

Intérêt des modèles pour l'ingénierie écologique : exemples à partir du modèle de dynamique des peuplements forestiers SAMSARA

Benoît Courbaud

Le concept d'ingénierie écologique fait appel à deux idées fortes. La première, celle d'ingénierie, renvoie à une démarche orientée vers l'action et vers les méthodes de l'ingénieur, c'est-à-dire une action organisée en projet et construite sur des bases scientifiques. La deuxième, celle d'écologie, renvoie à un objectif de gestion durable des milieux naturels, dans le respect ou avec l'aide des processus écologiques et avec une prise en compte globale de l'écosystème.

Il est assez naturel de penser à l'utilisation de modèles formels (logiques, mathématiques, informatiques, etc.) dans cette démarche. En effet, l'utilisation de modèles est fortement ancrée dans la culture de l'ingénieur dont la formation privilégie les mathématiques et la physique. Par ailleurs, le développement de modèles est relativement ancien en écologie, puisqu'il a été initié avec les travaux de Lotka et Volterra dès les années 40 (Kingsland, 1995).

Dans cet article, nous verrons à partir d'exemples d'utilisation du modèle de dynamique forestière SAMSARA (Courbaud *et al.*, 2003 ; Courbaud *et al.*, soumis ; Courbaud *et al.*, 2001) comment les modèles peuvent constituer des outils intéressants à différents niveaux d'une démarche d'ingénierie écologique, depuis une démarche de recherche fondamentale et appliquée jusqu'à une démarche d'expertise locale et de négociation

de projet ou d'enseignement. Le développement et l'utilisation de modèles en ingénierie écologique est néanmoins délicate et les difficultés de la démarche seront abordées.

Le modèle comme outil de formalisation des connaissances

En amont de l'action de l'ingénieur, la démarche de modélisation s'intègre bien dans le travail de recherche scientifique en écologie qui vise à décrire l'organisation des systèmes vivants, décrire leur évolution et comprendre leur fonctionnement avec un certain niveau de généralisation (Begon *et al.*, 1996 ; Ford, 2000). La représentation d'un phénomène ou d'un système sous forme de modèle oblige à formaliser les relations entre composants du système de manière plus précise et plus opératoire que sous une simple forme verbale.

La première étape de la construction d'un modèle est une opération d'abstraction : le modèle permet de synthétiser une collection d'observations de cas particuliers en un ensemble de composants abstraits et de relations entre ces composants. L'objectif est de capter les processus essentiels, communs à toutes les observations, en omettant le superflu, par rapport à un point de vue donné (règle de parcimonie) (Pickett *et al.*, 1994). Une même collection d'observations peut d'ailleurs

Les contacts

Cemagref,
UR Écosystèmes
montagnards, 2 rue
de la Papeterie, BP 76,
38402 Saint-Martin-
d'Hères Cedex

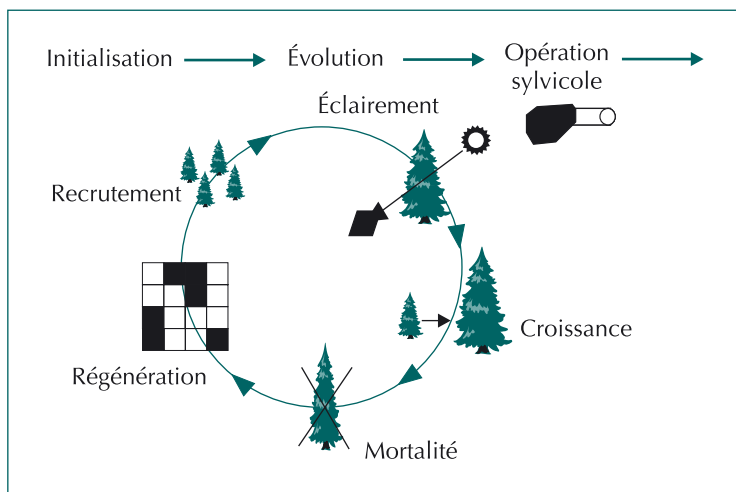
être synthétisée par différents modèles représentant différents points de vue sur ces observations. L'ensemble des relations modélisées doit néanmoins constituer un tout cohérent.

Le choix du langage mathématique permet d'aborder une deuxième étape : celle de la calibration du modèle, qui consiste à quantifier les relations et donner une valeur aux paramètres. Cette étape peut être conduite en utilisant directement les données, c'est la démarche classique en statistique, mais peut aussi faire appel à des connaissances *a priori* sur les phénomènes étudiés, pour une calibration qualitative, ou être menée suivant une démarche mixte, par exemple en utilisant les approches bayésiennes¹ (Hilborn et Mangel, 1997). Cette étape de calibration est rendue difficile en écologie à cause de la variabilité des phénomènes étudiés, en lien direct avec les conditions d'environnement local, les échelles spatiales parfois étendues des objets étudiés et les échelles temporelles souvent longues.

Une troisième étape consiste à tester le modèle en confrontant ses prédictions aux faits. Dans certains cas, une évaluation quantitative est possible en confrontant les prédictions à un jeu de données indépendant de celui utilisé pour la calibration. Le type de données nécessaires à l'évaluation n'est d'ailleurs pas forcément le même que celui qu'on utilise pour la calibration : on peut par exemple évaluer la capacité d'un modèle à prédire l'évolution des caractéristiques globales d'une population avec des données synthétiques à ce niveau d'organisation alors qu'on a calibré les équations au niveau des individus.

1. Du nom de Thomas Bayes (1702-1761), pasteur presbytérien anglais, dont le théorème est utilisé dans certains calculs de probabilités ou dans des modèles statistiques pour appréhender des phénomènes aléatoires.

▼ Figure 1 – Principe du modèle de dynamique des peuplements forestiers SAMSARA.



L'évaluation directe avec des données est néanmoins parfois très difficile, par exemple lorsque les phénomènes simulés prennent de nombreuses années, comme pour les successions végétales. Il ne faut alors pas négliger l'évaluation qualitative, qui consiste à comparer les prédictions avec des « patterns » connus (Shugart and West, 1980).

Cette démarche a été conduite dans le développement du modèle de dynamique des peuplements forestiers et de simulation de sylviculture SAMSARA (Courbaud *et al.*, 2003 ; Courbaud *et al.*, 2001). Un peuplement d'environ 1 ha est représenté par une liste d'arbres décrits par leurs dimensions et leurs coordonnées spatiales. Le modèle permet alors de simuler la régénération, la croissance et la mortalité à l'échelle de l'arbre et de suivre la dynamique globale du peuplement. Le processus clé du modèle réside dans la simulation de la compétition pour la lumière entre arbres (figure 1). Un certain nombre de processus tels que la compétition pour l'eau et les éléments minéraux ont été négligés, de même que l'influence des événements climatiques. Ce centrage spécifique autour du phénomène de compétition pour la lumière est réducteur, mais il est en cohérence avec l'objectif principal assigné au modèle : permettre d'étudier comment la sylviculture (coupe d'une partie des individus) modifie la dynamique du peuplement. Les différentes équations reliant l'accroissement en diamètre et en hauteur, la remontée du houppier et la probabilité de mourir d'un arbre à son éclaircissement ont été calibrées sur des mesures effectuées sur plusieurs placettes expérimentales d'épicéa en forêt de montagne. Le modèle s'est montré capable de prédire correctement un certain nombre de phénomènes connus de la dynamique des jeunes peuplements denses d'épicéa (Courbaud *et al.*, soumis).

À partir du moment de la fermeture du couvert, une auto-éclaircie se met en place. Par mortalité naturelle, le nombre de tiges diminue en relation avec l'augmentation du volume moyen des tiges en suivant une droite de pente proche de $-3/2$ sur un graphique à échelles logarithmiques, répondant à une loi très générale en écologie végétale (Begon *et al.*, 1996). Une régularisation spatiale a lieu. La surface terrière (section cumulée des tiges) plafonne à une valeur inférieure à environ $80 \text{ m}^2/\text{ha}$, valeur réaliste pour l'épicéa ; la dispersion des dimensions des tiges augmente avant fermeture du couvert puis diminue ensuite, etc. La capacité du modèle à reproduire cet ensemble

de phénomènes complémentaires avec des ordres de grandeur réalistes peut être considérée comme une forme d'évaluation qualitative. Une reconstitution de moyen terme (50 ans) de la dynamique passée des placettes expérimentales par analyse de cernes de croissance est en cours pour évaluer les prédictions du modèle de manière plus quantitative.

Le développement d'un modèle est également une opportunité pour réaliser un assemblage de connaissances pluridisciplinaires, intéressant pour l'ingénieur qui doit souvent gérer des milieux complexes en tenant compte de multiples critères. Le couplage du modèle SAMSARA avec le modèle de résistance des arbres au vent FOREOLE² (Ancelin *et al.*, 2004) au sein de la plate-forme logicielle CAPSIS³ a ainsi été l'occasion d'intégrer des compétences en dynamique forestière avec des compétences en mécanique du solide et en mécanique des fluides, dans l'objectif de mieux comprendre comment la stabilité au vent des peuplements évolue avec leur croissance et avec la sylviculture.

Le modèle comme hypothèse scientifique

Dans sa phase de validation, un modèle peut être considéré comme une hypothèse scientifique que la confrontation avec les données va permettre d'accepter ou de rejeter. Tilman (1988) l'exprime ainsi : « Tout modèle est un système logique qui convertit une série de suppositions en prédictions. En faisant l'hypothèse que le traitement mathématique est correct, l'important dans un modèle est constitué par les suppositions et les prédictions. Si un modèle fait des prédictions qui sont démontrées fausses à l'aide d'expérimentations ou d'observations, alors, une ou plusieurs suppositions du modèle sont fausses ».

Toute prédiction faite par un modèle présente cependant un certain écart avec les faits. Rejeter un modèle consiste en fait à lui préférer le modèle en vigueur auparavant, même si ce dernier n'est exprimé que sous forme verbale. Les performances d'un modèle ne doivent donc pas être jugées en absolu mais en relation (Pielke, 2003) et la démarche de comparaison de modèles est certainement la plus productive quand elle peut être menée (Hilborn et Mangel, 1997). Le développement actuel des « modèles

neutres » est à ce titre extrêmement intéressant et renouvelle le concept classique d'hypothèses nulles de manière plus sophistiquée (Hubbell et Foster, 1986). Une certaine prudence reste néanmoins indispensable dans cette démarche : la capacité de prédiction d'un modèle n'est en effet pas une preuve de sa véracité conceptuelle. L'exemple cité par Oreskes (2003) est à ce titre éclairant : l'une des difficultés rencontrées par Copernic pour faire accepter son modèle héliocentrique de mécanique céleste vient du fait que ses prédictions étaient moins bonnes que celles des modèles complexes en vigueur à l'époque. Ce n'est que plus tard, lorsque Kepler remplaça les orbites circulaires de Copernic par des orbites elliptiques que le modèle héliocentrique devint performant en terme de prédiction.

Le modèle comme outil d'expérimentation

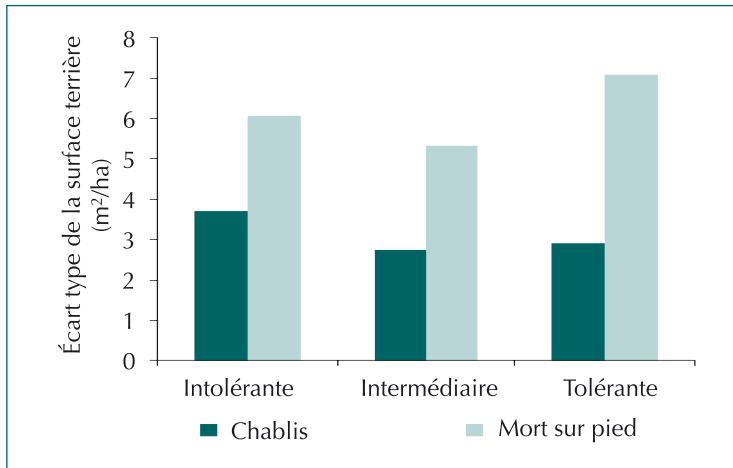
Lorsqu'une certaine confiance est acquise dans un modèle, on peut décider de le considérer comme un postulat. Ce ne sont plus les fondements du modèle qui sont questionnés mais ses implications, dans un cadre théorique ou appliqué. Il permet ainsi de comprendre comment le système réagit à des valeurs de paramètres différentes (analyse de sensibilité), à des conditions initiales différentes ou à des scénarios différents (expérimentation virtuelle). Le modèle est également un outil d'extrapolation temporelle et spatiale. Lorsqu'il combine plusieurs niveaux d'organisation, le modèle permet également de comprendre comment un comportement global émerge des interactions entre composants (Andler *et al.*, 2002).

SAMSARA est ainsi actuellement utilisé pour tester l'influence de la propension d'une espèce à mourir par chablis provoquant des dégâts sur les voisins, de sa tolérance à l'ombre et de sa capacité de régénération sur la stabilité à long terme du peuplement (figure 2) ou encore pour tester la permanence de la capacité de protection d'un peuplement (Cordonnier, 2004). Dans un contexte d'aide à l'établissement de préconisations de gestion, SAMSARA a également permis de montrer que des éclaircies par groupe d'arbres favorisent la régénération par opposition à des éclaircies dispersées dans le peuplement qui favorisent la croissance (Courbaud *et al.*, 2001) (figure 3, p. 52). Cette logique peut même être

2. FOREOLE

(développé dans la plate-forme logicielle CAPSIS de l'INRA) est un modèle générique mécaniste de type individu centré visant à estimer la proportion de dégâts causés par le vent (chablis et volis) au sein d'une population d'arbres individualisés.

3. Outil développé par l'INRA et principalement destiné à faciliter les choix en matière de gestion des peuplements forestiers, le logiciel CAPSIS (croissance d'arbres en peuplement et simulation d'interventions sylvicoles) permet de simuler et de comparer des scénarios sylvicoles définis par l'utilisateur : fertilité stationnelle, densité initiale, intensité, type et nature des éclaircies, élagage.

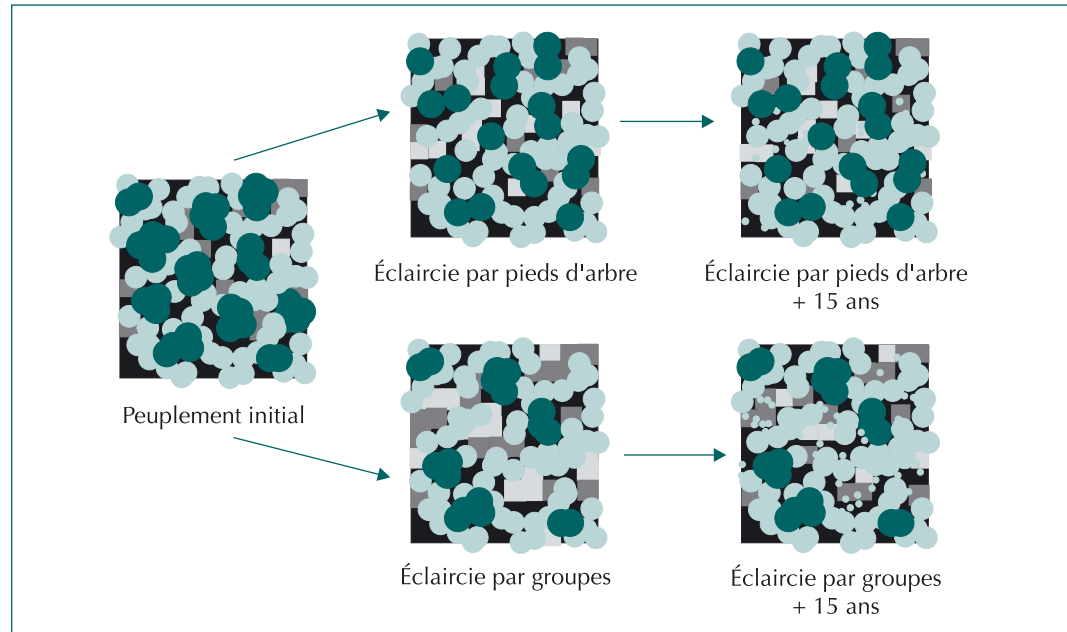


▲ Figure 2 – Effet de la tolérance à l'ombrage et du type de mortalité sur la stabilité de la surface terrière d'un peuplement forestier entre les années 750 et 1 000. Des simulations ont été effectuées avec SAMARA, avec des paramètres correspondant à des espèces se répartissant en trois niveaux de tolérance et deux modalités de mortalité. La surface terrière du peuplement a été calculée tous les dix ans. La moyenne et l'écart type de ces valeurs ont été calculées entre les années 750 et 1 000. La stabilité temporelle de la surface terrière pendant cette période est significativement plus forte dans le cas d'une mortalité par chablis que par mort sur pied (écart type temporel plus faible). La stabilité est la plus forte pour une tolérance à l'ombrage intermédiaire mais cet effet est peu significatif.

utilisée pour rechercher le scénario de gestion optimisant un certain nombre de critères. Une certaine prudence est alors néanmoins de mise pour éviter de se focaliser sur un optimum théorique sans comprendre la logique de fonctionnement du système.

Le modèle comme outil d'aide à la décision

Hors d'un cadre de recherche, l'ingénieur écologue ne recherche plus la généralisation, mais plutôt la manière d'adapter des connaissances générales à un contexte local. Il doit en effet proposer un projet adapté à la gestion d'un écosystème concret avec sa composition unique, son organisation spatiale, son environnement et son contexte socio-économique. S'il est suffisamment précis et sophistiqué pour prendre en compte au moins en partie ces conditions locales, un modèle peut être utilisé tout d'abord pour anticiper l'évolution future du système. Il constitue alors un outil d'aide au diagnostic, permettant à l'ingénieur de proposer des stratégies de gestion visant soit à s'adapter à l'évolution en cours, soit à l'orienter.



▲ Figure 3 – Comparaison de l'effet de deux modes d'éclaircie sur la dynamique d'un peuplement forestier. Les ronds verts représentent les projections de houppier au sol. Les arbres sont répartis en deux populations d'arbres identiques (grands arbres en vert foncé et sous étage en vert clair). Les carrés gris représentent l'éclaircissement au sol. Le même nombre de grands arbres est prélevé dans les deux types d'éclaircie, soit en prélevant des agrégats complets (éclaircie par groupes), soit en prélevant des arbres répartis dans les différents agrégats (éclaircie par pied d'arbre). L'éclaircie par groupes favorise la régénération de nouveaux individus, tandis que l'éclaircie par pied d'arbre favorise la croissance du sous-étage.

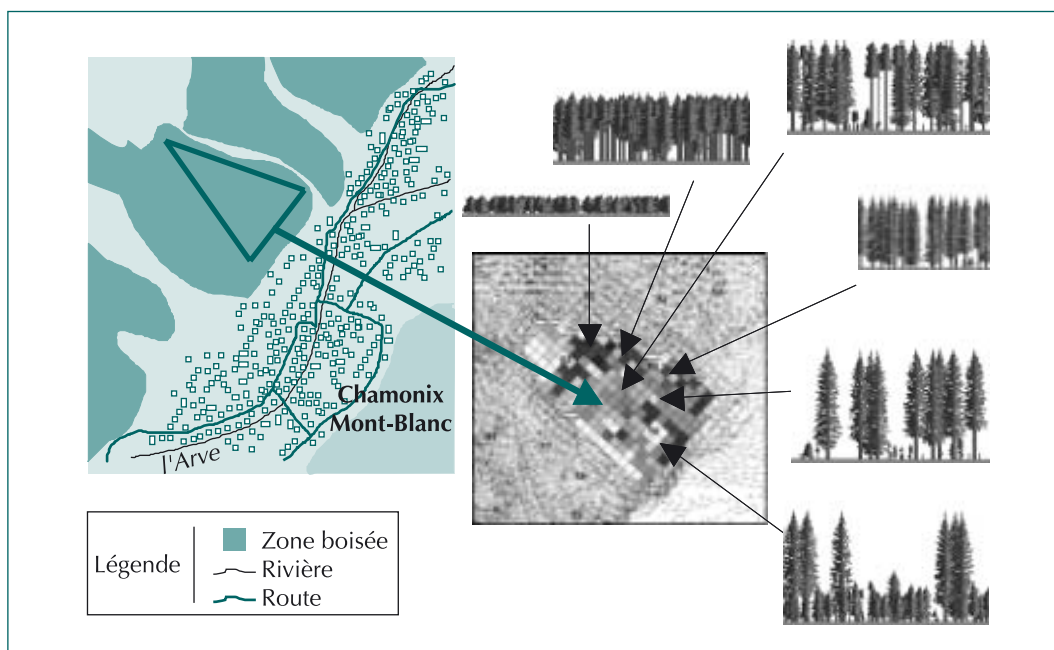
À l'échelle du peuplement forestier, la prise en compte dans SAMSARA de la position exacte de tous les arbres permet ainsi de comparer précisément différents martelages (opération de désignation des arbres à couper) et d'orienter le choix quant à la quantité des prélèvements, leur répartition entre tiges de différentes espèces et dimensions ainsi que leur répartition spatiale. À une échelle plus vaste, l'utilisation de SAMSARA lors de la révision de l'aménagement de la forêt communale de Chamonix a permis d'évaluer l'évolution prévisible de la structure des peuplements sur 15 ans en absence d'intervention sylvicole ou en suivant les préconisations du guide de sylviculture de l'Office national des forêts (figure 4).

Le modèle comme outil de médiation et de formation

Répondant à une autre facette du travail de l'ingénieur écologue, un modèle peut constituer un outil de médiation favorisant le dialogue et la négociation d'un projet entre partenaires. Une quantification précise de l'impact de différents scénarios de gestion est nécessaire pour établir les budgets prévisionnels correspondants. Si elles sont illustrées par des représentations graphiques, les simulations permettent également de présenter à un interlocuteur non spécialiste les effets d'un mode de gestion, de manière concrète,

directement accessible. Les simulations réalisées avec SAMSARA ont ainsi été présentées à la commission « forêt » du conseil municipal de la commune de Chamonix lors de la préparation de la révision d'aménagement.

Dans un contexte un peu différent, les modèles constituent un outil de formation, initiale ou continue, permettant de passer d'une logique de cours magistraux à une logique de travaux pratiques (Canham *et al.*, 2003). C'est ce qui est mené depuis plusieurs années dans le cadre de la formation des ingénieurs forestiers de l'ENGREF par les différents chercheurs impliqués dans le projet CAPSIS (Coligny de *et al.*, 2002 ; Coligny de *et al.*, 2003). Au travers de l'utilisation du logiciel, les étudiants découvrent par eux-mêmes l'effet des conditions d'environnement ou des scénarios sylvicoles sur la dynamique des peuplements et sont confrontés à des problèmes de gestion à résoudre. Une démarche complémentaire est actuellement menée avec l'Office national des forêts qui utilise le modèle SAMSARA sur le terrain lors de ses actions de formation continue sur marteloscopes en Rhône-Alpes (photo 1). Les marteloscopes sont des placettes d'un hectare sur lesquelles tous les arbres sont mesurés et numérotés. Différents groupes de forestiers parcourent le peuplement et relèvent le numéro des arbres qu'ils considèrent comme devant être coupés. Les différents martelages et la croissance du peuple-



◀ Figure 4 – Utilisation du modèle SAMSARA pour préparer l'aménagement de la forêt communale de Chamonix : site pilote – Cartographie des types de peuplements – Illustration des types de peuplements.



▲ Photo 1 – Utilisation du modèle SAMSARA dans le cadre d'une formation continue sur marteloscope. Par groupes de deux, les agents forestiers ont relevé sur le terrain les numéros des arbres qu'ils considèrent comme devant être coupés. Sur la photo, ils comparent à l'aide des simulations les conséquences de ces différentes interventions fictives sur le développement du peuplement (photo Baptiste Mignot).

ment sur les 15 années suivantes sont alors simulés sur ordinateur. Cette démarche permet aux stagiaires de vérifier si l'effet de leur martelage est cohérent avec leur objectif (volume prélevé, carte de l'éclaircie au sol, effet sur la croissance du peuplement) et d'argumenter leurs choix face à leurs collègues dans le cadre d'un débat.

Difficultés et limites de l'utilisation des modèles en ingénierie écologique

Si elle est potentiellement très riche, l'utilisation de modèles en ingénierie écologique présente cependant un certain nombre de difficultés. La première est la difficulté de concevoir des modèles efficaces pour représenter le fonctionnement d'un écosystème complexe. Plus on s'oriente vers des objectifs d'utilisation appliquée à des cas concrets de terrain, plus cette difficulté augmente. En effet, la recherche d'une adaptation fine aux conditions locales conduit à des modèles plus complexes, mais paradoxalement cette complexité conduit à augmenter l'incertitude sur les paramètres et les processus

(Oreskes, 2003). Un équilibre délicat entre ces contraintes est donc à rechercher. Les aspects techniques liés au développement de modèles complexes et des interfaces informatiques permettant leur utilisation efficace représentent également une difficulté à prendre en compte.

Les modèles complexes présentent également des difficultés au moment de leur utilisation, en ce qui concerne l'évaluation des valeurs de paramètres adaptées à une situation locale et la quantité d'informations requises pour décrire les conditions initiales. L'utilisation d'un modèle hors d'un cadre de recherche n'est évidemment possible que si le coût de son utilisation en prise de données reste raisonnable. Pour contourner cette difficulté, nous avons préféré développer l'utilisation de SAMSARA sur un réseau de placettes de référence, représentatives d'une diversité de conditions écologiques et de problèmes de gestion, plutôt que le présenter comme un outil à utiliser de manière systématique.

Enfin, un modèle ne peut pas répondre de manière efficace à un ensemble de questions trop disparates (rapport entre robustesse et précision d'une part et coût d'utilisation d'autre part). Les ambitions d'un modèle doivent donc être limitées et l'utilisation de modèles différents doit être envisagée pour répondre à des questions de nature différente ou se posant à des échelles différentes.

Conclusion

L'utilisation des modèles en ingénierie écologique est potentiellement très riche mais elle pose un certain nombre de difficultés concrètes. Le modèle ne peut être envisagé que comme un outil supplémentaire, permettant de venir en renfort d'une démarche traditionnelle d'ingénieur écologue. Les clés de la bonne gestion d'un écosystème restent avant tout une bonne compréhension des mécanismes qui le gouvernent et des enjeux écologiques, sociaux et économiques qui s'y rattachent. □

Résumé

Les modèles peuvent être utilisés à plusieurs niveaux de la démarche d'ingénierie écologique. Leur premier intérêt est de conduire à une formalisation des connaissances. Dans un contexte de recherche, leur capacité de prédiction permet de tester différentes hypothèses de fonctionnement d'un système et d'avancer dans sa compréhension. Elle permet également d'étudier comment le système répond à différentes stratégies de gestion. Dans un contexte d'application locale, l'utilisation de modèles peut aider l'ingénieur écologue à adapter des connaissances générales à une situation spécifique ; à établir un diagnostic sur l'écosystème et établir des préconisations de gestion précises. Les modèles requis pour cette démarche sont néanmoins généralement d'un niveau de complexité élevé. Répondant à une autre facette du travail de l'ingénieur écologue, les modèles peuvent constituer des outils de médiation favorisant le dialogue et la négociation d'un projet entre partenaires. Leur utilisation dans un cadre de formation permet également de développer l'implication des personnes formées par le biais de travaux pratiques stimulants. L'utilisation de modèles en ingénierie écologique présente cependant un certain nombre de difficultés, tant au niveau de leur conception, de leur calibration et de leur évaluation, que de leur utilisation pratique avec un coût en prise de données raisonnable.

Abstract

Models may be used at different steps of an ecological engineering approach. Their first role is to help us formalise our knowledge. In a research context, their prediction capacity allows us to test various assumptions about the processes at work in the system. Models may also be used to elaborate management guidelines. In the context of a local application, a model may help an engineer to adapt his general knowledge to the specific context, to establish a diagnostic and adapt management strategies. The models required for this approach are nevertheless usually sophisticated. Models may also be used as mediating instruments in project negotiations. Their use for training allows also to implicate trainees through stimulating practical work. Using models for ecological engineering presents nevertheless difficulties, as well at the level of their conception and evaluation as at the level of their use at a reasonable data collection cost.

Bibliographie

ANCELIN, P. ; COURBAUD, B. ; FOURCAUD, T., 2004, Development of an individual tree-based mechanical model to predict wind damage within forest stands, *Forest Ecology and Management*, n° 203, p. 101-121.

ANDLER, D. ; FAGOT-LARGEAULT, A. ; SAINT-SERNIN, B., 2002, *Philosophie des sciences*, Gallimard, Paris, 1334 p.

BEGON, M. ; HARPER, J.-L. ; TOWNSEND, C.-R., 1996, *Ecology*, Blackwell Science, Oxford, 1068 p.

CANHAM, C.-D. ; COLE, J.-J. ; LAUENROTH, W.-K., 2003, *Models in ecosystem science*, Princeton University Press, Princeton, 476 p.

COLIGNY (de), F. ; ANCELIN, P. ; CORNU, G. ; COURBAUD, B. ; DREYFUS, P. ; GOREAUD, F. ; GOURLET-FLEURY, S. ; MEREDIEU, C. ; ORAZIO, C. ; SAINT-ANDRÉ, L., 2002, CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture: open architecture for a shared forest-modelling platform, in *Fourth Workshop IUFRO 55.01.04*, Ed. G. NEPVEU, INRA Nancy France, p. 371-380.

COLIGNY (de), F. ; ANCELIN, P. ; CORNU, G. ; COURBAUD, B. ; DREYFUS, P. ; GOREAUD, F. ; GOURLET-FLEURY, S. ; MEREDIEU, C. ; SAINT-ANDRÉ, L., 2003, CAPSIS: Computer-Aided Projection for StraPICKETT, S.-T.-A. ; KOLASA, J. ; JONES, C.-G., 1994, *Ecological Understanding. The Nature of Theory and The Theory of Nature*, Academic Press, San Diego, 206 p.

CORDONNIER, T., 2004, *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*, thèse de doctorat en Sciences forestières, ENGREF, Paris, 248 p.

COURBAUD, B. ; COLIGNY (de), F. ; CORDONNIER, T., 2003, Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope, *Agricultural and Forest Meteorology*, n° 3113, p. 1-18.

COURBAUD, B. ; COLIGNY (de), F. ; GOREAUD, F., soumis, An individual model of competition for light allows to simulate coherently the development patterns of dense mono-specific forest stands, *Canadian Journal of Forest Research*.

COURBAUD, B. ; GOREAUD, F. ; DREYFUS, P. ; BONNET, F.-R., 2001, Evaluating thinning strategies using a Tree Distance Dependent Growth Model: Some examples based on the CAPSIS software «Uneven-Aged Spruce Forests» module, *Forest Ecology and Management*, n° 145, p. 15-28.

FORD, E.-D., 2000, *Scientific method for ecological research*, Cambridge University Press, Cambridge, 564 p.

HILBORN, R. ; MANGEL, M., 1997, *The Ecological Detective. Confronting models with data*, Princeton University Press, Princeton, 315 p.

HUBBELL, S.-P. ; FOSTER, R.-B., 1986, Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities, in *Community ecology*, Eds. J. DIAMOND et T. CASE, Harper & Row, New York, p. 314-329.

KINGSLAND, S.-E., 1995, *Modeling nature. Episodes in the history of population ecology*, The University of Chicago Press, Chicago, 306 p.

ORESQUES, N., 2003, The role of quantitative models in science, in *Models in ecosystem science*, Eds. CANHAM, C., COLE, J.-J. et LAUENROTH, W.-K, Princeton University Press, Princeton, p. 13-31.

PICKETT, S.-T.-A. ; KOLASA, J. ; JONES, C.-G., 1994, *Ecological Understanding. The Nature of Theory and The Theory of Nature*, Academic Press, San Diego, 206 p.

PIELKE, R.-A.-J., 2003, The role of models in prediction for decision, in *Models in ecosystem science*, Eds. CANHAM, C.-D., COLE, J.-J. et LAUENROTH W.-K., Princeton University Press, Princeton, p. 111-135.

SHUGART, H.-H. ; WEST, D.-C., 1980, Forest succession models, *BioScience*, n° 30, p. 308-313.

TILMAN, D., 1988, Plant strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities, in *Monographs in Population Biology*, Princeton University Press, Princeton, 360 p.