence of exploitative competitors for renewing resources. *The American Naturalist* **158**: 459-470

Abrams, P., et R.D. Holt. 2002. The impact of consumer-resource cycles on the coexistence of competing consumers. *Theoretical Population Biology* **62**: 281-295.

Abugov, R. 1982. Species diversity and phasing of disturbance. *Ecology* **63**: 289-293.

Adler, F.R., et J. Mosquera. 2000. Is space necessary? Interference competition and limits to biodiversity. *Ecology* **81**: 3226-3232.

Amaranthus, M.P. 1997. Forest sustainability: an approach to definition and assessment at the landscape level. Rapport N° PNW-GTR-416. USDA Forest Service, Pacific Northwest Station.

Amarasekare, P. 2000. The geometry of coexistence. *Biological Journal of the Linnean Society* **71**: 1-31.

Amarasekare, P., et H. Possingham. 2001. Patch dynamics and metapopulation theory: the case of successional species. *Journal of Theoretical Biology* **209**: 333-344.

Ancelin, P., Courbaud, B. et T. Fourcaud. Predicting partial wind damage in a population of trees using an individual based mechanical model. *Forest Ecology and Management*, soumis.

Armstrong, R.A. 1976. Fugitive species: experiments with fungi and some theoretical considerations. *Ecology* **57**: 953-963.

Armstrong, R.A. 1989. Competition, seed predation, and species coexistence. *Journal of Theoretical Biology* **141**: 191-195.

Armstrong, G.W. 1999. A stochastic characterisation of the natural disturbance regime of the boreal mixedwood forest with implications for sustainable forest management. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 424-433.

Attiwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* **63**: 247-300.

Aubin, J.-P., et K. Sigmund. 1987. Permanence and Viability. *Journal of Computational and Applied Mathematics* **22**: 203-209.

Aubin, J.-P. 1991. Viability theory. Birkhäuser.

Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* **65**: 1705-1712.

--B--

Barradas, I., et K. Tassier. 1999. Reducing disturbance vs. improving resistance to disturbances in the environment. *Journal of Mathematical Biology* **39**: 518-532.

Batista, W.B., et Platt, W.J. 2003. Tree population responses to hurricane disturbance: syndromes in a south-eastern USA old-growth forest. *Journal of Ecology* **91**: 197-212.

Battles, J.J., Fahey, T.J., et E.M.B. Harney. 1995. Spatial patterning in the canopy gap regime of a subalpine Abies-Picea forest in the northeastern United States. *Journal of Vegetation Science* **6**: 807-814.

Bauer, S., Berger, U., Hildebrandt, H., et V. Grimm. 2002. Cyclic dynamics in simulated plant populations. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 2443-2450.

Bebi, P, Kienast, F., et W. Schönenberger. 2001. Assessing structures in mountain forests as a basis for investigating the forest dynamics and protective function. *Forest Ecology and Management* **145**: 3-14.

Becker, P., Lee, L.W., Rothman, E.D., et W.D. Hamilton. 1985. Seed predation and the coexistence of tree species: Hubbell's models revisited. *Oikos* **44**: 382-390.

Berger, F. 1997. Interaction forêt de montagne - risques naturels. Détermination de Zones d'Interventions Forestières Prioritaires - l'exemple du département de la Savoie. Thèse de doctorat, Engref Paris 475 pages.

Begon, M., Townsend, C.R. et J.L. Harper. 1996. Ecology, individuals, populations and communities. Third Edition. Blackwell Science.

Belovsky, G.E. 2002. Ecological stability: reality, misconceptions, and implications for risk assessment. *Human and Ecological Risk Assessment* **8**: 99-108.

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., et P. Menozzi. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* **145**: 3-14.

Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et S. Gauthier. 1999. Forest management guidelines bnased on natural disturbance dynamics: stand- and forest- level considerations. *The Forestry Chronicle* **75**: 49-54.

Bolker, B.M., et S.W. Pacala. 1999. Spatial moment for equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *The American Naturalist* **153**: 575-602.

Bolker, B.M., Pacala, S.W., et C. Neuhauser. 2003. Spatial dynamics in model plant communities: what do we really know? *The American Naturalist* **162**: 135-148.

Bond, W.J., et J.J. Midgley. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 45-51.

Bonneuil, N., et K. Müllers. 1997. Viable populations in a prey-predator system. *Journal of Mathematical Biology* **35**: 261-293.

Bousson, E. 2003. Gestion forestière intégrée: approche basée sur l'analyse multicritère. Les presses agronomiques de Gembloux.

Bormann F.H., et G.E. Likens. 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *American Scientist* **67** : 660-669.

Botkin D.B., et M.J. Sobel. 1975. Stability in time-varying ecosystems. *The American Naturalist* **109**: 625-646.

Brand, D.G. 1997. Criteria and indicators for the conservation and sustainable management of forests: progress to date and future directions. *Biomass and Bioenergy* **13**: 247-253.

Brang, P. 1998. Early seedling establishment of Picea abies in small forest gaps in Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 626-639.

Brang, P. 2001. Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. Forest Ecology and Management 145: 107-119.

Brokaw, N, et R.T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:183-188.

Bugmann, H. 1994. On the ecology of mountains forests in a changing climate: a simulation study. Dissertation, Swiss Federal Institute of Technology Zürich.

Bugmann, H. 2001. A review of gap models. *Climatic Change* **51**: 259-305.

Busing, R.T. 1995. Disturbance and the population dynamics of *Liriodendron Tulipifera*: simulations with a spatial model of forest succession. *Journal of Ecology* **83**: 45-53.

Busing , R.T., et P.S. White. 1997. Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap-partitioning concept. *Oikos* **78**: 562-568.

Busing, R.T., et N. Brokaw. 2002. Tree species diversity in temperate and tropical forest gaps: the role of lottery recruitment. *Folia Geobotanica* **37**: 33-43.

Buttel, L.A., Durrett, R., et S.A. Levin. 2002. Competition and species packing in patchy environments. *Theoretical Population Biology* **61**: 265-276.

--C--

Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J.M., et N. Abel. 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* **4**: 765-781.

Casagrandi, R., et S. Rinaldo. 1999. A minimal model for forest fire regimes. *The American Naturalist* **155**: 527-539.

Caswell, H. et J.E. Cohen. 1991. Disturbance, interspecific interaction and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 193-218.

Caswell, H., et J.E. Cohen. 1995. Red, white and blue: environmental variance spectra and coexistence in metapopulations. *Journal of Theoretical Biology* **176**: 301-316.

Caswell, H., et R. Etter. 1999. Cellular automaton models for competition in patchy environments: facilitation, inhibition, and tolerance. *Bulletin of Mathematical Biology* **61**: 625-649.

Catovsky, S., et F.A. Bazzaz. 2000. The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stands. *Journal of Ecology* **88**: 100-112.

Catovsky, S., et F.A. Bazzaz. 2002. Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. *Oikos* **98**: 403-420.

Cattiau, V., Mari, E., et J.-P. 1995. Forêt et protection contre les chutes de rochers. *Ingénieries - EAT* **3**: 45-54.

Cescatti, A. 1996. Selective cutting, radiative regime and natural regeneration in a mixed coniferous forest: a model analysis. Dans "Modelling regeneration success and early growth of forest stands, Proceedings from the IUFRO Conference, Copenhagen", edts. P. Skovsgaard et V.K. Johannsen.

Chauvin, C., Renaud, J.-P., et C. Rupé. 1994. Stabilité et gestion des forêts de protection. *ONF - Bulletin Technique* **27**: 37-51.

Chave, J., Muller-Landau, H.C., et S.A. Levin. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist* **159**: 1-22.

Chesson, P.L. et R.R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* **117**: 923-943.

Chesson, P.L. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology* **28**: 263-287.

Chesson, P. 1991. A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution* **6**: 26-28.

Chesson , P. 1994. Multispecies competition in variable environment. *Theoretical Population Biology* **45** : 227-276.

Chesson, P., et N. Huntly. 1997. The role of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist* **150**: 519-553.

Chesson, P. 2000a. General theory of competitive coexistence in spatially varying environments. *Theoretical Population Biology* **58**: 211-237.

Chesson, P. 2000b. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343-366.

Christie, D.A., et J.J. Armesto. 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* **91**: 776-784.

Clark, J.S. 1991. Disturbance and tree life history on the shifting mosaic landscape. Ecology 72: 1102-1118.

Clark, J.S. 1991. Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. *Ecology* **72**: 1119-1137.

Clark, J.S., Macklin, E., et L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* **68**: 213-235.

Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., MacLachlan, J., Mohan, J., et P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86**: 1-16.

Clark, J.S., et J.S. MacLachlan. 2003. Stability of forest biodiversity. *Nature* **423**: 635-638.

Clark, J.S., Mohan, J., Dietze, M., et I. Ibanez. 2003. Coexistence: how to identify trophic trade-off. *Ecology* **84**: 17-31.

Clark, J.S., Ladeau, S., et I. Ibanez. 2004. Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monographs* **74**: 415-442.

Clements, F.E. 1936. Nature and the structure of the climax. *Journal of Ecology* **24**: 252-284.

Coates, K.D., et P.J. Burton .1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to adress ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management* **99**: 337-354.

Coates, K.D. 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* **155**: 387-398.

Collins, S.L., Glenn, S.M., et D.J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. Ecology 76: 486-492.

Collins, S., et M. Glenn. 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* **21**: 103-110.

Colyvan, M. et L.R. Ginzburg. 2003. Laws of nature and laws of ecology. *Oikos* **101**: 649-653.

Comins, H.N., et I.R. Noble. 1985. Dispersal, variability, and transient niches: species coexistence in uniformly variable environment. *The American Naturalist* **126**: 706-723.

Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. In PUDOC (eds P.J. Den Boer & G.R. Gradwell), pp. 298-312, Wageningen.

Connell, J.H., et R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**: 1119-1144.

Connell, J.H. et W.P. Sousa. 1983. On the evidence to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist* **121**: 789-824.

Coomes, D.A., et P.J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 283-291.

Costantino, R.F., Desharnais, R.A., Cushing, J.M., and B. Dennis. 1997. Chaotic dynamics in an insect population. *Science* **275**: 389-391

Courbaud, B., Goreaud, F., Dreyfus, P., et F.R. Bonnet. 2001. Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model : some example based on the Capsis software "uneven-aged spruce forest" module. *Forest Ecology and Management* **145**: 15-28.

Courbaud, B., De Coligny, F., et T. Cordonnier. 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* **116**: 1-18.

Cumming, S.G. 2001. A parametric model of the fire-size distribution. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1297-1303.

--D--

Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P. et al. 2001. Climate change and forest disturbance. *Bioscience* **51**: 723-734.

Dalling, J.W., et S.P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 557-568.

Daume, S., et D. Robertson. 2000. A heuristic approach to modelling thinnings. *Silva Fennica* **34**: 237-249.

DeAngelis, D. L., et J. C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs* **57**: 1-21.

Dial, R., et J. Roughgarden. 1998. Theory of marine communities: the intermediate disturbance hypothesis. *Ecology* **79**: 1412-1424.

Denslow, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Applications* **5**: 962-968.

Dorren, L.K.A., Maier, B., Putters, U.S., et A.C. Seijmonsbergen. 2003. Combining field and modelling techniques to assess rockfall dynamics on a protection forest hillslope in the European Alps. *Geomorphology* **1367**: 1-17.

Dorren, L.K.A., Berger, F., Imeson, A.C., Maier, B., et F. Rey. 2004. Integrity, stability and management of protection forests in the European Alps. *Forest Ecology and Management* **195**: 165-176.

--E--

Earn, D. J. D., P. Rohani, et B. T. Grenfell. 1998. Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology. *Proceedings of the Royal Society of London B* **265**: 7-10.

Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., et J.H. Brown. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* **401**: 907-911.

Everham III, E.M., et N.V.L. Brokaw. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review* **62**: 113-185.

--F--

Fagerström, T., et M. Westoby. 1997. Population dynamics in sessile organisms: some general results from seemingly different theory-lineages. *Oikos* **80**: 588-594.

Fisher, S.G., Grimm, N.B., Marti, E., Holmes, R.M. et J.B. Jones, Jr. 1998. Material spiraling in stream corridors: a telescoping ecosystem model. *Ecosystems* **1**: 19-34.

Foster, J.R., et W.A. Reiners. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. *Vegetatio* **68**: 109-114.

Fox, J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. *The American Naturalist* **111**: 69-89.

Franc, A., Gourlet-Fleury, S. et N. Picard. 2000. Introduction à la modélisation des forêts hétérogènes. ENGREF, Nancy.

Franklin, J.F., Spies, T.A., Van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A. et al. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* **155**: 399-423.

Freedman, H. I., et P. Moson. 1990. Persistence definitions and their connections. *Proceedings of the American Mathematical Society* **109**: 1025-1033.

Frelich, L. E., et P. B. Reich. 1999. Neighbourhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems* **2**: 151-166.

Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regime. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press.

Fuentes, E.R. 1988 The hump-backed species diversity curves: why has it not been found among animals? *Oikos* **53**: 139-143.

Führer, E. 2000. Forests function, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and Management* **132**: 29-38.

--G--

Gamarra, J.G.P., et R.V. Solé. 2002. Biomass-diversity responses and spatial dependencies in disturbed tallgrass prairies. *Journal of Theoretical Biology* **215**: 469-480.

George, L.O., et F.A. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy tree seedlings. *Ecology* **80**: 833-845.

Gilbert, G.S., Hubbell, S.P., et R.B. Foster. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* **98**: 100-108.

Gleason, H.A. 1939. The individualistic concept of plant association. *American Midland Naturalist* **21**: 92-110.

Goreaud, F. 2000. Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Thèse de Doctorat, ENGREF, Paris.

Gotelli, N.J. 1991. Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist* **111**: 69-89.

Gould, S.J. 1993. La vie est belle : les surprises de l'évolution. Edition du Seuil.

Gray, A.N. et T.A. Spies. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* **78**: 2458-2473.

Greene, D.F., et E.A. Johnson. 1994. Estimating the mean annual seed production of trees. *Ecology* **75**: 642-647.

Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.

Grimm, V. et C. Wissel. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia **109**: 323-334.

Gsteiger, P. 1993. Steinschlagschutzwald: ein Beitrag zur Abgrenzug, Beurteilung und Bewirdschaftung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **2**: 115-132.

Gunderson, L. H. 2000. Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 425-439.

Gurney, N.S.C., et R.M. Nisbet. 1998. Ecological dynamics. Oxford University Press INC, USA.

--H--

Hall, J.P. 2001. Criteria and indicators of sustainable forest management. *Environmental Monitoring and Assessment* **67**: 109-119.

Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology* **64**: 493-500.

Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press.

Harcombe, P.A., Bill, C.J., Fulton, M., Glitzenstzin, J.S., Marks, P.L., et I.S. Elsik. 2003. Stand dynamics over 18 years in a southeastern mixed hardwood forest, Texas, USA. *Journal of Ecology* **89**: 947-957.

Harms, K.E., Wright, J., Calderon, O., Hernandez, A., et E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**, 493-495.

Harrison, G.W. 1979. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence. *The American Naturalist* **113**: 659-669.

Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology* **18**: 363-373.

Hastings, A., C. L. Hom, S. Ellner, P. Turchin, et H. C. J. Godfray. 1993. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 1-34.

Hastings, A. 2003. Transients: the key to long-term ecological understanding. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 39-45..

Hawkes, C. 2000. Woody plant algorithms: description, problems and progress. *Ecological Modelling* **126**: 225-248.

He, H.S., et D.J. Mladenoff. 1999. Spatially explicit and stochastic simulation of forest-landscape fire disturbance and succession. *Ecology* **80**: 81-99.

Henery, M. et M. Westoby. 2001. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. Oikos 92: 479-490.

Herbert, D. A., J. H. Fownes, et P. Vitousek. 1999. Hurricane damage to a Hawaiian forest: nutrient supply rate affects resistance and resilience. *Ecology* **80**: 908-920.

Hewitt, N. 1998. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia* **114**: 432-440.

Hill, J.L., et R.A. Hill. 2001. Why are tropical rain forest so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* **25**: 326-354.

HilleRisLambers, J., Clark, J.S., et B. Beckage. 2002. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* **417**: 732-735.

HilleRisLambers, J., et J.S. Clark. 2003. Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent mortality on seed and seedling distributions in temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 783-795.

Hirst, R. A., R. F. Pywell, R. H. Marss, et P. D. Putwain. 2003. The resistance of a chalk grassland to disturbance. Journal of Applied Ecology **40**: 368-379.

Holmes, E.F., et H.B. Wislon. 1998. Running from trouble: long-distance dispersal and the competitive coexistence of inferior species. *The American Naturalist* **152**: ?

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 1-23.

Hovestadt, T., Peothke, H. et S. Messner. 2000. Variability in dispersal distances generates typical successional patterns: a simple simulation model. *Oikos* **90**: 612-619.

Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* **35**: 214-225.

Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R. et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**: 554-557.

Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in Population Biology 32. Princeton University Press.

Huisman, J., et J. Weissing. 2001. Fundamental unpredictability in multispecies competition. *The American Naturalist* **157**: 488-494.

Hurtt, G.C., et S.W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* **176**: 1-12.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* **113**: 81-101.

Huston, M., et T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* **130**: 168-198.

Huston, M. 1994. Biological diversity. Cambridge University Press, Cambridge.

Hutson, V., et K. Schmitt. 1992. Permanence and the dynamics of biological systems. *Mathematical Biosciences* **111**: 1-71.

--I--

Imbert, D., Rousteau, A., et Labbé Patrick. 1998. Ouragans et diversité biologique dans les forêts tropicales. L'exemple de la Guadeloupe. *Acta Oecologica* **19**: 251-262.

Ives, A.R. 1995. Measuring resilience in stochastic systems. *Ecological Monographs* **65**: 217-233.

Ives, A.R., et J.B. Hughes. 2002. General relationship between species diversity and stability in competitive systems. *The American Naturalist* **159**: 388-395

--J--

Jansen, V.A.A., et K. Sigmund. 1998. Shaken not stirred: on permanence in ecological communities. *Theoretical Population Biology* **54**: 195-201.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* **104**: 501-528.

Johnston R.F. 2000. Preface: a millenial view of ecology and systematics, and ARES at age 30. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 1-8.

--*K*--

Kaitala, V., J. Ylikarjula, et M. Heino. 1999. Dynamic complexities in host-parasitoid interaction. *Journal of Theoretical Biology* **197**: 331-341.

Kaelke, C.M., Kruger, E.L., et P.B. Reich. Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1602-1616.

Keane, R.E., Austin, M., Field, C., Huth, A., Lexer, M.J., Peters, D., Solomon, A., et P. Wyckoff. 2001. Tree mortality in gap models: application to climate change. *Climatic Change* **51**: 509-540.

Kelly, C.K., et M.G. Bowler. 2002. Coexistence and relative abundance. *Nature* **417**: 437-440.

Kidson, R. et M. Westoby. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia* **125**: 11-17

Kimmins, J.P. 1997. Forest ecology. A foundation for sustainable management. Second edition. Prentice Hall, New Jersey.

Klausmeier, C.A., et D. Tilman. 2002. Spatial models of competition. Dans Competition and coexistence, Sommer U. et Worm B. eds, Ecological Studies 161, Springer, p. 43-78.

Kobe, R.K., et K.D. Coates. 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 227-236.

Kondoh, M. 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 269-271.

Koyhama, T. 1993. Size-structured tree populations in gap-dynamics forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology* **81**: 131-143.

Kräuchi, N., Brang, P., et W. Shönenberger. 2000. Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* **132**: 73-82.

Kubo, T., Iwasa, Y., et N. Furumoto. 1996. Forest spatial dynamics with gap expansion: total gap area and gap size distribution. *Journal of Theoretical Biology* **180**: 229-246.

Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annal Zoology Fennici* **31**: 35-51.

--L--

Larsen, J.Bo. 1995. Ecological stability of forests and sustainable silviculture. *Forest Ecology and Management* **73**: 85-96.

Laska, G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* **157**: 77-99.

Lavorel, S., et P. Chesson. 1996. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbance. *Oikos* **74**: 103-114.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., et Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 474-478.

Law, R., et D. Morton. 1996. Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology* **77**: 762-775.

Leclerc, D., Chauvin, C., Mermin, E., et J.-P. Renaud. 1998. Choix sylvicoles en forêt de montagne: cas des résineux dans les Alpes du Nord. *Revue Forestière Française* **L**: 82-96.

Legendre, P., et L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. English 2^{d} edition. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

Lepage, P.T., Canham, C.D., Coates, K.D. et P. Bartemucci. 2000. Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in norfthern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 415-427.

Lehman, C. L., et D. Tilman. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. The American Naturalist **156**: 534-552.

Lertzman, K.P. 1995. Forest dynamics, differential mortality and variable recruitment probabilities. *Journal of Vegetation Science* **6**: 191-204.

Levin, S.A., et R.T. Paine. 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **71**: 2744-2747.

Levine, J.M., et M. Rees. 2002. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages : the roles of competition and colonization. *The American Naturalist* **160**: 452-467.

Levine, J.M., et D.J. Murrell. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* **34**: 549-574.

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**: 237-240.

Levins, R., et D. Culver. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **68**: 1246-1248.

Liddel, M. 2001. A simple space competition model using stochastic and episodic disturbance. *Ecological Modelling* **143**: 33-41.

Lin, J., Harcombe, P.A., et M.R. Fulton. 2001. Characterizing shade tolerance by the relationship between mortality and growth in tree saplings in a southeastern Texas forest. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 345-349.

Lin, J., Harcombe, P.A., Fulton, M.R., et R.W. Hall. 2002. Sapling growth and suvivorship as a function of light in a mesic forest of southeastern Texas, USA. *Oecologia* **132**: 428-435.

Loehle, C. 1986. Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. *The Quarterly Review of Biology* **62**: 397-409.

Loehle, C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species diversity. *The American Naturalist* **156**: 14-33.

Loreau, M. 1994. Material cycling and the stability of ecosystem. *The American Naturalist* **143**: 508-513.

Loreau, M., et Behera 1999. Phenotypic stability and diversity of ecosystem processes. *Theoretical Population Biology* **56**: 29-47.

Loreau, M., et N. Mouquet. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist* **154**: 427-440.

Loreau, M., Mouquet, N., et R.D. Holt. 2003. Meta-ecosystem : a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* **6**: 673-679.

Ludwig, D., Jones, D., et C.S. Holling. 1978. Qualitative analysis of insect outbreaks systems: the spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology* **47**: 315-332.

Ludwig, D., Walker, B., et C.S. Holling. 1997. Sustainability, stability, and resilience. *Conservation Ecology*[online] **1**: article 7.

Ludwig, D., Mangel, M., et B. Haddad. 2001. Ecology, conservation, and public policy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 481-517.

Lusk, C.H., et C.K. Kelly. 2003. Interspecific variation in seed size and safe sites in a temperate rain forest. *New Phytologist* **158**: 535-541.

--M--

Mackey, R.L., et D.J. Currie. 2000. A re-examination of the expected effects of disturbance on diversity. *Oikos* **88**: 483-493.

Mackey, R.L., et D.J. Currie. 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology* **82**: 3479-3492.

Mailly, D., Kimmins, J.P., et R.T. Busing. 2000. Disturbance and succession in a coniferous forest of northwestern Noth America: simulations with DRYADES, a spatial model. *Ecological Modelling* **127**: 183-205.

Mangel, M., et C. Tier. 1994. Four facts every conservation biologists should known about persistence. *Ecology* **75**: 607-614.

May, R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press (réédition 2001 avec une nouvelle introduction de l'auteur).

McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* **110**: 115-147.

McIntosh, R. P. 1999. The succession of succession: a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **80**: 256-265.

Mencuccini, M., Piussi, P., et Z. Sulli. 1995. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forests: patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management* **76**: 109-125.

Milberg, P., Perez-Fernandez, M.A., et B.B. Lamont. 1998. Seedling growth response to added nutrients depends on seed size in three wood genera. *Journal of Ecology* **86**: 624-632.

Mitchell, R.J., Palik, B.J., et M.L. Hunter. 2002. Natural disturbance as a guide to silviculture. *Forest Ecology and Management* **155**: 315-317.

Miura, M., Manabe, T., Nishimura, N., et S.-I. Yamamoto. 2001. Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: a 7-year study of a 4-ha plot. *Journal of Ecology* **89**: 841-849.

Moles, A.T., et M. Westoby. 2002. Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in large-seeded species. *Oikos* **99**: 241-248.

Moloney, K.A., et S.A. Levin. 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology* **77**: 375-394.

Morton, R. D., R. Law, S. L. Pimm, et J. A. Drake. 1996. On models for assembling ecological communities. *Oikos* **75**: 493-499.

Motta, R. et J.-C. Haudemand. 2000. Protective forests and silvicultural stability: an example of planning in the Aosta Valley. *Mountain Research and Development* **20**: 180-187.

Mouquet, N. et M. Loreau. 2002. Coexistence in metacommunities : the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* **159**: 420-426.

Mouquet, N., Moore, J.L., et M. Loreau. 2002 Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters* **5**: 56-65.

--*N*--

Nakashizuka, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. Trends in Ecology and Evolution 16: 205-210.

Nathan, R., Safriel, U.N., et I. Noy-Meir. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* **82**: 374-388.

Neubert, M., et H. Caswell. 1997. Alternatives to resilience for measuring the response of ecological systems to perturbation. *Ecology* **78**: 653-665.

Neumann, M. et F. Starlinger. 2001. The significance of different indices for stand structure and diversity. *Forest Ecology and Management* **145**: 91-106.

Niemelä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* **115**: 127-134.

Nyberg, J.B. 1998. Statistics and the practice of adaptive management. Dans "Statistical methods for adaptive management studies", Res. Br., B.C. Min. For. Res. Br. Victoria, BC, Land Manage. Handb. N°42, edts V. Sit et B. Taylor.

--O--

Ohsawa, K., Kawasaki, K., Takasu, F., et N. Shigesada. 2002. Recurrent habitat disturbance and species diversity in a multiple-competitive species system. *Journal of Theoretical Biology* **216**: 123-138.

Oliver, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* **3**: 153-168.

Oliver, C.D., et B.C. Larson. 1996. Forest stand dynamics. John Wiley & Sons, New York.

Ortloff, W. 1999. Sustainability issues in Switzerland's forests. *New Forests* **18**: 59-73.

--P--

Pacala, S.W., et M. Rees. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *The American Naturalist* **152**: 729-737.

Packer, A., et K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* **404**: 278-281.

Perry, D.A. 1998. The scientific basis of forestry. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**: 435-466.

Peterson, C.J., et S.T.A. Pickett. 1995. Forest reorganization: a case study of an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology* **76**: 763-774.

Peterson, G., C. R. Allen, et C. S. Holling. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* **1**: 6-18.

Pfisterer, A.B., et B. Schmidt. 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* **416**: 84-86.

Pickett, S.T.A., et P.S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando.

Pickett, S.T.A., Collins, S.L., et bJ.J. Armesto. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Revie*w **53**: 335-371.

Pickett, S.T.A., Kolosa, J., Armesto, J.J., et S.L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**: 129-136.

Pickett, S.T.A., Wu, J., et M.L. Cadenasso. 1999. Patch dynamics and the ecology of disturbed ground. Dans *Ecosystems of the world: ecosystems of disturbed ground*, L.R. Walker ed., Elsevier Science.

Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* **307**: 321-326.

Pommering, A. 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry* **75**: 305-324.

Porté, A., et H. H. Bartelink. 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Forest Ecology and Management* **150**: 141-188.

--Q--

Quine, C.P. 2000. Estimation of mean wind climate and probability of strong winds for wind risk assessment. *Forestry* **73**: 247-257.

--R--

Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. et M.B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* **164**(Suppl.): S143-S164.

Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala, and D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* **293**: 650-655.

Regan, H.M., Colyvan, M., et M.A. Burgman. 2002. A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation. *Ecological Applications* **12**: 618-628.

Ribbens, E., Silander, J.A., et S.W. Pacala. 1994. Seedling recruitment in forests : calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* **75**: 1794-1806.

Roelke, D., Augustine, S., et Y. Buyukates. 2003. Fundamental unpredictability in multispecies competition: the influence of large disturbance. *The American Naturalist* **162**: 615-623.

Rogers, P. 1996. Disturbance ecology and forest management: a review of the literature. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-336. USDA Forest Service, Intermountain Research Station.

Runkle, J.R. et T.C. Yetter. 1987. Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians. *Ecology* **68**: 417-424.

Rykiel, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. Australian Journal of *Ecology* **10**: 361-365.

--S--

Savage, M., Sawhill, B., et M. Askenazi. 2000. Community dynamics: what happens when we return the tape? *Journal of Theoretical Biology* **205**: 515-526.

Saverimuttu, T., et M. Westoby. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* **84**: 681-689.

Sebens, K.P. 1987. Competition for space: effects of disturbance and indeterminate competitive success. *Theoretical Population Biology* **32**: 430-441.

Shaetzl, R.J., Burns, S.F., Johnson, D.L., et T.W. Small. 1989. Tree uprooting: review of impact on forest ecology. *Vegetatio* **70**: 165-176.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J., Folke, C., et B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**: 591-596.

Schlaepfer, R., Iorgulescu, I. et C. Glenz. 2002. Management of forested landscapes in mountain areas: an ecosystem-based approach. *Forest Policy and Economics* **4**: 89-99.

Schwinning, S., et J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**: 447-455.

Schütz, J.-Ph. 1969. Etude des phénomènes de la croissance en hauteur et en diamètre du sapin (Abies alba Mill.) et de l'épicéa (Picea abies Karst.) dans deux peuplements jardinés et une forêt vierge. Thèse, Ecole Polytechnique Fédérale Zurich.

Schütz, J.Ph., et R.A.A. Oldeman. 1996. Gestion durable par automation biologique des forêts. *Revue Forestière Française* **XLVII**: 65-73.

Schütz, J.-Ph. 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* **72**: 359-366.

Schwinning, S., et J. Weiner. 1998. Mechanism determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**: 447-455.

Seymour, R.S., White, A.S., et P.G. de Maynadier. 2002. Natural disturbance regimes in northeastern Nort America – evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management* **155**: 357-367.

Sheil, D. 1999. Tropical forest diversity, environmental change and species augmentation: after the intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science* **10**: 851-860.

Sheil, D., et F.R.P. Burslem. 2003. Disturbing hypothesis in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 18-26.

Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* **55**: 128-134.

Smith, T.M., et D.L. Urban. 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* **74**: 143-150.

Söderbergh, I. et T. Lederman. 2003. Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulator. *Computers and Electronics in Agriculture* **39**: 115-140.

Solé, R.V. et S.C. Manrubia. 1995. Are rainforests self-organized in a critical state? *Journal of Theoretical Biology* **173**: 31-40.

Sousa, W.P. 1980. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life histories. Oecologia 45:72-81

Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 353-391.

Sprugel, D. G. 1991. Disturbance, equilibrium, and environmental variability: what is 'natural' vegetation in a changing environment? *Biological Conservation* **58**:1-18.

Staudhammer, C.L. et V.M. LeMay. 2001. Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1105-1115.

Stone, L., et S. Ezrati. 1996. Chaos, cycles and spatio-temporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology* **84**: 279-291.

Suding, K.N., Goldberg, D.E., et K.M. Hartman. 2003. Relationships among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* **84**: 1-16.

--T--

Taneyhill, D.E. 2000. Metapopulation dynamics of multiple species: the geometry of competition in a fragmented habitat. *Ecological Monographs* **70**: 495-516.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press.

Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitat. *Ecology* **75**: 2-16.

Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., et M.A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**: 65-66.

Tilman D. 1997. Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**: 81-92.

Tilman, D., Lehman, C., et C. Yin. 1997. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist* **149**:407-435.

Tilman, D., C. L. Lehman, et C. E. Bristow. 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist* **151**:277-282.

Thouvenin, C. 2000. Analyse des relations entre dynamique naturelle des recrûs d'épicéas commun (Picea abies (L.) Karst.) et facteurs méso- et microstationnels sous deux pessières des Alpes du Nord (France). Thèse de Doctorat, Université de Savoie, Chambéry.

Tomas, M.A., et P.M.S. Ashton. 1996. Sustainable forest ecosystems and management : a review article. *Forest Science* **42**: 366-377.

Turnbull, L.A., Rees, M., et M.J. Crawley. 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* **87**: 899-912.

Turnbull, L.A., Crawley, M.J., et M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* **88**: 225-238.

Turner, G. T., W. H. Romme, R. H. Gardner, R. V. O'Neil, et T. K. Kratz. 1993. A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology* **8**: 213-227.

Turner, M., Baker, W.L., Peterson C.J., et R.K. Peet. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbance. *Ecosystems* **1**: 511-523.

--U--

Ulanova, N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* **135**: 155-167.

Urbanska, K.M. 2000. Environmental conservation and restoration ecology: two facets of the same problem. *Web Ecology* **[online]1**: 20-27.

--V--

Van der Maarel, E. 1993. Some remarks on disturbance and its relation to diversity and stability. *Journal of vegetation Science* **4**: 733-736.

Vandermeer. 1993. Loose coupling of predator-prey cycles: entrainment, chaos, and intermittency in the classic MacArthur consumer-resource equations. *The American Naturalist* **141**: 687-716.

--W--

Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P., et R. Permenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**: 257-300.

Walker, B., inzig, A., et J. Landridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* **2**: 93-113.

Walters, M.B., et P.B. Reich. Seed size, nitrogenh supply, and growth rate affect seedling survival in deep shade. *Ecology* **81**: 1887-1901.

Wang, B.C., et T.B. Smith. 2002. Closing the seed loop. *Trend in Ecology and Evolution* **17**: 379-385.

Wasser, B., et M. Frehner. 1996. Soins minimaux pour les forêts à fonction protectrice. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage. Berne.

Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**: 1-22.

Webb, C.O., et P.R. Peart. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forest trees. *Ecology* **80**: 2006-2017.

Webb, C.O., et P.R. Peart. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* **4**: 491-499.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., et I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125-159.

White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* **45**: 229-299.

White, P.S., et A. Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystems dynamics. *Progress in Botany* **62**: 399-449.

Whitford, W. G., D. J. Rapport, et A. G. deSoyza. 1999. Using resistance and resilience measurements for 'fitness' tests in ecosystem health. *Journal of Environmental Management* **57**: 21-29.

Wills, C., Condit, R., Foster, R.B., et S.P. Hubbell. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **94**: 1252-1257

Wilson, S.W. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* **73**: 1984-2000.

Wilson, J.B. 1994. The intermediate disturbance hypothesis' of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* **18**; 176-181.

Wissel, Ch. 1991. A model for the mosaïc cycle concept. Dans The mosaic-cycle concept of ecosystems (H. Remmert ed.), Ecological Studies 85, Springer-Verlag, p. 22-45.

Wolgemuth, T., Bürgi, M., Scheidegger, C., et J.-Ph. Schütz. 2001. Dominance reduction of species – a proposed management principle for central European forests. *Forest Ecology and Management* **166**: 1-15.

Woods, K.D.1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. *Oikos* **33**: 31-39.

Wootton, J.T. 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *The American Naturalist* **152**: 803-825.

Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**: 1-14.

Wu, J. et J.L. Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. The Quarterly Review of Biology **70**: 439-466.

Wyckoff, P.H., et J.S. Clark. 2002. The relationship between growth and mortality for seven co-occuring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology* **90**: 604-615.

--Y--

Yachi, S., et M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **96**: 1463-1468.

Yamamoto, S.I. 1995. Gap characteristics and gap regeneration in subalpine old-growth coniferous forests, central Japan. *Ecological Research* **10**: 31-39.

Young, T. P., J. M. Chase, et R. T. Huddleston. 2001. Community succession and assembly. Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration* **19**: 5-18.

--Z--

Zhou, S.-R., Liu, C.-Z., et G. Wang. 2004. The metapopulation dynamics of population subject to the Allee like effect. *Theoretical Population Biology* **65**:29-37.

ANNEXES

Annexe A: calcul des fréquences des espèces à l'équilibre dans le modèle avec hiérarchie stricte……...**230**

Annexe B : détermination d'une condition suffisante de stabilité pour le modèle avec "founder effect" et fréquence dépendance négative des taux de colonisation……**233**

Annexe C : classe JAVA permettant de disposer des trouées selon un processus de Neymann-Scott……**235**

Annexe D: classe JAVA permettant de déterminer la distribution des trouées par classe de surface au sein d'un peuplement…….**240**

ANNEXE A : calcul des fréquences des espèces à l'équilibre pour le modèle avec hiérarchie compétitive

Dans cette annexe, nous déduisons les valeurs des proportions des espèces à l'équilibre pour le modèle asymétrique avec hiérarchie stricte et déterminons les conditions pour obtenir l'ensemble des espèces à l'équilibre.

Considérons le modèle (I.12), on a à l'équilibre :

$$\forall i,\ a_i\left(1-\sum_{j=1}^{n} P_j\right) = m+\sum_{j=1}^{i-1} a_j P_j \qquad \text{(A1)}$$

Posons:

$$Y_i = \sum_{j=1}^{i} P_j, \qquad Z_i = \sum_{j=1}^{i} a_j P_j, \qquad Q_i = m + Z_i$$

Avec ces notations, l'équation (A1) devient:

$$\forall i,\ a_i\left(1-Y_i\right) = Q_{i-1} \qquad \text{(A2)}$$

On obtient ainsi:

$$\forall i, Y_i = 1-\frac{Q_{i-1}}{a_i} \qquad \text{(A3)}$$

et

$$\forall i,\ P_i = Y_i - Y_{i-1} = 1-\frac{Q_{i-1}}{a_i} - Y_{i-1} \qquad \text{(A4)}$$

ce qui donne:

$$\begin{aligned} Q_i &= m + Z_i \\ &= m + Z_{i-1} + a_i P_i \\ &= Q_{i-1} + a_i P_i \\ &= Q_{i-1} + a_i - Q_{i-1} - a_i Y_{i-1} \\ &= a_i - a_i Y_{i-1} \\ &= a_i \left(1 - Y_{i-1}\right) \end{aligned} \qquad \text{(A5)}$$

En utilisant (A4) et (A5), on obtient la relation suivante:

$$Q_i = \frac{a_i}{a_{i-1}} Q_{i-2} \qquad \text{(B6)}$$

Sachant que $Q_1 = a_1$ et $Q_2 = m\frac{a_1}{a_2}$, on en déduit:

$$Q_{2k} = m\frac{a_2 a_4 \cdots a_{2k}}{a_1 a_3 \cdots a_{2k-1}}, \qquad Q_{2k+1} = \frac{a_1 a_3 \cdots a_{2k+1}}{a_2 a_4 \cdots a_{2k}} \quad \text{(B7)}$$

Posons maintenant:

$$A_{2k} = a_2 a_4 \cdots a_{2k}, \qquad A_{2k+1} = a_1 a_3 \cdots a_{2k+1} \qquad \text{(A8)}$$

On a:

$$P_i = Y_i - Y_{i-1} = (1 - Y_{i-1}) - (1 - Y_i) = \frac{Q_{i-2}}{a_{i-1}} - \frac{Q_{i-1}}{a_i} \qquad \text{(A9)}$$

Avec (A7) et (A8), on obtient finalement:

$$\begin{cases} P_1 = 1 - \dfrac{m}{a_1} \\ P_{2k} = m\dfrac{A_{2(k-1)}}{A_{2k-1}} - \dfrac{A_{2k-1}}{A_{2k}}, \quad P_{2k+1} = \dfrac{A_{2k-1}}{A_{2k}} - m\dfrac{A_{2k}}{A_{2k+1}} \quad k \geq 1 \end{cases} \qquad \text{(A10)}$$

On en déduit les conditions sur m pour obtenir toutes les espèces à l'équilibre. Si $n=2k+1$, alors:

$$\begin{cases} m < a_1 \\ B_{2k}a_{2k} < m < B_{2k}a_{2k+1}, \ k \geq 1 \end{cases} \qquad \text{(A11)}$$

et si $n=2k$:

$$\begin{cases} m < a_1 \\ B_{2k}a_{2k} < m < B_{2k}a_{2k+1}, \ 1 \leq k < n/2 \\ B_n a_n < m \end{cases} \qquad \text{(A12)}$$

avec dans les deux cas $B_{2k} = \left(\frac{A_{2k-1}}{A_{2k}} \right)^2$.

ANNEXE B : détermination d'une condition suffisante de stabilité pour le modèle avec "founder effect" et une fréquence dépendance négative des taux de colonisation

Afin de déterminer la stabilité d'un équilibre du système (I.31), nous utilisons un théorème de Gershgorin de 1931 qui indique dans quel domaine (disques) se trouvent les valeurs propres dans le plan complexe. Pour que l'équilibre soit stable aucun de ces disques ne doit être en intersection avec le demi-plan complexe $\Re(z) > 0$. Rappelons tout d'abord ce théorème (Stewart et Sun 1990, p. 181). Soit $A = [a_{ij}]_{i,j}$ une matrice à coefficients complexes. Soit

$$a_i = \sum_{j \neq i} |a_{ij}| \text{ et } G_i = \{z \in \mathrm{C} : |z - a_{ii}| \leq a_i\} \tag{B1}$$

Le théorème de Gershgorin indique que chaque valeur propre se situe dans l'ensemble $G = \bigcup_i G_i$. En outre, si *m* disques sont isolés des *n-m* autres, il y a alors *m* valeurs propres dans leur union. Les coefficients de la matrice jacobienne du système (29) sont :

$$J_{ii} = \hat{P}_i(c_i' V - c_i), \quad J_{ij} = -c_i \hat{P}_i \tag{B2}$$

On a donc :

$$a_i = \sum_{j \neq i} |J_{ij}| = (n-1) c_i \hat{P}_i \tag{B3}$$

Les disques de Gershgorin sont définis par:

$$G_i = \left\{ z \in \mathrm{C} : \left| z - \hat{P}_i (c_i' \hat{V} - c_i) \right| \leq (n-1) c_i \hat{P}_i \right\} \tag{B4}$$

Ainsi, l'équilibre est stable si :

$$\forall i, \quad \left| \hat{P}_i (c_i' \hat{V} - c_i) \right| \geq (n-1) c_i \hat{P}_i, \quad \hat{P}_i (c_i' \hat{V} - c_i) < 0 \tag{B5}$$

et comme $c_i' < 0$ la condition (33) devient :

$$\forall i, \quad \frac{|c_i'|}{c_i} \hat{V} \geq n-2 \qquad \text{(B6)}$$

Références

Sewart, G.W., et J.G. Sun. 1990. Matrix perturbation theory. Academic Press, Boston.

ANNEXE C : classe JAVA permettant de créer des trouées

Dans cette appendice nous donnons le code de la classe JAVA permettant de créer des trouées au sein du peuplement. Cette classe détermine la position de cercles de rayon R au sein desquels des arbres sont détruits. La classe *Neighborhood* permet de déterminer un voisinage de cellule en tenant compte du torre.

```
package mountain.model;

import java.awt.*;
import java.util.*;
import java.io.*;
import capsis.util.*;
import capsis.kernel.*;
import java.text.*;

/**
 * MountGap.
 *
 * @author T. Cordonnier - june 2000
 */
public class MountGap extends GZone {

	private MountModel model;
	private Random random;

	private double gapRadius;	//rayon de la trouée
	private double Xg;		//abscisse centre de la trouées
	private double Yg;		//ordonnée centre de la trouée
	private int gapRaw;		//ligne centre de la trouée
	private int gapColumn;		//colonne centre de la trouée
	private int numberCells;

	private MountCell centralCell;
```

```
private Vector neighbours;


/**
 * Constructor.
 */
public MountGap (MountStand stand, double radius, MountModel model) {
        super ();
        this.model = model;
        this.random = model.getRandom ();

        RectangularPlot plot = (RectangularPlot) stand.getPlot ();

        // coordonnées exactes du centre de la trouée
        Xg = stand.getOrigin ().x + random.nextDouble () * plot.getWidth ();
        Yg = stand.getOrigin ().y + random.nextDouble () * plot.getHeight ();

        // Ligne et colonne de la cellule
        gapRaw = plot.getVerNumberOfCells () – 1 - (int) ((Yg - stand.getOrigin ().y )
        / plot.getCellWidth ());
        gapColumn = (int) ((Xg-stand.getOrigin ().x) / plot.getCellWidth ());

        // Rayon de la trouée & cellule centrale
        gapRadius = radius;
        centralCell = (MountCell) plot.getCell (gapRaw, gapColumn);

        // Calcule les limites du masque de voisinage pour un terrain infini
        int right = 0;
        int up = 0;
        int left = 0;
        int down = 0;
        while (Math.pow (centralCell.getOrigin ().x + plot.getCellWidth () + right *
        plot.getCellWidth () - Xg, 2) < Math.pow (gapRadius, 2)) {
                right++;
```

```
        }
        while (Math.pow (centralCell.getOrigin ().x + left * plot.getCellWidth () - Xg,
        2) < Math.pow (gapRadius, 2)) {
                left--;
        }
        while (Math.pow (centralCell.getOrigin ().y + plot.getCellWidth () - up *
        plot.getCellWidth () - Yg, 2) < Math.pow (gapRadius, 2)) {
                up--;
        }
        while (Math.pow (centralCell.getOrigin ().y - down * plot.getCellWidth () -
        Yg, 2) < Math.pow (gapRadius, 2)) {
                down++;
        }

        // Réalise le masque de voisinage
        // TRACE recommandée pour vérifier le résultat du voisinage...
        for (int i = up; i <= down; i++) {
                for (int j = left; j <= right; j++) {
                        addNeighbourCell (new Point (i,j));
                        //Log.println ("i : " + i + "j : " + j);
                }
        }

        // Applique le masque de voisinage à la cellule centrale et modifie les
        coordonnées (mountGap hérite de GZone et NeighbourhoodMask)
        neighbours = centralCell.getNeighbourhood (this);
}

/**
 * Determine si un arbre est dans une trouée.
 */
public boolean contains (MountTree t) {
        boolean treeInGap = false;
```

```
        Iterator ite = neighbours.iterator ();
        Neighbour n = null;
        MountCell c = null;
        while (ite.hasNext () && !treeInGap) {
                n = (Neighbour) ite.next ();
                c = (MountCell) n.cell;

                if (t == null){
                        Log.println(Log.ERROR, "MountGap.contains ()", "Tree is
                        null");
                } else if (t.getCell () == null) {
                        Log.println(Log.ERROR, "MountGap.contains ()", "Tree is not
                        registered in cell (tree.getCell() == null)\n"+"wrong tree :
                        "+t.toString ());
                }

                if (t.getCell ().equals (c)) {
                        treeInGap = true;
                }
        }

        // Teste de manière plus précise la distance entre l'arbre et le center de la trouée
        if (treeInGap) {
                double xShift = n.shift.x;
                double yShift = n.shift.y;
                if ((Math.pow ((t.getX () + xShift) - Xg, 2) + Math.pow ((t.getY () +
                yShift) - Yg, 2)) >= Math.pow (gapRadius, 2)) {
                        treeInGap = false;
                }
        }
        return treeInGap;
}

public double getGapRadius () {return gapRadius;}
```

```
        public double getXg () {return Xg;}

        public double getYg () {return Yg;}

        public int getGapRaw () {return gapRaw;}

        public int getGapColumn () {return gapColumn;}

        public Vector getNeighbours () {return neighbours;}
}
```

ANNEXE D : détermination des trouées dans un peuplements

Dans cette appendice nous donnons le code de la classe JAVA permettant de déterminer le nombre et la taille des trouées dans un peuplement. Cette classe fait appelle à la classe CellZone qui permet de gérer le torre.

```
package capsis.lib.spatial;

import java.awt.*;
import java.util.*;
import javax.swing.*;
import java.lang.Math;
import capsis.kernel.*;
import capsis.util.*;

/**
 * Patch process
 * Détermine des ensembles de cellules contiguës.
 * Nécessite des cellules carrées et retourne un vecteur d'entiers
 *
 * @author Thomas Cordonnier - December 2002
 */
public class Patch {

	static {
		//~ System.out.println ("Patch *** loaded");
	}

	/**
	* Cette méthode définie des patchs de cellules contiguës.
	* Le résultat est un vecteur contenant un nombre de cellules pour chaque patch
	* nombre minimum de cellules par patch: minNumber
	*/
```

```
static public Vector patchProcess (Vector cells, int minNumber) {
        //Check
        if (cells == null) {
                Log.println (Log.WARNING, "Patch.patchProcess (Vector)", "Vector
                is null");
                return null;
        }

        //Variables principales
        int numberOfCells = cells.size ();      //Nombre d'éléme nt du vecteur "cells"
        int [] p = new int [numberOfCells]; //Tableau des cellules appartenant à un
                                                patch
        int patchId = 0;                        //identité du patch fixé à 0
        Vector patches = new Vector ();         //Vecteur des patchs (contient des entiers)

        //Initialisation du tableau: les cellules n'appartiennent à aucun patch
        for (int i = 0; i < cells.size (); i++) {
                p [i] = 0;
        }

        //Test si le vecteur contient des cellules: si non, retourne un vecteur vide.
        if (!cells.isEmpty ()) {

                for (int r = 0; r < numberOfCells; r++) {  //Boucle sur les cellules du
Vecteur "cells"

                        if (p[r] == 0) { //Test si la cellule appartient déjà à un patch
                                //On incrémente l'identité du patch
                                patchId++;
                                //identité du patch
                                p[r] = patchId;
                                //cellule racine "rCell" du patch cible
                                SquareCell rCell = (SquareCell) cells.elementAt (r);
```

```
                    //PROTOTYPE
                    Vector patch = new Vector ();
                    patch.add (rCell);

                    //Compteur nombre de cellules dans le patch
                    int count = 1;
                    //Vecteur temporaire de cellules appartenant au patch (cf
ci-dessous)
                    Vector v1 = new Vector ();

                    //gestion du torre
                    CellZone rCellZone = new CellZone (rCell,false);

                    //Regarde si des cellules de "cells" appartiennent au
voisinage de la cellule racine
                    for (int i = 0; i < numberOfCells; i++) {
                        if ((i != r) && (p[i] == 0)) { //On ne teste que les
cellules n'appartenant à aucun patch
                            SquareCell cell = (SquareCell)
cells.elementAt (i);

                            if (rCellZone.contains (cell)) {
                                //La cellule appartient au voisinage
de la cellule racine
                                p [i] = patchId;
                                //Ajoute les cellules au vecteur
temporaire
                                v1.add (cell);
                                count++; //On incrémente le
compteur

                                //PROTOTYPE
                                patch.add (cell);
```

```
                    }
                }
            }

            //On boucle sur le vecteur temporaire tant qu'il contient des cellules
            while (!v1.isEmpty ()) {
                Vector v2 = new Vector ();

                int v1Size = v1.size ();

                for (int i = 0; i < v1Size; i++) { //Itération sur les cellules du vecteur temporaire
                    SquareCell iCell = (SquareCell) v1.elementAt (i);

                    CellZone iCellZone = new CellZone (iCell,false);

                    for (int j = 0; j < numberOfCells; j++) { //Boucle sur cellules de "cells"

                        if ( (j != i) && (p [j] == 0) ) { //On ne test que les cellules n'appartenant à aucun patch
                            SquareCell jCell = (SquareCell) cells.elementAt (j);

                            if (iCellZone.contains (jCell)) {
                                //La cellule appartient au voisinage de la cellule i
                                p [j] = patchId;
                                //vecteur des nouvelles cellules
```

```
                                        v2.add (jCell);
                                        count++;

                                        //PROTOTYPE
                                        patch.add (jCell);
                                    }
                                }
                            }
                        }
                        v1 = null;
                        v1 = v2;
                    }
                    if (count >= minNumber) {
                        //patches.add (new Integer (count));
                        patches.add (patch);

                    }
                }
            }
        }
        return patches;
    }
```

INDEX DES TABLEAUX ET FIGURES

FIGURES

INTRODUCTION GENERALE

Figure 1 : éléments permettant de définir une perturbation **16**

Figure 2 : schématisation du processus de perturbation **18**

Figure 3 : composer avec les perturbations, s'inspirer des perturbations **21**

PARTIE I

Figure I.1 : hypothèse des perturbations intermédiaires **27**

Figure I.2 : hypothèse des perturbations intermédiaires et succession **29**

Figure I.3 : hypothèse des perturbations intermédiaires et dynamique en patchs **30**

Figure I.4 : relations perturbation-diversité mises en évidence par une méta-analyse **34**

Figure I.5 : effet de la productivité sur la relation perturbation–diversité **35**

Figure I.6 : détermination graphique de l'équilibre dans le modèle de métapopulation de Levins **39**

Figure I.7 : simulation de la dynamique de 10 espèces (modèle de Levins généralisé) **44**

Figure I.8 : fenêtre de coexistence de deux espèces dans le modèle avec hiérarchie compétitive non stricte **46**

Figure I.9 : simulation de la dynamique de 10 espèces dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte **47**

Figure I.10 : fenêtre de coexistence des espèces dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte **50**

Figure I.11 : effet de l'extinction d'une espèce à l'échelle régionale sur la relation perturbation–richesse en espèces dans le modèle avec hiérarchie stricte **51**

Figure I.12 : proportion des sites occupés par l'espèce compétitive dans le modèle mixte de niche de succession et de compromis entre compétition et colonisation **54**

Figure I.13 : effet de la limitation par le recrutement sur la relation perturbation–richesse en espèces **55**

Figure I.14 : hypothèse sur la relation perturbation-diversité en fonction de la limitation par le recrutement et les mécanismes de coexistence **58**

Figure I.15 : processus de colonisation d'un patch dans les modèles en patchs **60**

Figure I.16 : hypothèse de Janzen **61**

Figure I.17 : effet d'une fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la coexistence des espèces **64**

Figure I.18 : effets de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbation–richesse en espèces et la relation perturbation-diversité de Shannon dans le modèle de compétition avec "founder effect" **67**

Figure I.19 : effets de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbation–richesse en espèces dans le modèle de compétition avec hiérarchie compétitive **69**

Figure I.20 : effets de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbation–diversité de Shannon dans le modèle de compétition avec hiérarchie compétitive **69**

Figure I.21 : effets de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbation–richesse en espèces et la relation perturbation-diversité de Shannon dans le modèle de compétition lorsque les espèces sont fortement limitées par le recrutement **70**

Figure I.22 : effets de la fréquence dépendance négative des taux de colonisation sur la relation perturbation–richesse en espèces et la relation perturbation-diversité de Shannon dans le modèle de compétition avec hiérarchie compétitive lorsque les espèces sont faiblement limitées par le recrutement **70**

Figure I.23 : effet d'une immigration sur la relation perturbation–richesse en espèces et la relation perturbation–diversité de Shannon dans le modèle de compétition avec "founder effect" **74**

Figure I.24 : effet d'une immigration sur la relation perturbation–richesse en espèces dans le modèle avec hiérarchie compétitive **75**

Figure I.25 : effet d'une immigration sur la relation perturbation–diversité de Shannon dans le modèle avec hiérarchie compétitive **75**

Figure I.26 : effet d'une immigration sur la relation perturbation–richesse en espèces et la relation perturbation–diversité de Shannon dans le modèle avec hiérarchie compétitive lorsque les espèces sont fortement limitées par le recrutement. **76**

Figure I.27 : effet d'une immigration sur la relation perturbation-richesse en espèces et la relation perturbation–diversité de Shannon dans le modèle avec hiérarchie compétitive lorsque les espèces sont faiblement limitées par le recrutement **76**

Figure I.28 : moyenne et erreur standard du nombre d'espèces et de la diversité de Shannon à l'équilibre en fonction du taux de perturbations dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte pour des assemblages aléatoires (100 répétitions) en présence et en l'absence de fréquence dépendance négative des taux de colonisation **79**

Figure I.29 : moyenne et erreur standard du nombre d'espèces et de la diversité de Shannon à l'équilibre en fonction du taux de perturbations dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte pour des assemblages aléatoires (100 répétitions) en présence d'immigration **79**

Figure I.30 : nombre de simulations vérifiant l'hypothèse des perturbations intermédiaires dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte lorsque le taux de colonisation est constant et lorsqu'on introduit une fréquence dépendance négative des taux de colonisation ou une immigration **80**

Figure I.31 : synthèse des effets de la fréquence dépendance négative, de l'immigration et de la limitation par le recrutement sur la relation perturbation-richesse en espèces et la relation perturbation-diversité de Shannon dans le modèle avec hiérarchie compétitive stricte **83**

Figure I.32 : distribution des diamètres dans deux placettes des Alpes du Nord(forêt communale de Queige, forêt communale de Lanslebourg) **92**

Figure I.33 : relation diamètre-âge dans deux placettes des Alpes du Nord(forêt communale de Queige, forêt communale de Lanslebourg) **95**

Figure I.34 : relation hauteur-accroissement en hauteur des semis de sapin et d'épicéas dans deux placettes des Alpes du Nord(forêt communale de Queige, forêt communale de Lanslebourg) **96**

PARTIE II

Figure II.1 : hypothèses d'équilibres dynamiques dans le domaine forestier **107**

Figure II.2 : représentations schématiques du concept de stabilité **111**

Figure II.3 : représentation schématique du concept de résilience au sens de l'écologie et de résilience au sens de l'ingénierie **113**

Figure II.4 : relations entre différents types de persistance **120**

Figure II.5 : exemples illustrant le concept de persistance **121**

Figure II.6 : relations entre résistance, résilience et persistance **123**

Figure II.7 : quelques descripteurs de séries temporelles **124**

Figure II.8 : exemple d'une trajectoire permanente **126**

Figure II.9 : première approche pour déterminer les critères de permanence *m* et *M* d'une série temporelle **128**

Figure II.10 : détermination des critères de permanence *m* et *M* **131**

Figure II.11 : représentations graphiques permettant d'intégrer trois éléments de la permanence **132**

Figure II.12 : détermination des fréquences de simulations permanentes dans le cas de plusieurs séries temporelles **133**

Figure II.13 : graphique permettant de visualiser l'effet combiné du critère de permanence et d'une variable de contrôle sur la fréquence de simulations permanentes **134**

Figure II.14 : exemples d'aléas en forêt de montagne **138**

Figure II.15 : volumes cumulés en coupes et en chablis dans deux forêts des Alpes du Nord (communes de Queige et de Lanslebourg) **140**

Figure II.16 : différentes phases de la dynamique naturelle des peuplements d'épicéas à l'étage montagnard **141**

Figure II.17 : détermination de la distribution de la taille des trouées dans un peuplement modélisé par le modèle Mountain 148

Figure II.18 : prélèvements des arbres par un processus de Neymann-Scott **149**

Figure II.19 : relation linéaire entre nombre de trouées et espérance de la proportion d'arbres prélevés **150**

Figure II.20 : dynamique temporelle des indicateurs de stabilité et des indicateurs de protection **154**

Figure II.21 : dynamique des structures pour le scénario sans interventions **157**

Figure II.22 : peuplement optimisant la somme des diamètres (indicateur de protection contre les chutes de blocs) **158**

Figure II.23 : exemples de peuplements optimisant la diversité des diamètres (indicateur de résistance) **158**

Figure II.24 : moyenne temporelle, écart-type temporel et constance des indicateurs de stabilité et des indicateurs de protection **160**

Figure II.25 : compromis entre les différents indicateurs pour la moyenne temporelle **166**

Figure II.26 : compromis entre les différents indicateurs pour la constance **168**

Figure II.27 : permanence des indicateurs de stabilité et des indicateurs de protection **170**

Figure II.28 : compromis entre les différents indicateurs pour la permanence **173**

Figure II.29 : capacité des peuplements à freiner la chute des blocs : calcul d'un espacement entre rideaux **179**

Figure II.30 : évolution de l'espacement entre rideaux sur une période de 750 ans **180**

Figure II.31 : permanence de la fonction de protection contre les chutes de blocs pour la fenêtre de simulation 50-250 ans, les scénarios aléatoire et agrégés et deux types de blocs **181**

Figure II.32 : permanence de la fonction de protection contre les chutes de blocs pour la fenêtre de simulation 50-350 ans les scénarios aléatoire et agrégés et deux types de blocs **182**

Figure II.33 : permanence de la fonction de protection contre les chutes de blocs pour la fenêtre de simulation 350-800 ans les scénarios aléatoire et agrégés et deux types de blocs **183**

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Figure 1 : exemple de protocole de simulations pour l'étude des effets du triptyque milieu-perturbation-sylviculture sur la dynamique des structures des sapinières-pessièresdans les Alpes du Nord **192**

Figure 2 : volumes prélevés en chablis et en coupes dans la parcelle 23 de la forêt communale de Lanslebourg (1921-2000) **193**

Figure 3 : restitution photogrammétrique à partir d'une photographie aérienne de la forêt communale de Lanslebourg (1990, 1/25000^{ième}), maillage (mailles de 625 m²) et calcul du couvert sur chaque maille **193**

Figure 4 : protocole expérimentale pour déterminer les effets de la lumière, des microsites, de la végétation concurrente et de l'herbivorie sur le recrutement du sapin et de l'épicéa **194**

TABLEAUX

PARTIE II

Tableau I : paramètres du module de régénération **151**

Tableau II : valeurs maximales des indicateurs de stabilité et des indicateurs de protection **165**

Tableau III : valeurs du taux de prélèvements pour lesquelles les valeurs des indicateurs de stabilité et de protection sont maximales **166**

Tableau IV : valeurs des indicateurs pour le meilleur compromis obtenu dans chacun des scénario **166**

RESUME

Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers

Cette thèse traite de l'impact des perturbations naturelles et anthropiques sur les structures des populations et des communautés afin de discuter la problématique d'une gestion forestière qui s'inspire des - et compose avec les - perturbations naturelles.

En première partie, nous étudions les effets d'un gradient de perturbations sur la diversité des communautés de plantes. A l'aide de modèles de dynamique en patchs ("patch models"), nous montrons que la relation perturbations–diversité dépend des mécanismes de compétition (hiérarchie compétitive, "founder effect"), des mécanismes de coexistence (compromis entre compétition et colonisation, niche de succession), des mécanismes affectant le processus de colonisation (limitation par le recrutement, fréquence dépendance négative des taux de colonisation et immigration) et enfin des mesures de diversité privilégiées (richesse en espèce, diversité de Shannon). L'élaboration d'hypothèses mécanistes qui intègrent les caractéristiques de l'agent de perturbations (dont les actions anthropiques), les descripteurs utilisés (intensité, fréquence, stochasticité etc. …), les traits de vie des espèces, les mécanismes de coexistence et les facteurs biotiques et abiotiques contrôlés permettraient d'affiner les prédictions qualitatives et quantitatives de la relation perturbations-diversité, favorisant ainsi sa dimension opérationnelle.

En seconde partie, nous rappelons différents concepts (équilibre, résistance, résilience, persistance, constance, permanence) permettant de caractériser le comportement des systèmes en présence de perturbations. Nous présentons une méthode d'analyse basée sur le concept de permanence qui permet d'évaluer différents scénarios écologiques ou scénarios de gestion. La permanence se focalise sur le comportement des variables lorsque ces dernières sont proches de valeurs jugées critiques (ex. extinction d'une espèce). Nous appliquons cette méthode d'évaluation à la problématique des forêts de protection dans les Alpes du Nord. A partir d'un modèle de dynamique de pessières d'altitude, nous testons différents scénarios de gestion (prélèvements agrégés/aléatoire, différents taux de prélèvements) et déterminons leurs conséquences sur la dynamique d'indicateurs de propriétés de stabilité (diversité des hauteurs, diversité des diamètres) et d'indicateurs de fonction de protection (somme des diamètres pour les chutes de blocs, taille des trouées pour les avalanches). La possibilité d'améliorer conjointement propriétés de stabilité et efficacité de protection dépend de la nature et de l'intensité des interventions ainsi que du type de danger. Cette partie permet d'illustrer une réflexion de gestion basée sur des compromis plutôt que sur l'optimisation simultanée d'un ensemble d'indicateurs.

En conclusion, nous replaçons nos résultats dans le contexte d'une gestion qui s'appuie sur la connaissance du processus de perturbation. La notion de dynamique en patchs (trouées) et la notion de permanence représentent, selon nous, des cadres conceptuels et méthodologiques intéressant pour établir un pont entre écologie des perturbations et gestion forestière. Nous ouvrons des perspectives de recherche à partir de l'exemple des sapinières-pessières dans les Alpes du Nord, exemple qui intègre à la fois la problématique de la coexistence des espèces et celle de la réalisation des fonctions de production et de protection dans des écosystèmes gérés où dominent les perturbations par le vent.

SUMMARY

Disturbance, diversity and permanence of structures in forest ecosystems

This study deals with the effects of disturbance on population and community structures in order to examine the relevance of implementing sylviculture treatments that may mimic natural disturbance. On the one hand, such a debate requires to deepen our understanding of the connection between patterns and processes. On the other hand, it also requires to develop concepts/tools shared both by ecologists and managers to evaluate the consequences of different ecological/management scenarios involving disturbance.

In the first part, we study the disturbance-diversity relationship in plant communities. We show with simple patch models that such a relationship depends on (*i*) the nature of competitive interactions (founder effect, competitive hierarchy, indetermination in competitive interaction) (*ii*) the coexistence mechanisms (niche succession, competition-colonisation trade-offs), (*iii*) the mechanisms involved in the colonisation process (immigration, negative frequency dependence, recruitment limitation) and (*iv*) the indices of diversity (species richness, Shannon diversity index). We conclude that, to be more effective, mechanistic hypothesis encompassing all these features should be preferred to the less-informative Intermediate Disturbance Hypothesis. Some research and management guidelines based on patch dynamics are proposed in the context of spruce-fir forests (northern French Alps).

In the second part, we recall stability concepts (equilibrium, resistance, resilience, temporal stability, persistence and permanence) usually used to characterise ecological systems experiencing one or several disturbance events. We emphasise the non-equilibrium concept of permanence that focuses on system behaviour near specified boundaries. With an individual based model of spruce stands dynamics, we tested several damage scenarios and investigated their consequences on the permanence of stability properties (resistance to windstorms (diameters diversity, heights diversity), elasticity (cover of seedlings and saplings)) and protective function indicators (protection rock falls (sum of diameters) and against snow avalanches (maximum gap area)). Our results corroborate that high stability properties and high protective effects are not necessarily related. The main conclusion is that permanence of indicators depends on (*i*) the spatial configuration of damages (aggregated/random), (*ii*) the magnitude of damages and (*iii*) the nature of the hazard. Although not optimal, sylvicultural treatments based on gaps may be more effective to maintain high resistance, high resilience and effective protective function in mountain forests.

As a conclusion, we highlight the idea that both permanence and gap (patch) dynamics may be useful concepts to investigate the relevance of mimicking natural disturbance in managed forests.

RESUME

Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers

Cette thèse traite de l'impact des perturbations naturelles et anthropiques sur les structures des populations et des communautés afin de discuter la problématique d'une gestion forestière qui s'inspire des - et compose avec les - perturbations naturelles.

En première partie, nous étudions les effets d'un gradient de perturbations sur la diversité des communautés de plantes. A l'aide de modèles de dynamique en patchs ("patch models"), nous montrons que la relation perturbations–diversité dépend des mécanismes de compétition (hiérarchie compétitive, "founder effect"), des mécanismes de coexistence (compromis entre compétition et colonisation, niche de succession), des mécanismes affectant le processus de colonisation (limitation par le recrutement, fréquence dépendance négative des taux de colonisation et immigration) et enfin des mesures de diversité privilégiées (richesse en espèce, diversité de Shannon). L'élaboration d'hypothèses mécanistes qui intègrent les caractéristiques de l'agent de perturbations (dont les actions anthropiques), les descripteurs utilisés (intensité, fréquence, stochasticité etc. …), les traits de vie des espèces, les mécanismes de coexistence et les facteurs biotiques et abiotiques contrôlés permettraient d'affiner les prédictions qualitatives et quantitatives de la relation perturbations-diversité, favorisant ainsi sa dimension opérationnelle.

En seconde partie, nous rappelons différents concepts (équilibre, résistance, résilience, persistance, constance, permanence) permettant de caractériser le comportement des systèmes en présence de perturbations. Nous présentons une méthode d'analyse basée sur le concept de permanence qui permet d'évaluer différents scénarios écologiques ou scénarios de gestion. La permanence se focalise sur le comportement des variables lorsque ces dernières sont proches de valeurs jugées critiques (ex. extinction d'une espèce). Nous appliquons cette méthode d'évaluation à la problématique des forêts de protection dans les Alpes du Nord. A partir d'un modèle de dynamique de pessières d'altitude, nous testons différents scénarios de gestion (prélèvements agrégés/aléatoire, différents taux de prélèvements) et déterminons leurs conséquences sur la dynamique d'indicateurs de propriétés de stabilité (diversité des hauteurs, diversité des diamètres) et d'indicateurs de fonction de protection (somme des diamètres pour les chutes de blocs, taille des trouées pour les avalanches). La possibilité d'améliorer conjointement propriétés de stabilité et efficacité de protection dépend de la nature et de l'intensité des interventions ainsi que du type de danger. Cette partie permet d'illustrer une réflexion de gestion basée sur des compromis plutôt que sur l'optimisation simultanée d'un ensemble d'indicateurs.

En conclusion, nous replaçons nos résultats dans le contexte d'une gestion qui s'appuie sur la connaissance du processus de perturbation. La notion de dynamique en patchs (trouées) et la notion de permanence représentent, selon nous, des cadres conceptuels et méthodologiques intéressant pour établir un pont entre écologie des perturbations et gestion forestière. Nous ouvrons des perspectives de recherche à partir de l'exemple des sapinières-pessières dans les Alpes du Nord, exemple qui intègre à la fois la problématique de la coexistence des espèces et celle de la réalisation des fonctions de production et de protection dans des écosystèmes gérés où dominent les perturbations par le vent.