



HAL
open science

Hommes, Savanes, Forêts : modélisation de systèmes dynamiques liant l'homme à son environnement

Charly Favier

► **To cite this version:**

Charly Favier. Hommes, Savanes, Forêts : modélisation de systèmes dynamiques liant l'homme à son environnement. Ecologie, Environnement. Université Paris Sud - Paris XI, 2003. Français. NNT : . tel-00009014v2

HAL Id: tel-00009014

<https://theses.hal.science/tel-00009014v2>

Submitted on 22 Apr 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.

Hommes, savanes, forêts

Modélisation de systèmes dynamiques liant l'homme à son environnement

THÈSE

présentée et soutenue publiquement le 10 décembre 2003

pour l'obtention du

Doctorat de l'Université Paris XI Orsay
(Spécialité Physique)

par

Charly Favier

Composition du jury

Rapporteurs : Edith Perrier
Sovan Lek

Examineurs : Charles Doumenge
Guy Laval
Philippe Sabatier

Directeur de thèse : Marc A. Dubois

*A mon arrière-grand-mère,
Simone Pierru*

Remerciements

Qui lit les remerciements ? Regardons les choses en face : à peu près personne. Du coup, j'ai été tenté des les rendre les plus brefs possible. Cela aurait donné quelque chose de ce genre :

Je voudrais témoigner mon amitié à toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien pendant la durée de ce travail. Je n'ai pas besoin d'en dresser la liste, je sais qu'elles se reconnaîtront. Les autres aussi, d'ailleurs.

Et finalement, je me suis dit qu'au moins une personne lira ces lignes, et même plusieurs fois : moi. Dans vingt ans, lorsque je tomberai par hasard sur ma thèse en cherchant où j'ai bien pu ranger ce $\# \$ \& ! \$ * \$$ de truc que je ne trouve jamais, je serai sans doute heureux de la feuilleter à nouveau. Je n'y lirai certainement pas les résultats scientifiques ni les références bibliographiques. Je m'arrêterai aux remerciements, et je les lirai comme on regarde ces vieilles photos qui font remonter en un instant tout un flot de souvenirs. C'est donc pour moi (moi dans le futur) que j'ai décidé d'en faire une tartine.

Il est naturel (et institutionnel) pour un doctorant de remercier son directeur de thèse pour les connaissances scientifiques qu'il a transmises. Ma reconnaissance envers Marc Dubois dépasse largement ce cadre-là. Bien sûr, il n'a pas toujours été facile à suivre – au sens propre (il a fait sa spécialité de la disparition au coin d'une rue ou d'un étal dans un marché africain) comme au figuré (lorsque les discussion scientifiques ressemblaient à des énigmes qu'il me fallait des semaines pour résoudre). Mais c'est grâce à cela que j'ai découvert tellement de choses pendant ces trois ans : parce qu'il n'a cessé de me placer dans des situations où je pouvais apprendre. Pour ça, merci.

Je tiens à remercier Edith Perrier et Sovan Lek d'avoir accepté de rapporter ce travail, malgré les conditions difficiles. Leurs conseils ont permis d'améliorer sensiblement la clarté du mémoire. Je remercie également Charles Doumenge, Guy Laval et Philippe Sabatier d'avoir participé au jury de thèse.

J'ai passé une bonne partie de ces trois années de thèse dans mon laboratoire d'accueil, le Service de Physique de l'Etat Condensé du Commissariat de l'Energie Atomique. Le campus d'Orsay et le plateau de Saclay sont certes des endroits riants (particulièrement sous les brouillards de novembre) mais mes compagnons de café ont été malgré cela déterminants pour tenir le coup. Noble oblige, je tiens d'abord à saluer les chefs de service successifs, Jacques

Hamman et Eric Vincent. Parmi les autres, je remercie notamment Eric Bertin, Nino Boccara, Carolina Brito, Jean-Pierre Carton, Hugues Chaté, Omar El Hallal, Houman Falakshahi, Guillaume Grégoire, Julien Kockelkoren, Julien Lamarq, Francisco Sastre, Nic Shannon, Caroline Sultanem, Matthieu Wyart de s'être relayés pour écouter mes chroniques télévisuelles matinales et mes billets d'humeurs de la mi-journée. Je salue également Michel Roger, de qui j'ai partagé le bureau, Roger Bidaux, dont j'espère qu'il pourra bientôt revenir en salle info, ainsi que Jean-Philippe Bouchaud et Robert Comte (vénéré chef du groupe Théorie). J'adresse un grand merci à Anne Capdepon. Elle a toujours été disponible et sans elle ces trois ans n'auraient été qu'une longue suite de galères informatiques. J'ai une pensée spéciale pour Sylvie Jubéra et Stéphane Delaporte du service informatique du DRECAM qui ont sauvé ma thèse lorsque mon ordinateur a rendu l'âme pendant la rédaction du manuscrit. Last but not least, je tiens à remercier les secrétaires du service Raymonde Marciano et Sandrine Thunin qui ont eu maintes occasions de me prouver leur capacité à résoudre mes problèmes administratifs.

J'ai également eu la chance de faire quelques voyages pour des missions, des conférences ou des ateliers et de faire à ces occasions des rencontres importantes. D'abord, je dois parler de Christian de Namur et d'Annie Vincens qui, avec Marc Dubois et Joseph Youta Happi, ont guidé mes premiers pas en Afrique subsaharienne et ont tenté de m'apprendre les bases de l'écologie tropicale. Ce sont un peu mes parents de la forêt. Je me souviendrai toujours qu'Annie m'a appris à siffler dans un Poaceae et que Christian m'a enseigné à sentir la tranche des arbres. Je me rappellerai aussi cette ballade botanique dans les calanques de Piana. J'ai hâte de retourner en forêt avec vous parce que c'est un émerveillement de tous les instants : au lieu d'un amas indistinct de vert et de marron, vous faites apparaître une multitude de choses fantastiques que l'on peut rester des heures à regarder. J'ai également eu l'occasion de rencontrer d'autres personnes avec qui discuter quelques minutes vous ouvre des horizons insoupçonnés, en particulier Michel et Simone Servant, le surnommé Nino Boccara ou Philippe Sabatier. Je voudrais également remercier pour leur patience les personnes avec qui j'ai eu la chance de travailler et particulièrement Delphine Schmit et Chrisine Müller-Graf.

Enfin, il faut bien que j'avoue que je n'ai pas passé ces trois ans seulement à travailler : je me suis autorisé quelques moments de détente. Une thèse, c'est plus qu'un travail scientifique : c'est avant tout trois ans de vie. Des personnes que je ne connaissais pas en 2000 ont aujourd'hui une place dans ma vie (beaucoup grâce à Nathalie) : Ludivine et Nicolas Terrien, Patricia de Namur, David Chambriard (qui me guide doucement vers les joies du sport), François Jouvençon (qui peut rendre n'importe quelle installation de Nuit Blanche formidable), Sylvine Asselin, Pedro Pereira, Maryline de Saint Denis et Mathieu. Au hasard des voyages j'ai croisé beaucoup de gens dont certains, j'espère, resteront des amis : Joseph Youta Happi (mon compagnon de chambre à Bertoua), Christophe Cassignat (qui faisait avec nous la balade botanique à Piana), Pascal Martin (avec qui j'ai bu le meilleur rouge qui tape sur un plage), Contant Adou Yao et Alfred Ngomanda (mes colocataires d'une semaine, qui m'ont fait apprécier les popstars africaines), Adama Bakayoko et Laurent Brémond (ca-

marades d'une école cargésienne), Benoît Durand (j'attends avec impatience le prochain repas de gala à Cargese), Laurent Veysseyre (guide touristique incomparable de Pointe Noire, vraiment), Placide Kaya, Ghislain Mountou (layonneur congolais qui doit toujours m'apprendre à jouer aux quatre papiers), Maixent et Abel (qui gardaient la maison de week-end à Pointe Noire : j'aimais beaucoup discuter avec eux à l'aube). D'autres m'ont accompagné pendant cette période : les MANCHBA Philippe Chico, Marie Audren, Amaury Demeestere, Christophe Renaut et les autres G6 Nicolas Sutter, Benoît Boni, Nicolas Cornet, etc., Matthieu Geoffray, Guido Finnah, les (ex-)nordistes Mélanie Bruxelles, Virginie Roussel, Coralie Paccou, Julie Denis, Nicolas Lebègue, Sebastien Delsert. A travers eux, je veux saluer toutes les personnes avec qui j'ai pu partager un verre, même si on s'est ensuite perdus de vue. Mes amis de quelques secondes au moins, nous avons refait le monde (etc. ¹) et je vous en remercie, parce qu'un peu de vous meuble mon silence.

En soutenant cette thèse, je boucle (je l'espère, du moins) ce cycle de 22 ans qu'on appelle les études. C'est l'occasion d'exprimer ma reconnaissance pour les personnes grâce à qui cette période a duré si longtemps.

Je remercie mes professeurs de physique Mme Selventi, au lycée Pascal Paoli de Corte, M. Galliot, au lycée Mariette de Boulogne-sur-Mer et M. Macke à l'Université de Lille I. Leur manière particulière d'enseigner la façon dont les choses fonctionnent m'a donné le goût de la physique. J'espère que cette thèse est digne de ce qu'ils m'ont appris.

Je dois également dire un mot de ceux qui ont rendu tout cela possible : mes parents (bien sûr), mes grands-parents, mes arrière-grands-parents, mon parrain et ma marraine. Aujourd'hui je sais tout ce que je leur dois et je les en remercie. J'embrasse aussi mon fratelluciu Julien et ma surella Caroline. Je leur souhaite de trouver comme moi leur voie et de la suivre.

Enfin, aucun mot ne suffirait pour dire tout ce que je dois à Nathalie Joly. Avec toi, tout est possible.

¹Je ne saurais trop conseiller à ceux qui lisent les remerciements de perdre quelques secondes supplémentaires en cherchant sur Internet le poème Si tu me payes un verre de Bernard Dimey.

En ce temps comme on était heureux, les familles prospéraient, le conteur donnait la clé des songes, les femmes faisaient fructifier les plantations, les chasseurs ramenaient beaucoup de gibier, Moey le Maître de la Vie rayonnait généreusement, dispensant chaleur et lumière aux peuples de la savane, à celui des forêts et à celui des eaux.

La tête de l'homme n'était pas emplie de vaines questions auxquelles seul un fou oserait tenter de répondre.

— Claude Musala (Contes des savanes et des forêts).

Table des matières

| | |
|--------------------|-----|
| Liste des figures | xv |
| Liste des tableaux | xix |
| Avant propos | 1 |

I En guise d'introduction

| | |
|--|----------|
| 1 Un aperçu de la modélisation en écologie | 5 |
| 1.1 Qu'est-ce qu'un modèle? | 6 |
| 1.1.1 Quelques définitions | 6 |
| 1.1.2 A quoi sert un modèle? | 7 |
| 1.1.3 Qu'est-ce qu'un bon (beau) modèle? | 9 |
| 1.1.4 Construction et utilisation d'un modèle | 10 |
| 1.2 Différentes formes de modèles | 11 |
| 1.2.1 Catégories de modèles. Modèles conceptuels, expérimentaux ou mathématiques | 12 |
| 1.2.2 Modèles empiriques et modèles théoriques | 12 |
| 1.2.3 Modèles déterministes et modèles stochastiques | 14 |
| 1.2.4 Niveau de description. Des individus à la population. | 16 |
| 1.2.5 Dimension du modèle. Modèles statiques, temporels ou spatio-temporels. | 16 |

| | | |
|-------|---|----|
| 1.2.6 | Méthodes de résolution. Modèles analytiques et numériques | 19 |
| 1.2.7 | Comment choisir un modèle? | 19 |
| 1.3 | L'approche dans la thèse | 20 |

II Modèle de la transgression forêt-savane

| | | |
|----------|---|-----------|
| 2 | Problématique. Etat des connaissances | 27 |
| 2.1 | Un modèle, pour quoi faire? | 27 |
| 2.2 | Problématique | 27 |
| 2.2.1 | Les questions en suspens | 27 |
| 2.3 | Paysages tropicaux : description et évolution. | 29 |
| 2.3.1 | Savanes et forêts tropicales | 29 |
| 2.3.2 | Influence des facteurs anthropiques | 36 |
| 2.3.3 | Bilan dynamique : évolution des limites forêt-savane dans le passé récent | 38 |
| 2.4 | Le processus de conquête | 40 |
| 2.4.1 | Espèces pionnières de forêt en savane | 40 |
| 2.4.2 | Du bosquet à la forêt | 41 |
| 2.4.3 | Dynamique à la lisière forêt-savane | 42 |
| 2.5 | Le processus de feu | 42 |
| 2.5.1 | La propagation du feu dans la savane | 42 |
| 2.5.2 | L'effet sur les arbres | 44 |
| 2.6 | Conclusion | 45 |
| 3 | Propagation du feu | 47 |
| 3.1 | Description du feu de végétation | 47 |
| 3.2 | Modèles | 49 |
| 3.2.1 | Modèles déterministes | 50 |
| 3.2.2 | Modèles stochastiques | 51 |
| 3.3 | Un nouveau modèle de propagation | 52 |

| | | |
|----------|---|-----------|
| 3.3.1 | Description du modèle | 52 |
| 3.3.2 | Analyse du modèle dans le cas d'une végétation homogène | 55 |
| 3.4 | Conclusion | 61 |
| 4 | Dispersion des graines | 65 |
| 4.0.1 | Modèles généraux de dispersion des espèces | 66 |
| 4.1 | Modèles de dispersion anémochore | 68 |
| 4.1.1 | Graines et pollens anémochores | 68 |
| 4.1.2 | Mouvements de l'atmosphère | 70 |
| 4.1.3 | Modèles simple de dispersion de graines | 73 |
| 4.1.4 | Courbes de dispersion | 74 |
| 4.2 | Conclusion. Dispersion proche et lointaine dans le cas général | 75 |
| 5 | Modèle de la dynamique du contact forêt-savane | 77 |
| 5.1 | Cadre du modèle | 77 |
| 5.1.1 | Type de données disponibles | 77 |
| 5.1.2 | Hypothèses | 78 |
| 5.2 | Description du modèle | 80 |
| 5.2.1 | Succession | 80 |
| 5.2.2 | Feu | 82 |
| 5.2.3 | Paramètres du modèle | 82 |
| 5.3 | Comportement émergent du modèle FORSAT | 83 |
| 5.3.1 | Comportement qualitatif | 83 |
| 5.3.2 | Variables de description. | 83 |
| 5.3.3 | Transition de phases | 85 |
| 5.4 | Transition entre climax forestier et climax de savane | 86 |
| 5.4.1 | Etude du comportement émergent du modèle | 86 |
| 5.4.2 | Modèle de la transition en l'absence de feu | 87 |
| 5.4.3 | Modèle de la transition en présence de feu | 90 |
| 5.4.4 | Dynamique de la transition de phase | 98 |
| 5.4.5 | Scénarios d'évolution | 103 |
| 5.5 | Influence de la dispersion proche des graines | 104 |
| 5.5.1 | Représentation de la dispersion proche | 104 |
| 5.5.2 | Influence de la dispersion proche | 105 |
| 5.6 | Conclusion | 107 |

| | | |
|----------|--|------------|
| 6 | Interprétation des résultats. Application. | 109 |
| 6.1 | Modes d'expansion de la forêt tropicale humide | 109 |
| 6.1.1 | Evolution du paysage | 109 |
| 6.1.2 | Explications des différences | 114 |
| 6.2 | Un exemple détaillé : le Congo | 115 |
| 6.2.1 | Description de l'éco-région | 115 |
| 6.2.2 | Collecte de données | 118 |
| 6.2.3 | Analyse des données | 118 |
| 6.2.4 | Mise en évidence de la coexistence de deux modes de progression | 121 |
| 6.2.5 | Mécanismes de progression de la forêt dans le Kouilou | 127 |
| 6.3 | Vers des applications prédictives | 132 |

III Dynamique d'une épidémie urbaine de dengue

| | | |
|----------|---|------------|
| 7 | Description épidémiologique et clinique de la dengue | 143 |
| 7.1 | La dengue, maladie émergente | 143 |
| 7.2 | Caractéristiques de la dengue | 144 |
| 7.3 | Modèle de la gravité de la maladie | 146 |
| 7.3.1 | Description du modèle | 146 |
| 7.3.2 | Épidémies successives à Cuba | 147 |
| 8 | Modèle de la propagation d'une épidémie de dengue | 151 |
| 8.1 | Approche classique de la modélisation en épidémiologie . . . | 151 |
| 8.1.1 | Modèles SIR | 151 |
| 8.1.2 | Extension des modèles SIR | 153 |
| 8.1.3 | Les modèles existants de la dynamique d'une épidé- mie de dengue | 154 |
| 8.2 | Modèle 0-D de la propagation d'une épidémie de dengue . . | 155 |
| 8.2.1 | Vecteurs | 155 |
| 8.2.2 | Hôtes | 160 |

| | | |
|-------|--|-----|
| 8.2.3 | Résultats | 160 |
| 8.2.4 | Conclusion | 163 |
| 8.3 | Diffusion d'une épidémie dans un réseau de contacts | 164 |
| 8.3.1 | Incorporation de l'hétérogénéité dans les modèles compartimentaux | 165 |
| 8.3.2 | Réseaux statiques de contacts classiques | 167 |
| 8.3.3 | Propagation de la dengue dans le réseau | 168 |

Bibliographie

Références 179

Bibliographie thématique sur la dynamique du contact forêt– savane 191

| | | |
|-----|---|-----|
| 1 | Evolution des limites forêt savane lors de l'holocène | 191 |
| 1.1 | Afrique | 191 |
| 1.2 | Amérique | 192 |
| 2 | Etude de la dynamique forêt savane dans le passé récent | 193 |
| 2.1 | Généralités | 193 |
| 2.2 | Afrique | 193 |
| 2.3 | Amérique | 195 |
| 2.4 | Asie | 196 |
| 3 | Feux | 196 |
| 3.1 | Feux dans la zone de transition | 196 |
| 3.2 | Expériences écologiques forêt savane | 197 |

Bibliographie concernant la dispersion des graines par le vent 199

Liste des publications 201

Annexes

| | | |
|----------|---|------------|
| A | Modèles stochastiques lagrangiens de flots turbulents | 205 |
| A.1 | Principaux résultats de la turbulence lagrangienne | 205 |
| A.2 | Modèles stochastiques lagrangiens | 207 |
| B | Fichier de données du programme FORSAT | 209 |
| C | Evaluation de la densité locale | 213 |
| C.1 | Définition | 213 |
| C.2 | Estimation non-paramétrique de la densité d'une variable aléatoire par la méthode du noyau | 213 |
| C.3 | Analyse des inventaires floristiques | 214 |
| C.3.1 | Dans le plan | 214 |
| C.3.2 | Le long d'un transect | 215 |
| D | Détermination d'agrégats par la méthode d'Hoshen et Ko- pelman | 217 |
| D.1 | Algorithme d'Hoshen et Kopelman | 217 |
| D.2 | Détermination des agrégats d'arbres | 219 |
| E | Transitions de phase : équilibre et dynamique | 221 |
| E.1 | Qu'est-ce qu'une transition de phase? | 221 |
| E.2 | Phases à l'équilibre | 222 |
| E.3 | Dynamique d'une transition de phase | 224 |
| E.3.1 | Evolution de l'interface | 224 |
| E.3.2 | Nucléation | 225 |
| E.3.3 | Transformation globale d'une phase | 227 |
| F | Layons savane–forêt au Congo | 229 |
| G | Liste des taxons – Congo | 235 |

Liste des figures

| | | |
|------|--|----|
| 1.1 | Etapas de construction et d'utilisation d'un modèle | 11 |
| 2.1 | Positions extrêmes de l'Equateur Météorologique | 31 |
| 2.2 | Coupe transversale de l'atmosphère au niveau de l'Equateur Météorologique | 31 |
| 2.3 | Exemples de diagrammes ombrothermiques | 32 |
| 2.4 | Relation entre climat et végétation sous les tropiques | 34 |
| 2.5 | Répartition des grands types de végétation tropicale. | 35 |
| 2.6 | Structure transversale d'une lisière forêt-savane | 43 |
| 3.1 | Règle de transition du modèle de propagation de feu | 56 |
| 3.2 | Chemin critique du modèle de propagation de feu | 57 |
| 3.3 | Temps caractéristique de propagation dans la percolation de liens | 59 |
| 3.4 | Vitesse de progression d'un front linéaire dans le modèle de feu | 60 |
| 3.5 | Vitesse de progression dans le cas limite $p = 0$ | 60 |
| 3.6 | Percolation de liens dans un gradient | 62 |
| 4.1 | Variables spatiales pour les modèles de dispersion | 67 |
| 4.2 | Equilibre des forces sur une graine | 69 |
| 4.3 | Profil de la vitesse moyenne du vent sous canopée et au-dessus. | 72 |
| 4.4 | Courbes de dispersion modélisées | 75 |
| 5.1 | Classes de végétation prises en compte par le modèle FORSAT. | 79 |
| 5.2 | Cycle du modèle FORSAT | 80 |
| 5.3 | Composantes proche et lointaine du processus de conquête | 81 |
| 5.4 | Comportement émergent qualitatif du modèle FORSAT | 84 |
| 5.5 | Phase savane et phase forêt | 86 |
| 5.6 | Représentation graphique du champ moyen du modèle FORSAT sans feu | 90 |
| 5.7 | Evolution des caractéristiques du paysage à la transition sans feu | 91 |
| 5.8 | Scénarios d'évolution temporelle de la couverture forestière à la transition sans feu | 91 |
| 5.9 | Evolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition sans feu | 92 |
| 5.10 | Evolution du nombre d'agrégats au cours du temps pour deux séquences de feu de même valeur moyenne | 93 |

| | | |
|------|--|-----|
| 5.11 | Mise en évidence de la tension de surface en présence de feu. . . | 93 |
| 5.12 | Evolution des caractéristiques du paysage à la transition avec retour annuel du feu | 94 |
| 5.13 | Scénarios d'évolution temporelle de la couverture forestière à la transition avec retour annuel du feu | 95 |
| 5.14 | Evolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition avec retour annuel du feu | 95 |
| 5.15 | Diagramme 3-D de la transition forêt-savane de type van der Waals | 96 |
| 5.16 | Diagramme de la transition forêt-savane dans le plan (p, ω) . . . | 97 |
| 5.17 | Diagramme de la transition forêt-savane dans les plans (ϕ, ω) et (ϕ, p) | 97 |
| 5.18 | Distribution d'équilibre des tailles d'agrégats de cellules de forêts | 99 |
| 5.19 | Dynamique d'afforestation de la savane | 101 |
| 5.20 | Evolution des tailles de bosquets au cours du temps lors de l'afforestation d'une savane | 102 |
| 5.21 | Modèle de l'évolution de la couverture forestière au cours du temps | 103 |
| 5.22 | Différentes formes de courbes de dispersion proche | 105 |
| 5.23 | Exemple d'expérience de formation de bosquets | 106 |
| 5.24 | Evolution du temps caractéristique d'afforestation selon la courbe de dispersion proche | 106 |
| | | |
| 6.1 | Etats d'équilibre atteints pour deux fréquences de feux différentes et différentes valeurs du facteur environnemental. | 111 |
| 6.2 | Différentes dynamiques possibles de l'interface forêt-savane . . . | 113 |
| 6.3 | Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais | 117 |
| 6.4 | Modèle de croissance diamétral des okoumés | 121 |
| 6.5 | Description du layon YOLI | 122 |
| 6.6 | Description du layon YOSI | 123 |
| 6.7 | Evaluation de la vitesse de progression de la lisière dans les layons étudiés | 125 |
| 6.8 | Courbe rayon d'interaction / taille caractéristique de l'agrégat . . | 125 |
| 6.9 | Agrégats et zones de forte densité dans la zone YOSI | 126 |
| 6.10 | Schéma de succession forêt savane par la forêt à okoumés | 131 |
| 6.11 | Application du modèle FORSAT à la zone de Kandara | 133 |
| | | |
| 7.1 | Schéma de transmission de la maladie d'une homme à une autre via un moustique | 145 |
| 7.2 | Détermination du stade de gravité de la dengue | 147 |
| | | |
| 8.1 | Schéma récapitulatif du modèle de base de la dengue | 156 |
| 8.2 | Relation modèles individu-centré / modèle agrégé | 159 |
| 8.3 | Caractéristiques d'un pic épidémique | 161 |
| 8.4 | Comparaison modèles DENGUE et modèle SEIR | 162 |
| 8.5 | Lien entre les caractéristiques des pics épidémiques du modèle homogène | 164 |
| 8.6 | Représentation de réseaux de contact | 166 |

| | | |
|------|--|-----|
| 8.7 | Evolution des caractéristiques de l'épidémie en fonction du nombre de vecteurs par hôtes | 170 |
| 8.8 | Courbes épidémiologiques pour différentes valeurs du taux de contact entre maisons | 171 |
| 8.9 | Evolution des caractéristiques de l'épidémie en fonction du taux de mélange de la population | 172 |
| 8.10 | Simulation de l'épidémie de dengue sur l'Ile de Paques en 2002 . | 173 |
| A.1 | Distribution de probabilité des incréments de vitesses dans un écoulement turbulent | 206 |
| C.1 | Exemple d'utilisation de la densité locale pour représenter un layon | 216 |
| E.1 | Forme de l'énergie libre en fonction du paramètre d'ordre pour les transitions continues et discontinues | 223 |
| F.1 | Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais | 230 |
| F.2 | Description du layon YOLI2 | 231 |
| F.3 | Description du layon KOLA1 | 232 |
| F.4 | Description du layon KOLA2 | 233 |

Liste des tableaux

| | | |
|-----|--|-----|
| 1.1 | Exemples de systèmes, de variables d'état et de paramètres . . . | 8 |
| 1.2 | Exemples de modèles de croissance d'un arbre et d'une forêt . . . | 9 |
| 1.3 | Catégories de modèles dynamiques | 18 |
| 2.1 | Surfaces des différents écosystème tropicaux | 33 |
| 2.2 | Expériences de mises en défens de savanes | 37 |
| 2.3 | Marqueurs de climat et végétation passés | 39 |
| 2.4 | Quelques exemples d'arbres pionniers de la forêt | 41 |
| 3.1 | Dimensions fractales des surfaces brûlées | 49 |
| 3.2 | Modèles de propagation de feux de type percolation | 53 |
| 3.3 | Relation entre le modèle FPPB et le modèle de propagation de feu | 61 |
| 4.1 | Principaux modes de dispersion de matériel végétal | 65 |
| 4.2 | Différentes formes de courbes de dispersion | 68 |
| 4.3 | Paramètres de la graine utilisées pour les simulations | 75 |
| 5.1 | Paramètres du modèle FORSAT pour sa validation qualitative . | 85 |
| 5.2 | Paramètres du modèle FORSAT pour l'analyse de la transition de phases | 87 |
| 5.3 | Tension de surface et potentiel chimique de la phase forêt près de la transition | 100 |
| 6.1 | Espèces caractéristiques des formations du littoral congolais . . . | 116 |
| 6.2 | Paramètres des deux modèles extrêmes de croissance des okoumés | 120 |
| 6.3 | Sous-groupes fonctionnels de pionniers | 128 |
| 7.1 | Quelques résultats d'études épidémiologiques | 146 |
| 7.2 | Distribution des différentes formes de dengue à Cuba | 148 |
| 7.3 | Paramètres de simulation pour le cas de Cuba | 148 |
| 8.1 | Taux de reproduction de base R_0 pour différents type de modèles épidémiologiques | 154 |
| 8.2 | Caractéristiques des modèles dynamiques de dengue existants . . | 156 |
| 8.3 | Paramètres du modèle DENGUE | 157 |
| 8.4 | Facteurs influant sur le déclenchement d'une épidémie | 162 |
| 8.5 | Analyse de sensibilité des caractéristiques de l'épidémie | 163 |

F.1 Résumé des caractéristiques des cinq layons étudiés au Congo . . 229

Avant propos

Il n'est pas commun de voir une thèse de physique prendre comme objet l'étude d'écosystèmes et cela nécessite sinon justification, au moins explication, et à deux égards : l'écologie, et plus généralement les sciences de la vie, comme champ d'action de la physique et la pertinence d'en faire un travail de thèse. Concernant le premier point, Erwin Schrödinger, dans la préface de *Qu'est-ce que la vie ?*, a donné, en 1944, une meilleure réponse que je ne pourrai le faire :

« Un homme de science est censé posséder, et cela de première main des connaissances complètes et approfondies sur quelques sujets, aussi attend-on habituellement de lui qu'il n'écrive rien sur un sujet qu'il ne domine pas comme un maître. Pareille réserve est considérée comme une question de noblesse oblige. Pour le but présent je désire renoncer à la noblesse, s'il en est, et être affranchi de l'obligation qui en découle. Mon excuse est la suivante :

« Nous avons hérité de nos ancêtres une invincible prédilection pour des connaissances unifiées et universelles. Le nom même donné aux institutions les plus éminentes du savoir nous rappelle que, dès l'antiquité et au travers de nombreux siècles, l'aspect universel a été le seul auquel on ait accordé un plein crédit. Mais, au cours des cent dernières années, l'extension à la fois en largeur et en profondeur des branches multiples du savoir humain nous a mis en face d'un étrange dilemme. Nous sentons nettement que ce n'est que depuis peu que nous commençons à acquérir des données sûres pour fondre en un seul bloc la somme totale de tout ce qui connu ; mais d'un autre côté, il est devenu quasi impossible de maîtriser plus qu'une petite partie spécialisée de ce tout.

« Sous peine de voir notre vrai but se perdre à jamais, je ne vois pas d'autre échappatoire à ce dilemme que d'admettre que quelques-uns d'entre nous se hasardent à un essai de synthèse des données expérimentales et des théories, fût-ce avec des connaissances incomplètes et de seconde main pour certaines d'entre elles - et au risque de se rendre ridicules. ²»

²« A scientist is supposed to have a complete and thorough knowledge, at first hand, of some subjects and, therefore, is usually expected not to write on any topic of which he is not a master. This is regarded as a matter of noblesse oblige. For the present purpose I beg to renounce the noblesse if any, and to be freed of the ensuing obligation. My excuse is as follows :

La physique, qui se donne pour objet l'élucidation des lois de la nature, doit s'appliquer aussi bien à la matière inerte, qui a constitué au cours des siècles – par commodité – l'essentiel de son champ d'action, mais également la matière vivante. Déjà, la physique a investi la biologie et des physiciens, armés de la mécanique quantique, ont contribué par exemple à la création et aux succès de la biologie moléculaire. Aujourd'hui, forte de la physique statistique et de l'analyse des systèmes dynamiques complexes, il est naturel qu'elle investisse l'écologie, qui pose des problèmes interactions complexes entre les acteurs et cela à des échelles très diverses, depuis l'échelle moléculaire jusqu'à l'échelle des écosystèmes.

Seulement, « l'excuse » de Schrödinger fait état d'un homme de science qui tente de faire un synthèse de faits et théories de différentes disciplines en n'ayant, pour certaines d'entre elles, une connaissance qu'approximative. Il donne l'image d'un spécialiste d'une discipline qui cherche en quoi cette discipline peut aider à répondre aux questions d'autres spécialités. S'agissant de ce travail, les choses sont sensiblement différentes : je n'avais pas de connaissances complètes et approfondies en physique puisque l'application de la physique à des problèmes écologiques était justement le sujet de ma thèse, c'est-à-dire le moyen de ma formation à la physique. Mais finalement, qu'attend-on d'une thèse ? La charte des thèses parle de la « réalisation d'un travail à la fois original et formateur » ayant un « caractère novateur [et actuel] dans le contexte scientifique ». Concernant le caractère formateur, je peux décrire la méthode que j'ai suivie et qui ne transparait pas toujours dans cet ouvrage qui est une synthèse a posteriori de mon travail : lorsque un problème se posait, j'ai cherché et appris à manier les outils développés par la physique qui permettaient de l'éclairer. Il en a été ainsi des méthodes de la physique statistique, pour répondre aux exigences de description de modèle de contact forêt-savane, des récents travaux sur la turbulence pour décrire le transport des graines par le vent.

Cette expérience, mêlant apprentissage théorique et tentative immédiate d'application à un problème résolument nouveau, m'a permis de découvrir un large panel d'outils de la physique, parmi les plus nouveaux. Concernant maintenant la pertinence scientifique, j'ai le sentiment que ce travail est effectivement novateur et actuel, aussi bien par le sujet – qui correspond à une demande sociale et scientifique – que par les outils utilisés.

« We have inherited from our forefathers the keen longing for unified, all-embracing knowledge. The very name given to the highest institutions of learning reminds us, that from antiquity and throughout many centuries the universal aspect has been the only one to be given full credit. But the spread, both in width and depth, of the multifarious branches of knowledge during the last hundred years has confronted us with a queer dilemma. We feel clearly that we are only now beginning to acquire reliable material for welding together the sum total of all that is known into a whole; but, on the other hand, it has become next to impossible for a single mind fully to command more than a small specialized portion of it.

« I can see no other escape from this dilemma (lest our true aim be lost for ever) than that some of us should venture to embark on a synthesis of facts and theories, albeit with second-hand and incomplete knowledge of some of them and at the risk of making fools of ourselves. » Traduction Léon Keffer.

Première partie
En guise d'introduction

Chapitre 1

Un aperçu de la modélisation en écologie

To begin, we must emphasize a statement which I am sure you have heard before, but which must be repeated again and again. It is that the sciences do not try to explain, they hardly even try to interpret, they mainly make models. By a model is meant a mathematical construct which, with the addition of certain verbal interpretations, describes observed phenomena. The justification of such a mathematical construct is solely and precisely that it is expected to work – that is, correctly to describe phenomena from a reasonably wide area. Furthermore, it must satisfy certain aesthetic criteria – that is, in relation to how much it describes, it must be rather simple.³

— John von Neumann (Methods in the physical sciences).

Qu'on le regrette ou qu'on le promeuve, la généralisation de la modélisation en écologie est un fait. Malgré cela, les modèles sont toujours objets de fantasme. Certains les considèrent comme une sorte de panacée, le but ultime de la recherche qui expliquera tout. D'autres s'en défient et les voient comme des usines à gaz à peine capable de fournir des résultats que l'on connaît déjà. Au mieux, il n'apporteraient rien. Au pire, ils détourneraient le chercheur d'un travail efficace. Entre les deux extrêmes, chaque chercheur impliqué dans l'écologie a une opinion plutôt confiante ou plutôt méfiante, mais plus souvent passionnelle que raisonnable. L'ambition de ce paragraphe est grande : expliquer à un chercheur, géographe méfiant ou écologue confiant, qui ne connaissent (presque)

³Pour commencer, nous devons souligner une affirmation que, j'en suis sûr, vous avez déjà entendue mais qu'il faut répéter encore et encore. Les sciences n'essaient pas d'expliquer, à peine essaient-elles d'interpréter, elles construisent surtout des modèles. Par modèle il faut entendre une construction mathématique qui, par l'addition de quelques interprétations verbales, décrit les phénomènes observés. La justification d'une telle construction mathématique réside uniquement et précisément en ce qu'elle est censée marcher – c'est-à-dire décrire correctement les phénomènes sur un plan raisonnablement large. De plus, il doit satisfaire à certains critères esthétiques – c'est-à-dire que, par rapport à la description qu'il fournit, il doit être assez simple.

rien à la modélisation ce que peut ou doit être un modèle pour l'écologie, les capacités et les limites de l'approche modélisatrice des problèmes écologiques.

1.1 Qu'est-ce qu'un modèle ?

1.1.1 Quelques définitions

Modèle. Le Dictionnaire Universel Francophone Hachette donne du mot modèle les définitions suivantes :

modèle n. m. et adj.

1. Ce qui sert d'exemple, ce qui doit être imité. *Modèle d'écriture.* – *Prendre modèle sur qqn, qqch.* – *Un modèle de vertu.* || adj. Qui a les qualités idéales. *Un élève modèle.* **2.** Personne qui pose pour un peintre, un sculpteur. **3.** Objet reproduit industriellement à de nombreux exemplaires. *Un modèle déjà ancien.* || Représentation d'un ouvrage, d'un objet que l'on se propose d'exécuter. – *Modèle réduit* : reproduction à petite échelle. **4.** Didac. Schéma théorique visant à rendre compte d'un processus, des relations existant entre divers éléments d'un système. || MATH *Modèle mathématique* : ensemble d'équations et de relations servant à représenter et à étudier un système complexe.

Des différentes acceptions, il y a un point commun : le modèle est relié à un autre objet et l'un et l'autre présentent ou doivent présenter des similitudes. Les trois premiers sens (les plus anciens et les plus courants) font du modèle l'original qu'il s'agit de copier ou de représenter.

La dernière définition, celle qui concerne les modèles dont on doit parler, inverse les rôles : c'est le modèle qui est une représentation de son objet. Cette dernière définition introduit deux termes qu'il s'agit de bien comprendre : processus et système. Un système, d'après le même dictionnaire, c'est un ensemble d'éléments en relation les uns avec les autres et formant un tout, c'est-à-dire qui est homogène, vu de l'extérieur. Un système peut être fermé (isolé de l'extérieur) ou ouvert (et échanger de la matière, de l'énergie, de l'information avec l'extérieur). Un processus, c'est simplement un mécanisme d'un système, où l'accent est mis sur son caractère causal et progressif. Le caractère complexe d'un système est plus délicat à définir. Pour Boccara [1], un système est complexe sous trois conditions :

1. s'il est composé d'un grand nombre d'éléments en interaction les uns avec les autres : ces éléments sont appelés agents (on peut parler également de système multi-agents) ;
2. s'il a un comportement émergent, c'est-à-dire que le comportement collectif des agents est difficile à prévoir à partir de la seule connaissance du comportement individuel des agents. Cette condition implique l'existence de deux échelles. A l'échelle des agents (échelle microscopique), ceux-ci interagissent. A l'échelle du système (échelle macroscopique), ils ont un comportement émergent (comportement collectif non trivial).

3. le comportement émergent ne résulte pas d'un contrôle central : il n'est pas imposé par un forçage extérieur.

De façon plus spécifique, Jacques Bonitzer [3] propose comme définition du modèle :

Un modèle est un processus qui représente un autre processus (son objet), de telle sorte que des correspondances précises puissent être établies entre des moments homologues de l'un et de l'autre.

Trois points sont à retenir :

1. Le modèle est lui-même un processus. L'avantage de ce processus, c'est qu'on l'a construit soi-même, on le connaît donc parfaitement et on peut l'étudier facilement.
2. Le modèle est une représentation appauvrie de l'objet, puisqu'elle concerne seulement certaines de ses caractéristiques (moments).
3. Le choix de ces moments revient au concepteur du modèle. Le choix de ces caractéristiques à représenter est déterminant et doit être fait avec le maximum d'attention. Plus leur nombre est élevé, plus le modèle sera compliqué à construire, paramétrer et utiliser.

Variables d'état. Une variable d'état est une grandeur qui décrit l'état dans lequel est le système. Si l'on s'intéresse à la dynamique d'une population, ça peut être l'effectif de cette population ou la proportion d'individus présentant un certain phénotype. Si l'on s'intéresse à une forêt, ce peut être la lumière disponible au sol, la densité du couvert herbacé... Une variable d'état peut aussi bien être une variable cachée (non observable pour diverses raisons). Dans le cadre épidémiologique, ce peut être par exemple le taux d'infections asymptomatiques.

Loi et paramètres. Toute la démarche de modélisation consiste à choisir les variables d'état que doit pouvoir décrire le modèle et à déterminer les lois qui lient ces variables d'états entre elles. L'écriture de ces lois introduit alors à coup sûr de nouvelles grandeurs : les paramètres. Prenons l'exemple le plus simple : deux variables sont proportionnelles. Cette proportionnalité, c'est la loi du modèle, qui introduit un paramètre : le coefficient de proportionnalité. Paramétrer le modèle consiste à attribuer aux paramètres une certaine valeur (mesurée ou déduite) correspondant à un système particulier.

Deux systèmes sont de même nature s'ils sont gérés par les mêmes lois. Seulement, le changement des valeurs des paramètres entre ces deux systèmes peut mener à des valeurs ou des comportements très différents des variables d'état. (Ce n'est donc pas parce que les variables d'état prennent des valeurs différentes dans deux systèmes qu'ils ne sont pas de même nature.)

1.1.2 A quoi sert un modèle ?

C'est peu de dire que l'intérêt de la modélisation mathématique reste souvent obscur à beaucoup de chercheurs de terrain. Un a priori est largement

| Système | Variables d'état | Paramètres |
|-------------|--------------------|---|
| Populations | Effectif | Taux de croissance de la population |
| Ecosystèmes | Type de végétation | Température, humidité |
| Epidémies | Nombre de malades | Transmissibilité, durée de la phase contagieuse |

TAB. 1.1 – Quelques systèmes classiques, avec des exemples de variable d'état et de paramètres typiques.

partagé : le modélisateur penserait notamment que les modèles qu'il bâtirait assis sur sa chaise, le plus loin possible du terrain, expliqueraient tout et remplaceraient à terme l'expérimentation ou la collecte de données. C'est en partie de la faute des modélisateurs qui n'ont pas su expliquer avec modestie à quoi peut servir un modèle mais aussi – peut-être surtout – ce qu'un modèle ne fait pas.

Représenter le réel. La première fonction du modèle est de représenter la réalité, de dessiner ce schéma dont parle la définition du dictionnaire. Cette fonction apparaît dès la phase de construction du modèle.

On a tendance à juger la dimension descriptive du modèle négligeable ou accessoire – sans doute parce qu'elle ne met pas en jeu des connaissances pointues concernant les techniques de modélisation.

Cette déconsidération est injuste. Quelles variables utiliser pour décrire l'état du système ? Quelles lois lient ces variables entre elles ? Quels sont les paramètres à introduire ? Ces questions sont primordiales. Le modélisateur doit recueillir les informations des spécialistes (ou thématiciens) – soit directement, soit par leurs publications. Il doit, si possible en interaction avec eux, synthétiser les connaissances disponibles sur le sujet, connaissances d'origines souvent diverses : réunir les informations, les trier et en retenir l'essentiel.

Comprendre le réel. Une fois mises ensemble les différentes briques du modèle, (et une fois le modèle validé) le comportement émergent du modèle permet, par équivalence, de comprendre ce qu'il y a derrière ce que l'on observe du système réel. Suivant Jorgensen [13], cette fonction explicative permet quatre types d'études :

1. la surveillance du système ;
2. l'étude des propriétés du système pour comprendre les effets des variations des paramètres sur le comportement émergent et interpréter l'état du système ;
3. la mise en évidence des carences des connaissances actuelles (un paramètre jouant un grand rôle peut par exemple être mal connu) ;
4. le test d'hypothèses pour vérifier si elles conduisent à un comportement réaliste du système.

| Type de modèles | Arbre | Forêt |
|---------------------|---|---|
| Modèles descriptifs | Modèles architecturaux de Hallé, Oldeman et Tomlinson [10] | Cycle sylvigénétique, regroupement en types fonctionnels |
| Modèles explicatifs | L-systems de Lindenmayer [19], AMAPmod [7] | Modèles arbre par arbre (e.g. TROLL [4]) |
| Modèles prédictifs | Relations allométriques (e.g. diamètre–volume) pour la foresterie | Modèles de rendement de placeaux forestiers Réponse à un changement climatique |

TAB. 1.2 – Exemples de modèles descriptifs, explicatifs et prédictifs de croissance individuelle d'un arbre et de la dynamique d'une parcelle de forêt.

Prédire le réel. Enfin un modèle peut permettre d'anticiper le comportement à venir du système réel. Il s'agit de répondre à la question : connaissant l'état du système aujourd'hui et si les paramètres sont tels et tels, que se passera-t-il ? Cette dimension prédictive est la finalité du modèle lorsqu'il est conçu comme un outil d'aide à la décision.

A quoi un modèle ne sert pas. On prête souvent aux modèles deux facultés qu'ils n'ont pas. D'abord, un modèle ne dispense pas d'expériences ou d'études de terrains. Il peut bien sûr en remplacer certaines, mais en appelle d'autres soit pour le paramétrer soit parce qu'il met l'accent sur une nouvelle propriété du système réel qu'il convient de mesurer. Il est simplement un outil supplémentaire, un angle d'attaque additionnel pour appréhender un problème.

Ensuite, un modèle ne démontre pas d'hypothèses, il les invalide. Si les comportements émergents du système réel et du modèle sont différents, c'est que l'une des hypothèses du modèle est en défaut. Par contre, s'ils sont identiques on peut seulement dire que les hypothèses sont compatibles et non qu'elles sont vraies. Les hypothèses doivent donc être choisies avec attention, en relation la plus étroite possible avec les spécialistes de la question.

1.1.3 Qu'est-ce qu'un bon (beau) modèle ?

Levins [17] relevait qu'un modèle devait répondre aux « exigences contradictoires de généralité, réalisme et précision »⁴. Ces trois aspects contradictoires sont des exigences mais également des pièges, des tentations qui risquent de rendre le modèle inutilisable, parce qu'aller trop loin dans un sens revient à négliger les autres. Modéliser, c'est trouver un compromis entre ces tentations du complet (le réalisme), du soluble (le précis) et du simple (le général).

La tentation du complet. La première tentation du modélisateur est de vouloir reproduire dans son modèle l'infinie complexité de son sujet, de chercher à en rendre compte dans les plus petits détails accessibles, d'en faire une œuvre hyperréaliste. Il s'ensuit une multiplication des variables d'état, des lois

⁴ « contradictory desiderata of generality, realism and precision ».

et des paramètres. Il est alors de plus en plus difficile de mesurer l'ensemble des paramètres sur le terrain et ainsi paramétrer le modèle, de déterminer l'influence respective des différents paramètres. Bref, plus un modèle est complet (et juste, au sens où il ressemble de plus en plus au système réel), plus il est difficile à manier.

La tentation du soluble. La deuxième tentation consiste à chercher à rendre le modèle soluble analytiquement, pour qu'il puisse être résolu exactement et précisément et qu'il débouche sur une expression simple des variables d'état. Malheureusement, les systèmes solubles sont limités et il faut généralement simplifier à l'excès pour tomber sur l'un d'entre eux. Ces simplifications ne relèvent pas de la modélisation elle-même et ne sont justifiées que par des contraintes pratiques étrangères au système considéré. Elles risquent alors d'éloigner le modèle du système réel et le modèle risque d'être effectivement soluble, sans que sa solution corresponde au système réel.

La tentation du simple. La dernière tentation est l'inverse de la première : c'est de chercher à réduire le système réel à un système connu, de faire tomber le système dans une sorte de classe universelle, étudiée par ailleurs. Le risque est le même que précédemment : que les simplifications opérées lors de la modélisation ne soient justifiées que par le modèle lui-même et non par le système réel.

S'adapter au problème. En fait, on ne peut pas donner de réponse générale à la question qui sert d'en-tête à ce paragraphe : qu'est-ce qu'un bon modèle ? Un modèle n'est pas bon par essence et le choix d'un cadre de modélisation et de la forme du modèle doit toujours être fait en fonction du problème considéré et de ce qu'en attend le modélisateur. Un bon modèle doit finalement réunir trois caractéristiques. Il doit être :

1. adapté au problème. Il faut contraindre le modèle aux caractéristiques du problème et non contraindre le problème pour le faire entrer dans un cadre défini a priori.
2. simple. Le modèle doit être une synthèse du problème et doit donc être aussi simple que possible (et, pour paraphraser A. Einstein, pas plus) : il doit éliminer l'accessoire mais garder l'essentiel. Ainsi le modèle peut être compris sans connaissance technique. Et il est maniable.
3. pratique. Peu importe sa forme ou le formalisme qu'il adopte, si le modèle donne les résultats qu'on attend de lui, c'est à dire s'il est un bon outil de compréhension du système.

1.1.4 Construction et utilisation d'un modèle

Avant son application (sa résolution), la construction d'un modèle se fait en trois étapes (figure 1.1). La première est la collecte d'informations pour avoir une connaissance aussi bonne que possible de système réel, l'objet à modéliser. Ensuite vient l'étape centrale, la modélisation proprement dite. Il s'agit alors de synthétiser les connaissances acquises, d'en faire le tri et d'en tirer un modèle

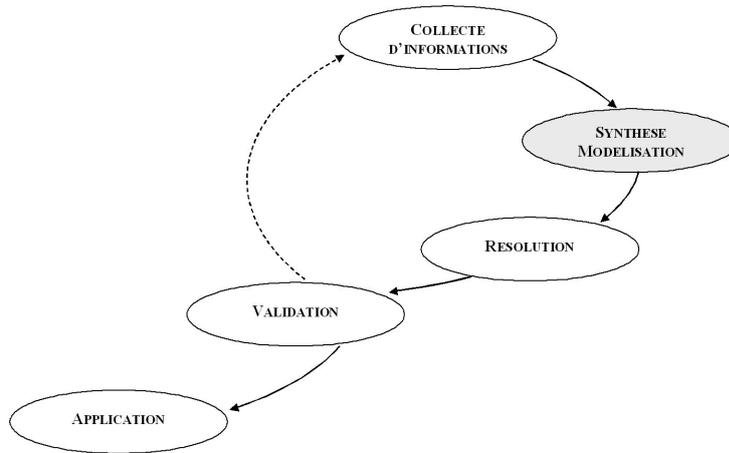


FIG. 1.1 – Etapes de construction et d'utilisation d'un modèle. L'étape centrale est l'étape de modélisation, c'est-à-dire de synthèse des informations collectées sur un sujet en un objet maniable, le modèle.

qui rend compte de façon satisfaisante des caractéristiques de l'objet modélisé tout en étant suffisamment concis. Il faut ensuite écrire le modèle en termes mathématiques, c'est-à-dire sous une forme maniable en choisissant une méthode de résolution, afin d'étudier son comportement. Enfin, pour que le modèle soit validé il faut que le modèle et le système réel aient des comportements proches. La définition de « comportement proche » dépend de la précision avec laquelle le modèle doit représenter le système réel. Si le modèle n'est pas validé, il faut recommencer le travail de modélisation, par exemple en intégrant de nouvelles lois et de nouveaux paramètres. Une fois le modèle validé, il peut être appliqué : soit à des fins explicatives, en décrivant le système réel d'après ce que l'on sait du modèle ; soit à des fins prédictives, en le paramétrant sur une situation réelle.

1.2 Différentes formes de modèles

Des modèles de systèmes écologiques ou épidémiologiques, il en existe des milliers. Le *Register of Ecological Models* (REM) en dénombre déjà 649 et la revue *Ecological Modelling* a publié plus de 1700 articles en 25 ans. Derrière les détails de chaque approche, de grandes lignes se dessinent : est-ce que le modèle est déterministe ou stochastique, prend-il en compte l'espace ou non, etc. ? Les techniques de résolution et de validation sont généralement bien décrits dans les ouvrages de référence [5, 6, 21]. Ce paragraphe revient plutôt sur les grands choix à faire lors de la construction d'un modèle et sur les raisons d'un tel choix. Les encadrés illustrent ce propos en montrant différentes approches du même problème, la compétition entre une population de proies et une autre de prédateurs (problème classique s'il en est en modélisation des comportements des êtres vivants).

Enc. I.1 Exemples de modèles conceptuel, expérimental et mathématique du système proies-prédateurs.

Volterra [26] a décrit le modèle conceptuel de la compétition entre deux espèces, l'une la proie et l'autre le prédateur. Ce sont « deux espèces associées dont l'une pouvant trouver de la nourriture en quantité suffisante dans son environnement, se multiplierait indéfiniment si elle était laissée à elle-même, alors que l'autre disparaîtrait par manque de nourriture si elle était laissée seule ; mais la seconde se nourrit de la première, et ainsi les deux espèces peuvent coexister »^a. Les prédateurs régulent les proies, elles-mêmes régulant les prédateurs.

Huffaker [12] a, lui, construit un modèle expérimental des relations proies-prédateurs. Le système était composé d'une matrice d'oranges régulièrement placées sur lesquelles pouvaient se développer deux espèces de mites, dont seule l'espèce proie peut se déplacer d'un site à l'autre.

Les modèles mathématiques sont tous plus ou moins basés sur le même principe [15]. Lorsque les populations sont isolées l'une de l'autre, elles ont chacune un taux d'accroissement de base propre r_{H0} et r_{P0} : la différence entre le taux de natalité (n_H , n_P) et le taux de mortalité (m_H , m_P). Lorsqu'on les met ensemble, les proies ont un taux de mortalité additionnel, dû à la prédation, correspondant à une diminution du taux d'accroissement, r_{H-} . À l'inverse, la consommation de proies confère aux prédateurs un taux de natalité additionnel, correspondant à une augmentation du taux d'accroissement r_{P+} . Sur cette base, de nombreuses variations sont possibles.

^a « two associated species, of which one, finding sufficient food in its environment would multiply indefinitely when left to itself, while the other would perish for lack of nourishment if left alone ; but the second feeds upon the first, and so the two species can coexist together ».

1.2.1 Catégories de modèles. Modèles conceptuels, expérimentaux ou mathématiques

Lorsqu'on parle de modèle, on entend généralement modèle mathématique : l'écriture sous forme d'équations des lois reliant les variables d'état aux paramètres. C'est d'ailleurs de ceux-là que cette thèse va traiter, mais cela n'empêche pas de dire un mot sur deux autres grands types de modèles.

Les modèles conceptuels sont les plus courants. Il s'agit simplement de l'explication d'un phénomène, de façon qualitative, par synthèse des connaissances. Énoncer ce que l'on comprend ou suppose du fonctionnement d'un (éco)système, c'est déjà modéliser : faire le tri entre différentes informations, décider quels sont les processus prépondérants qui interviennent et négliger les autres, reconstruire par la pensée ce qui peut se passer.

Les modèles expérimentaux, eux, consistent à faire un lien entre le système réel et un système matériel que l'on crée et que l'on sait contrôler. Ce sont par exemple les modèles animaux en épidémiologie ou la station ECOTRON de Montpellier, qui reproduira des écosystèmes sous conditions contrôlées.

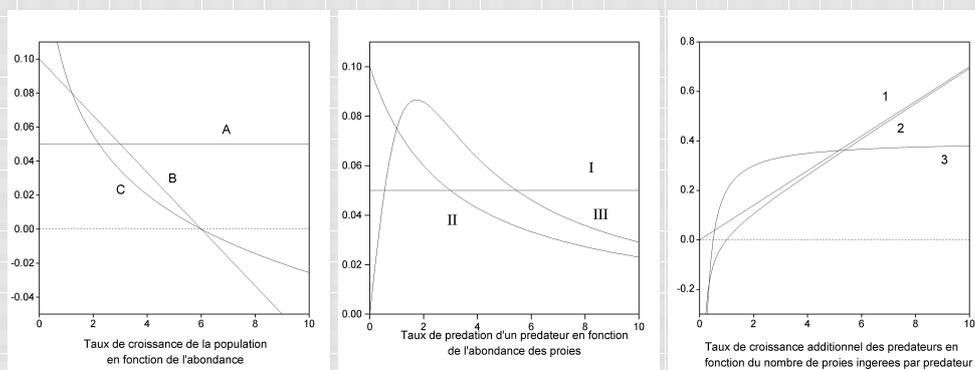
1.2.2 Modèles empiriques et modèles théoriques

Restreignons-nous donc aux modèles mathématiques. Une fois identifiées les variables que l'on veut suivre et les paramètres influant sur ces variables, il faut expliciter mathématiquement les lois représentant cette influence. Deux voies sont alors possibles.

Enc. I.2 Différents types de modèles du taux d'accroissement de base et des des taux de croissance et de mortalité induits par l'autre population.

Le premier choix possible est celui de la forme donnée aux taux d'accroissement de base et additionnel. Différents types sont représentés sur les figures ci-dessous (tiré de [8, 15, 23]).

La figure de gauche donne les trois types de modèles de croissance de la population en dehors des effets de prédation. Le plus simple est le modèle exponentiel (A) : l'effectif croît indéfiniment avec un taux constant (ou décroît, selon le signe de ce taux). Les autres modèles introduisent une saturation : les ressources ou la place disponible n'étant pas illimitées, le taux de croissance diminue à mesure que l'effectif augmente. Il devient négatif au-dessus d'une valeur de l'effectif appelé capacité de charge : c'est la valeur vers laquelle tend l'effectif de la population. La différence entre les modèles de type B et C est minime. Dans les modèles de type B (e.g. modèle logistique ou modèle de Monod) le taux de croissance reste fini pour les petits effectifs, alors qu'il devient infini dans les modèles de type C (modèle monomoléculaire ou modèle de Gompertz).



La figure centrale représente le taux de prédation par prédateur, c'est-à-dire la proportion de proies consommées par un prédateur par unité de temps. Le modèle le plus simple (I) suppose qu'un prédateur consomme toujours la même proportion des proies disponibles. Il n'est limité que par sa recherche de nourriture et non par son appétit. Pour le second type de modèle (II), le prédateur est limité par son appétit : la proportion de proies consommées décroît avec l'abondance. Le modèle III tient compte en outre de la difficulté à trouver des proies lorsque celles-ci sont en petit nombre, ce qui se traduit par une augmentation du taux de prédation en début de courbe.

La figure de droite représente le taux de croissance additionnel d'un prédateur en fonction du nombre de proies consommées. Le modèle le plus simple est de considérer que les deux quantités sont directement proportionnelles (1). Cela suppose en particulier que les proies sont simplement un complément de nourriture. Le modèle 2 s'applique à un prédateur spécialisé : il ne consomme que ces proies-là. Aussi la population décroît lorsque la quantité de nourriture est insuffisante. Enfin, le modèle 3 prend en compte une saturation du taux de croissance de la population : au-dessus d'une certaine quantité de nourriture, il n'y a plus vraiment de différence.

Différentes combinaisons sont évidemment possibles, dont les plus courantes sont résumées par le tableau suivant :

| Nom du modèle | r_{H0} | r_{P0} | r_{H-} | r_{P+} |
|--------------------------|----------|----------|----------|----------|
| Lotka Volterra [20, 26] | A | A | I | 1 |
| Volterra [27] | B | A | I | 1 |
| Leslie–Grower [16] | B | A | II | 2 |
| Holling–Tanner [11, 25] | B | A | II | 3 |
| Rosenzweig–McArthur [24] | B | A | II | 1 |
| Haldane [9] | B | A | III | 1 |

La première consiste à utiliser les résultats de séries d'expériences et à évaluer par des régressions linéaires ou non les liens entre les différentes variables : ce sont les modèles empiriques (dits aussi statistiques, ou selon Pavé [21] « guidés par les données »). Le travail de modélisation, c'est-à-dire le choix de la fonction de régression, dépend directement des résultats des expériences. Les paramètres de cette loi ne correspondent pas en général à des grandeurs mesurables du système et restent abstraites. C'est le cas par exemple des relations allométriques entre diamètre et hauteur des arbres. Les méthodes de classement classiques (Analyse en Composantes Principales) ou nouvelles (réseaux de neurones) sont également des modèles empiriques.

Une autre approche (modèles théoriques ou mécanistes, guidés par les concepts [21]), consiste à déterminer à partir des connaissances sur le fonctionnement du système, et en retrait des résultats d'expérience, la forme des fonctions liant les variables entre elles.

Les deux approches d'un même système peuvent conduire à des modèles similaires. Pour déterminer par exemple le lien entre la pédale de droite sur une voiture et la vitesse de cette voiture, on peut soit constater que plus la pédale est enfoncée, plus la voiture va vite (modèle empirique) ou savoir que la pédale commande le débit d'essence dans le moteur et, par là, sa puissance et donc la vitesse des roues (modèle mécaniste).

1.2.3 Modèles déterministes et modèles stochastiques

Dans les modèles déterministes, les lois du modèle lient les variables entre elles de façon univoque. Les modèles stochastiques introduisent une part d'aléatoire dans les lois du modèle. Il ne faut pas voir dans le hasard des modèles stochastiques une remise en cause du principe de causalité (qui veut qu'une cause détermine son effet). Plutôt, il faut considérer que la part d'aléatoire provient du fait que les effets et une partie des causes n'ont pas la même échelle. La réaction du phénomène macroscopique que l'on considère est conditionné par les actions cumulées de phénomènes agissant à un niveau microscopique⁵ (ils agissent à une échelle plus fine que l'échelle à laquelle on considère les phénomènes). Tous les phénomènes microscopiques sont déterministes, mais du point de vue macroscopique, tout se passe comme si la réaction était une expérience aléatoire⁶. C'est ce que décrivait déjà Poincaré en 1908 [22] : « une cause très petite, qui nous échappe, détermine un effet considérable que nous ne pouvons pas ne pas voir, et alors nous disons que cet effet est dû au hasard ».

Le lancer de dé est l'archétype de l'expérience aléatoire. Le mouvement du dé, dans la main du lanceur et après que celui-ci l'ait lâché, est entièrement déterministe : il obéit aux lois de la mécanique et respecte le principe de causalité. Seulement, pour déterminer l'effet (sur quelle face le dé se stabilise), les causes microscopiques sont tellement nombreuses et complexes (rotation du dé, fric-

⁵ou en « sous-maille », pour décrire le fait qu'il sont trop petits par rapport au maillage du système, i.e. par rapport à l'échelle à laquelle on les regarde.

⁶Il faut bien noter que les échelles micro- et macroscopique sont considérées relativement à la taille du système. Une échelle métrique peut être microscopique si l'on s'intéresse à un écosystème ou macroscopique lorsqu'on s'intéresse à un arbre.

Enc. I.3 Différentes formulations du modèle mathématique proies-prédateurs.

La seconde variation concerne la façon de rendre compte de l'accroissement de la population. Pour simplifier, considérons une seule des deux populations : celle des proies. Son effectif au temps t est noté $H(t)$. Son taux de natalité est n_H et son taux de mortalité m_H , son taux d'accroissement $r_H = n_H - m_H$.

La première possibilité est de considérer que la naissance ou la mort d'un individu sont des événements dont l'occurrence est aléatoire et prenant place dans un temps continu. Pendant un court intervalle de temps dt , chaque individu a une probabilité $m_H dt$ de mourir et une probabilité $n_H dt$ de donner naissance à un autre individu. Pendant ce temps très court, on peut considérer qu'il y a au maximum un événement (naissance ou mort). La probabilité qu'aucune proie ne naisse est : $(1 - n_H dt)^H \approx 1 - n_H H dt$. L'événement complémentaire (accroissement de la population d'un individu) a donc une probabilité $1 - (1 - n_H H dt) = n_H H dt$. De même l'événement « décroissance de l'effectif d'une unité » à la probabilité $m_H H dt$.

$$\begin{aligned}\Pr\{H \rightarrow H + 1\} &= n_H H dt \\ \Pr\{H \rightarrow H - 1\} &= m_H H dt \\ \Pr\{H \rightarrow H\} &= 1 - (m_H + n_H) H dt\end{aligned}$$

Une autre façon de présenter les choses est de considérer la probabilité que l'effectif de la population de proies est égale à un nombre fixé au temps t : $p_H(t)$. L'équation d'évolution est :

$$\frac{dp_H}{dt} = -p_H [n_H + m_H] H + p_{H-1} n_H (H - 1) + p_{H+1} m_H (H + 1)$$

On peut écrire cette équation pour toutes les valeurs de H et décrire ainsi l'évolution au cours du temps de la probabilité pour la population d'avoir pour effectif n importe quelle valeur H .

Enfin, il est possible de décrire l'évolution des effectifs de façon déterministe, en considérant le comportement moyen des équations stochastiques. Pendant l'intervalle de temps dt , l'espérance du nombre d'individus morts pendant l'intervalle de temps est $m_H H dt$, et l'espérance du nombre de nouveaux individus est $n_H H dt$. Lorsque H est suffisamment grand, on peut considérer que le effectifs évoluent de façon déterministe avec la vitesse $(n_H - m_H) H dt = r_H H$.

$$\frac{dH}{dt} = r_H H$$

Il est alors possible de discrétiser cette équation en considérant un pas de temps Δt .

$$\begin{aligned}H_{t+\Delta t} &= H_t + r_H H_t \Delta t \\ &= H_t (1 + r_H \Delta t)\end{aligned}$$

tion de l'air, rebonds différents selon les aspérités de la table, etc.) que, du point de vue du lanceur, l'expérience est aléatoire et chaque face a, lors de chaque lancer, la même probabilité d'apparaître. Il en est de même pour la génération de nombres aléatoires par un programme informatique : l'ordinateur délivre une suite déterminée qui apparaît, parce que son mode de calcul est complexe, comme une suite de nombres sans relation.

Les modèles stochastiques prennent acte du fait qu'ils ne peuvent pas décrire en détail tous les phénomènes (en particulier les phénomènes microscopiques) et incorporent ces phénomènes sous la forme d'un bruit aléatoire autour d'une valeur moyenne. Les modèles déterministes, eux, ne considèrent que ces valeurs moyennes.

1.2.4 Niveau de description. Des individus à la population.

De façon générale, les modèles s'intéressent à l'expression de quelques caractères parmi les éléments du système : la position ou la hauteur des arbres dans le cas d'une parcelle de forêt, le caractère proie ou prédateur des individus dans le cas d'un système proie-prédateur, etc. L'état d'un élément du système est alors la combinaison des expressions des caractères considérés. Chaque caractère peut prendre une expression parmi un ensemble de valeurs discret (le sexe par exemple) ou continu (la taille). Lorsque l'ensemble est continu, les expressions possibles sont généralement regroupées en classes (classes de diamètre pour les arbres, classes d'âge, etc.).

Traditionnellement, les modèles en écologie étaient agrégés. Les variables considérées étaient les effectifs de chaque classe d'état : la densité des arbres, les effectifs des personnes saines ou malades, etc. Depuis quelques années une autre approche s'est développée : les modèles individu-centrés. Les variables sont alors les caractères de chaque élément du système (ou individu ou encore agent) et les variables agrégées (les effectifs des classes) sont obtenues par dénombrement.

L'opposition entre modèles agrégés et modèles individu-centrés est à rapprocher de la différence entre points de vue eulérien et lagrangien en mécanique des milieux continus. Dans le dernier cas, comme dans les modèles individu-centrés, on suit propriétés de chaque élément du système (sa position, sa vitesse, sa charge, etc.). Le point de vue eulérien considère à l'inverse les propriétés du milieu en un point fixe. Comme pour les modèles agrégés ou individu-centrés, ces points de vues sont a priori équivalents. Seulement, certains problèmes sont plus faciles à aborder avec l'un ou l'autre formalisme.

1.2.5 Dimension du modèle. Modèles statiques, temporels ou spatio-temporels.

Les modèles les plus simples sont ceux qui ne prennent pas le temps en compte et décrivent simplement l'état d'équilibre du système. Cela peut être l'effectif d'une population à l'équilibre avec son environnement, ou par exemple, la répartition des écosystèmes potentiels sur la surface du globe.

Un modèle peut à l'inverse décrire l'évolution au cours du temps des variables d'état du système, considéré globalement. Dans les modèles temporels

Enc. I.4 Différentes façons d'intégrer l'espace dans les modèles proies-prédateurs.

Comment considérer l'influence de l'hétérogénéité spatiale dans un modèle proies-prédateurs? Le premier moyen est de rajouter cette hétérogénéité dans un modèle initialement non spatialisé, par exemple dans le modèle agrégé en temps continu :

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= r_{H0}(H)H - r_{H-}(H, P)H \\ \frac{dP}{dt} &= r_{P0}(P)P + r_{P+}(H, P)P\end{aligned}$$

Métapopulations. Un premier moyen d'introduire l'espace dans le modèle est de considérer plusieurs sous-populations qui évoluent selon les équations ci-dessus avec des taux de migration entre les différentes sous-populations. Cette approche correspond au modèle de métapopulations de Levins [18] ou au modèle dit *stepping stone*, plus ancien [14]. Pour chaque entité spatiale, les effectifs des proies et des prédateurs suivent les lois suivantes :

$$\begin{aligned}\frac{dH_i}{dt} &= H_i(r_{H0}(H_i) - r_{H-}(H_i, P_i)) - H_i(u_{1i} + \dots + u_{ni}) + (u_{i1}H_1 + \dots + u_{in}H_n) \\ \frac{dP_i}{dt} &= \underbrace{P_i(r_{P0}(P_i) + r_{P+}(H_i, P_i))}_{\text{compétition locale}} - \underbrace{P_i(v_{1i} + \dots + v_{ni})}_{\text{émigration}} + \underbrace{(v_{i1}P_1 + \dots + v_{in}P_n)}_{\text{immigration}}\end{aligned}$$

où u_{jk} (resp. v_{jk}) représente le taux de migration des proies (resp. prédateurs) de l'entité j vers l'entité k .

Diffusion. Une autre manière de voir est de considérer l'espace comme continu. En chaque endroit, les populations évoluent suivant le modèle de compétition mais peuvent également se déplacer. Le déplacement dans un espace continu peut être représenté par un processus de diffusion dont la constante D représente la rapidité de ce déplacement.

$$\begin{aligned}\frac{\partial H}{\partial t} &= H(r_{H0}(H) - r_{H-}(H, P)) + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_H \frac{\partial H}{\partial x} \right) \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= P(r_{P0}(P) + r_{P+}(H, P)) + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_P \frac{\partial P}{\partial x} \right)\end{aligned}$$

Modèles individu-centrés : un exemple. En ne s'astreignant pas à une formulation mathématique sous forme d'équations, on peut imaginer des systèmes proies-prédateurs plus complexes. Un exemple est le modèle de proies et prédateurs avec poursuite et évasion de Boccara et coll. [2]. Les proies et les prédateurs sont placés dans un espace, de telle façon qu'ils ne puissent être au même endroit au même moment. Les processus démographiques de base sont assez simples : une proie donne naissance à une autre proie avec une probabilité n_H et cette nouvelle proie se place dans le voisinage de son parent ; un prédateur a une probabilité m_P de mourir. On considère donc deux modèles exponentiels d'évolution de chaque population. Les proies et les prédateurs sont susceptibles de se déplacer à la même vitesse : les prédateurs se dirigent vers la région de plus forte densité de proies tandis que les proies fuient la région de plus forte densité de prédateurs (et se dirigent donc en sens inverse). Lorsque un prédateur tombe sur une proie, il la capture avec une probabilité m_H . En cas de capture, il donne naissance à un nouveau prédateur à l'endroit où il a capturé sa proie avec une probabilité n_P . Selon les valeurs des paramètres, les proies et les prédateurs présentent des organisations spatiales différentes, qu'il n'est pas possible de décrire avec les modèles précédents.

basiques, l'espace n'est pas pris en compte explicitement, seules les valeurs globales des variables sont suivies. Concernant la dynamique de populations, cela suppose l'introduction de l'hypothèse déterminante du mélange homogène (*homogeneous mixing*). Les interactions entre individus sont supposés être les mêmes quels que soient ces individus. Cela traduit le fait qu'il ne sert à rien de considérer la répartition dans l'espace des individus. Lorsque cette hypothèse est violée, il est nécessaire pour rendre compte de la dynamique du système d'en considérer un modèle spatio-temporel. Deux grandes voies sont alors possibles : spatialiser un modèle non spatialisé ou en bâtir un de toutes pièces, où l'espace est considéré depuis le départ.

La première voie consiste à se dire : imaginons ce qui se passerait si l'espace ne tenait aucun rôle. On peut considérer que dans des entités spatiales élémentaires, l'hypothèse de mélange homogène est valide, donc le modèle non spatialisé s'applique. Il suffit d'y rajouter un modèle de transfert de population entre les entités de base pour avoir un modèle spatialisé (modèle compartimental, *box model*). Lorsque les individus sont susceptibles de se mouvoir dans un espace continu, cela donne les processus de diffusion. Lorsque l'espace est conçu comme séparé en entités discrètes (des colonies), cela donne les modèles de métapopulations (lato sensu) ou *stepping-stone* models.

Pour les modèles procédant de la seconde voie, le modèle est conçu en tenant compte de l'espace. C'est le cas en particulier des modèles individu-centrés dans lesquels les individus se meuvent dans l'espace et interagissent lorsqu'ils se rencontrent.

Quelle que soit la façon dont ils ont été bâtis (et deux modèles procédant de philosophies différentes peuvent finalement se ressembler fortement dans leur écriture), il faut à un moment décider si l'on prend en compte les dimensions temporelle ou spatiales et, le cas échéant, si on les considère de façon continue ou discrète (on dira un mot de la discrétisation pour la résolution numérique dans le paragraphe suivant). Les noms des différentes combinaisons pour les modèles dynamiques sont résumés dans le tableau 1.3.

| Modèle | Temps | Espace | Variables |
|---|-------|------------------|-----------|
| Equations différentielles | C | \emptyset | C |
| Equations aux différences | D | \emptyset | C |
| Marches aléatoires en temps continu | C | \emptyset ou C | D |
| Marches aléatoires | D | \emptyset ou C | D |
| Equations aux dérivées partielles | C | C | C |
| Réseau d'équations différentielles | C | D | C |
| Equations aux différences finies | D | C | C |
| Réseaux d'itération couplées (<i>Coupled Map Lattices - CML</i>) | D | D | C |
| Systèmes quantifiés | C | C | D |
| Automates cellulaires généralisés | D | D | D |

TAB. 1.3 – Les différentes catégories de modèles dynamiques, d'après Chave [4]. \emptyset : l'espace n'est pas pris en compte. D : discret. C : continu.

1.2.6 Méthodes de résolution. Modèles analytiques et numériques

Il existe des modèles pour lesquels on peut trouver une solution analytique, c'est à dire expliciter sous forme d'équations la dépendance des variables d'état entre elles ou l'évolution de celles-ci dans l'espace et le temps. Ces modèles sont rares et il faut souvent faire subir des contorsions et des simplifications au modèle initial pour en tirer un modèle soluble. Grâce à l'ordinateur, il est maintenant possible de donner une solution numérique lorsque la solution analytique fait défaut.

Commençons d'abord par considérer les modèles déterministes. L'ordinateur ne peut traiter que des données discrètes. Donc, quelle que soit la nature continue ou discrète de l'espace ou du temps dans la formulation du modèle, ils doivent être discrétisés. Lorsque le pas de discrétisation (l'intervalle entre deux éléments consécutifs qui peut être traité par l'ordinateur) est suffisamment petit, cela ne change rien fondamentalement. Par contre, lorsque le pas de discrétisation n'est plus négligeable, la résolution numérique introduit des difficultés de résolution et/ou des difficultés d'interprétation. Si l'on a une précision au millimètre sur la répartition des écosystèmes, on peut considérer que les informations spatiales sont continues. Si la précision est de 50 kilomètres, c'est déjà plus délicat.

Pour les modèles stochastiques, intervient un problème supplémentaire. Une simulation numérique donne seulement une valeur de la variable d'état du système. Pour les modèles déterministes, c'est ce que l'on cherche : il n'y a qu'une valeur possible. Par contre, pour les modèles stochastiques, ce sont les fonctions de répartition de ces variables (aléatoires) d'état – et même jusqu'à l'évolution spatio-temporelle de ces fonctions de répartition – que l'on veut évaluer. La méthode utilisée, dite Monte Carlo, consiste alors à répéter un grand nombre de fois la même expérience numérique, c'est-à-dire à partir des mêmes conditions initiales et à laisser évoluer le système suivant ses lois aléatoires. La répartition des différentes valeurs prises par les variables d'état lors de ces différentes simulations représente la fonction de distribution des variables d'état du système. En faisant un nombre suffisant de répliques de la même expérience aléatoire, il est possible d'utiliser la statistique des résultats de ces expériences pour représenter les lois de probabilité du système : cela résulte du principe d'ergodicité.

1.2.7 Comment choisir un modèle ?

Le choix entre un modèle empirique stochastique non spatialisé ou un modèle mécaniste déterministe spatialisé ne doit être guidé que par le problème lui-même. Comme le dit déjà le paragraphe 1.1.3, il n'y a pas de bon modèle par essence, il n'y a que des modèles appropriés à une problème particulier. Ainsi, le travail de modélisation ne se résume pas au codage d'un programme informatique ou la résolution d'une équation différentielle. La modélisation est avant tout la synthèse de données et la détermination du modèle qui en résulte.

1.3 L'approche dans la thèse

Qu'est-ce que j'ai fait ? En lisant la table des matières, on se demande ce qu'il peut bien y avoir de commun entre l'interface forêt-savane et une épidémie d'une maladie humaine. Honnêtement, pas grand chose ⁷. Le rapport entre ces deux sujets tient plus aux méthodes employées pour les traiter, des méthodes initialement développées pour la physique mais qui peuvent éclairer des problèmes des sciences de la vie.

Les deux modèles de propagation du feu (chapitre 3) et de propagation de l'épidémie (chapitre 8) sont tout à fait similaires. Chaque site ou individu est actif (c'est-à-dire en feu ou malade) pendant un certain temps aléatoire. Pendant ce temps, il a la possibilité de rendre actif un de ses voisins. La différence réside dans la définition du voisinage des sites ou des individus. Pour le feu, l'espace est un réseau régulier à deux dimensions et chaque site a quatre voisins. Dans l'autre, l'espace est un graphe aléatoire où chaque individu peut entrer en contact avec n'importe quel autre avec une probabilité donnée. C'est une différence de taille mais il n'en reste pas moins que c'est le même outil, inspiré des modèles de percolation.

Ensuite, chacun des deux modèles est ajusté, en fonction de sa fonction. Il ne s'agit simplement pas de dire que ces deux problèmes sont finalement similaires. Et bien que l'approche initiale soit identique, les développements sont différents. Concernant la dengue, j'ai ajouté des règles au modèle de base pour que le réseau de contacts dans lequel se propage la maladie corresponde au mieux au réseau réel. Pour le feu, j'ai simplifié le modèle pour l'intégrer dans le modèle FORSAT de la dynamique de l'interface entre les forêts tropicales humides (les forêts équatoriales) et les savanes qui les bordent.

L'objet de ce modèle FORSAT est de déterminer quelles sont les dynamiques théoriquement possibles et comment les différents facteurs (le climat, la nature du sol, les activités humaines, la nature des espèces impliquées) déterminent cette dynamique. Pour ce faire, il faut un modèle simple des processus clefs qui interviennent dans ces régions : le cycle de succession (installation de la forêt en savane) avec, en particulier, la dissémination des plantules de forêt (chapitre 4) et la propagation des feux courants de savane.

J'ai ensuite interprété le comportement émergent du modèle FORSAT dans le cadre de la théorie des transitions de phases (chapitre 5) en considérant que savane et forêt sont deux phases d'un même système (exactement comme l'eau et la vapeur d'eau sont deux états d'un même système). L'étude de cette transition de phase a fourni un cadre pour l'interprétation des dynamiques actuelles et passées des limites forêt-savane et un point de vue original sur une étude de terrain dans la mosaïque forêt-savane du littoral congolais (chapitre 6).

Comment l'ai-je fait ? Renshaw a dressé en introduction de son livre [23] sur les modèles utilisés en biologie un constat désabusé. Selon lui, « pour les

⁷Pas tout à fait rien, tout de même : beaucoup de maladies tropicales ont un cycle forestier et c'est à l'interface que les virus peuvent sortir de la forêt et mener à de nouvelles épidémies.

théoriciens, un modèle se résume souvent à la manipulation d'équations mathématiques, ajoutant d'occasionnelles références biologiques simplement pour gagner une respectabilité pratique alors que les biologistes développent des modèles déterministes vaguement plausibles qui reflètent un espoir mathématique plus que la réalité biologique »⁸. Dans les deux cas, le modèle manque ses buts : il n'apporte pas de connaissance et il ne permet pas de faire le lien entre théorie et pratique.

Au cours de cette thèse, j'ai vu la modélisation comme un moyen de tenir les deux bouts de la chaîne, un lien entre théorie et pratique. Cette position est inconfortable pour un scientifique, parce qu'elle éloigne de la vérité. En effet, en mesurant le réel (faire une expérience ou aller sur le terrain et décrire ce qui se passe) ou en mesurant l'abstrait (construire un objet théorique et l'étudier), on est au contact direct du vrai. Par contre, construire un modèle d'un système réel pour pouvoir en dire quelque chose de pratique implique des compromis, des approximations, et des questions incessantes sur l'intérêt de la démarche pour le problème posé.

C'est une position néanmoins intéressante parce que le modèle n'a pas besoin d'alibi et n'en est pas un lui-même. L'aspect théorique se nourrit des questions pratiques (c'est pour répondre à une question pratique sur la propagation des feux de savane que je me suis intéressé à la théorie de la percolation, cf. chapitre 3) et apporte des connaissances nouvelles (mesure de la vitesse de progression du front de forêt, paragraphe 6.2) ou permet de suggérer des campagnes de terrain (cas du Congo).

Finalement, mon travail de thèse m'a conduit à réfléchir sur le rôle du modélisateur dans le contexte des sciences de la vie. Il agit au carrefour de différentes disciplines en n'étant pas nécessairement spécialiste de l'une d'entre elles (et parfois ce n'est même pas souhaitable) mais il apporte des connaissances théoriques et techniques, une capacité de synthèse et de (re)formulation et de résolution de problèmes. Il n'est pas simplement un numéricien, qui a une capacité technique de transformation d'un modèle en code informatique ; il agit en amont et bâtit le modèle, à partir d'un dialogue avec les spécialistes, éventuellement l'implémente informatiquement, et l'exploite ensuite. Ce sont les phases d'élaboration et d'exploitation qui sont cruciales et porteuses de sens. C'est sur ces phases que j'ai essayé d'insister au long de ces trois années de travail et dans ce mémoire.

⁸ « Theoreticians often model purely in terms of manipulating mathematical equations, throwing in the occasional biological reference merely to gain practical respectability ; whilst biologists may develop vaguely plausible deterministic models which reflect mathematical hope rather than biological reality. »

Deuxième partie
Modèle de la transgression
forêt-savane

Comment décrire par un modèle simple l'extraordinaire complexité des processus qui se jouent là où la savane rencontre la forêt ? Tout s'en mêle. La géographie d'abord : l'altitude, le climat, la nature du sol. Les plantes, bien sûr : les herbes, les arbustes, les arbres, les lianes de combien d'espèces différentes. Les animaux, aussi : les mammifères ou les oiseaux mangent les fruits de la forêt et en transportent les graines, d'autres plus petits (vers, insectes) transforment le sol. Les hommes enfin : leur relation à la nature, produit de leur culture, détermine leur impact sur elle.

Heureusement, deux processus centraux sont communs à toutes les régions de transgression (chapitre 2) : la succession forestière (le processus d'installation d'espèces forestières en savane, avec le caractère déterminant des arbres pionniers) et les feux courants de savanes. Toutes les particularités des sites jouent sur les paramètres de ces processus et non sur leur structure même.

Comment modéliser un feu de savane ? Plus généralement, comment modéliser la propagation d'un incendie ? Beaucoup de modèles existent déjà (chapitre 3). Les deux processus déterminant la propagation d'un incendie (les capacités du combustible à s'enflammer et à brûler) définissent un modèle stochastique simple.

Pour la succession forestière, le point crucial est la dissémination des graines : c'est l'étape du processus qui permet à la forêt d'avancer. La modélisation de la dispersion des plantes (chapitre 4) fait intervenir une courbe de dispersion : la probabilité qu'une graine tombe (ou qu'une plantule pousse) à une distance donnée de l'arbre parent. Deux échelles de dispersion apparaissent : la dispersion proche (la plupart des plantules poussent au voisinage d'arbres établis) et la dispersion lointaine (événements rares mais déterminants).

Le modèle FORSAT réunit ces deux modules (succession et feu) et prend en compte quatre classes fonctionnelles de végétation (chapitre 5) : les herbes, les plantules de pionniers, les pionniers adultes et les espèces typiquement forestières. L'étude du comportement émergent du modèle montre une transition de phases entre savane et forêt avec comme paramètres de contrôles les facteurs environnementaux (facilité d'installation de la forêt) ou le facteur anthropique (fréquence des feux de savane).

L'étude de cette transition fournit un cadre pour interpréter les dynamiques passées et actuelles de l'interface (chapitre 6).

Chapitre 2

Problématique. Etat des connaissances

Il y a dans la répartition des savanes herbeuses et des forêts denses humides en Afrique et en Amérique tropicales des faits écologiquement aberrants, c'est-à-dire que certaines régions de savanes herbeuses règnent dans des conditions écologiques qui sont favorables à l'existence de forêts denses humides ou au moins de forêts sèches ou de savanes boisées. Si le déterminisme écologique est un mode de raisonnement scientifique valable, il y a là un ensemble de faits qui méritent d'être exposés et doivent être expliqués.

— Auguste Aubréville (Savanisation tropicale et glaciations quaternaires).

Ce chapitre, après une introduction sur les objectifs de ce travail de modélisation, propose une synthèse des connaissances actuelles sur la dynamique du contact entre forêts et savanes tropicales humides – aussi bien sur son histoire que sur les mécanismes principaux qui la régissent.

2.1 Un modèle, pour quoi faire ?

2.2 Problématique

2.2.1 Les questions en suspens

Avenard en 1969 [36] avait dressé le bilan des recherches concernant les contacts entre la forêt tropicale humide et la savane. En 34 ans, deux grandes questions ont été résolues. Les études paléoenvironnementales ont permis de reconstituer l'histoire de la végétation et de déterminer que les savanes humides sont principalement d'origine paléoclimatique. D'autre part, on connaît mieux l'impact des activités traditionnelles de l'homme sur l'environnement, notamment des feux de brousse, où l'on distingue les brûlis pour l'agriculture itinérante, qui n'entraînent pas la savanisation de la forêt, des feux courants de savanes. Et parmi ces feux de savanes, on fait bien la distinction entre leurs

effets dans les savanes humides et sèches. Dans les savanes humides, les feux de savane n'entraînent pas de conversion de la forêt en savane. Les autres sujets ont fait l'objet d'approfondissements et d'améliorations : l'étude des sols, le rôle de la macrofaune, la fonction des différentes espèces dans la succession forestière, etc. Néanmoins, bien des questions qu'Avenard posait semblent avoir été laissées en suspens. Il en est ainsi de l'origine des îlots forestiers qui parsèment la savane ou de certaines savanes incluses anthropisées. Surtout, l'entreprise de hiérarchisation des facteurs expliquant l'état actuel et la dynamique de la mosaïque est loin d'être achevée. Quel rôle exact jouent les facteurs intervenant dans la dynamique : sol, climat, hommes, espèces présentes ?

Pourquoi un modèle ? La mise au point d'un modèle de la dynamique du contact forêt-savane répond à un triple objectif, recouvrant ses fonctions descriptives, explicatives et prédictives (cf. paragraphe 1.1.2).

Dans un premier temps, il permet de trouver les mécanismes principaux de la dynamique du contact forêt-savane. Les modes de progression sont similaires dans les différentes zones de transgression [70] : il existe donc des processus clefs communs à ces différentes zones qui doivent expliquer l'essentiel de la dynamique, les particularités locales ne jouant qu'à la marge. Il s'agit donc de trouver le modèle minimal qui peut reproduire l'éventail des dynamiques observées en incorporant le minimum de processus, et ce le plus simplement possible. Ces processus clefs se déduisent de la synthèse des connaissances sur le problème acquises par l'expérience personnelle, les discussions avec des spécialistes et l'étude de la littérature. Ils sont ensuite validés par l'aptitude du modèle à reproduire les dynamiques possibles.

Un modèle est également un outil d'explorations. Avenard [36] souhaitait étudier les phénomènes de façon expérimentale. Seulement, il n'y a pas eu de généralisation des expériences, du fait sans doute des difficultés à les mettre en place et à les maintenir pendant un nombre d'années suffisant. Un modèle de la dynamique de la mosaïque permet de mener des « expériences numériques » : il est possible de faire varier les paramètres du modèles, de simuler l'évolution de plusieurs dizaines d'années en quelques minutes. Ainsi, on peut décrire précisément comment jouent les différents paramètres sur la dynamique de la zone de transgression. En particulier, il est possible d'expliquer les différences dans la dynamique qui apparaissent dans la même région au cours du temps (différences diachroniques) ou entre des régions différentes (différences synchroniques).

Enfin, un tel modèle peut être un outil de généralisation des connaissances. L'accès aux sites étant souvent malcommodes dans les régions tropicales, les mesures sont effectuées dans des endroits assez proches des rares axes de communication. Un modèle simple et pratique de la dynamique d'une zone de contact forêt savane peut être un bon outil pour généraliser à une écorégion les connaissances acquises en un endroit particulier. Ce dernier aspect du modèle nécessite néanmoins un travail important de paramétrage et le travail présenté se concentre sur les deux premiers aspects du modèle.

Pourquoi un nouveau modèle ? Bien qu'il n'existe pas de modèle spécifiquement dédié à la dynamique relative des forêts et des savanes tropicales humides, des modèles ont déjà été consacrés à la dynamique relative de deux écosystèmes. Trois types de modèles sont disponibles :

1. les simples analogies avec des systèmes dynamiques simples existant par ailleurs : percolation, etc. qui si elles étaient appliquées à un problème spécifique n'apporteraient rien de neuf.
2. les modèles spécifiquement dédiés à un problème similaire pour lesquels l'effort d'adaptation serait aussi important que celui de modélisation et ne serait pas satisfaisant du point de vue théorique.
3. les plates formes adaptables : comme elles ont une portée générale, il peut être difficile de les adapter en un modèle simple.

Enfin, construire un nouveau modèle, c'est-à-dire en déterminer les mécanismes et les coder numériquement, apparaît comme la solution la plus simple.

2.3 Paysages tropicaux : description et évolution.

Actuellement, la forêt tropicale humide progresse sur ses marges : c'est l'un des premiers résultats de l'écologie tropicale. Cette affirmation surprend, tant elle va à l'encontre de l'image commune d'une forêt fragile, en régression sous l'action de l'homme. L'objet de ce paragraphe est de résumer l'état des connaissances afin de mettre en lumière ce constat ainsi que la façon dont il faut le tempérer.

2.3.1 Savanes et forêts tropicales

La région tropicale, la zone intertropicale, les tropiques : ces termes désignent la région du monde située autour de l'équateur et soumise aux climats équatoriaux et tropicaux.

Mouvement de la Terre et circulation atmosphérique. L'atmosphère [77] reçoit de la chaleur du soleil, soit directement, soit par l'intermédiaire du sol et en perd par rayonnement. La différence entre chaleur reçue et perdue est le bilan radiatif. En moyenne annuelle, la chaleur reçue est plus intense dans la région de l'équateur et décroît vers les pôles : le bilan radiatif est positif jusqu'aux latitudes 35° Nord et Sud et négatif au-delà. Du point de vue atmosphérique, il y a, de ce fait, deux sources froides aux pôles et une source chaude dans la zone intertropicale. La circulation atmosphérique est donc organisée de façon symétrique dans les deux hémisphères : dans chacun d'entre eux, la circulation part des pôles vers les tropiques avant de repartir vers les pôles. L'axe de symétrie de la circulation atmosphérique, situé dans la zone intertropicale, est nommé Equateur Météorologique (EM). C'est un couloir zonal (latitudinal) de basses pressions, encadré des grandes formations anticycloniques (anticyclones des Açores et de Sainte-Hélène dans l'Atlantique Nord et Sud, par exemple).

Dans les deux hémisphères, la force de Coriolis a un sens différent, amenant les anticyclones à tourner en sens inverse. De part et d'autre de l'EM, les courants convergent donc et donnent naissance à des vents d'Est : les alizés.

L'EM ne reste pas fixe au cours de l'année. En effet, l'axe de révolution de la Terre n'est pas perpendiculaire au plan de l'écliptique (le plan dans lequel se meut la Terre dans sa course autour du Soleil) : l'angle sous lequel le Soleil est vu depuis la Terre évolue au cours de l'année ; c'est le mouvement zénithal. Les variations saisonnières de flux de chaleur sont faibles sous les tropiques (où le Soleil est toujours haut dans le ciel) mais très fortes au niveau des pôles (la durée du jour varie de 0 h à 24 h). Ces changements importants au niveau des réservoirs froids modifient considérablement la circulation atmosphérique dans chaque hémisphère et induisent un déplacement de l'axe de symétrie (l'EM), qui suit le mouvement zénithal du soleil (voir figure 2.1).

Sur les continents, le déplacement du maximum d'échauffement au cours de l'année peut en outre affecter le champ de pression et créer des dépressions thermiques dans les plus basses couches de l'atmosphère. Ces dépressions accentuent le déplacement de l'EM vers le Tropique. Les alizés peuvent alors traverser l'Equateur Géographique, subir le changement de sens de la force de Coriolis et se transformer en courants d'Ouest : la mousson. La circulation des plus hautes couches, elle, n'est pas affectée.

Il y a donc la partie haute de l'EM qui subit le changement de circulation atmosphérique dans chaque hémisphère induit par l'évolution des sources froides polaires : c'est l'EMV (EM Vertical, car sa structure est verticale). L'EMV se caractérise par une ceinture de hauts nuages de 300 à 500 kilomètres de large, provoquant au sol des précipitations abondantes et régulières. Dans les basses couches, la trace au sol de l'EM (que l'on trouve couramment appelé ITCZ, pour Intertropical Convergence Zone) subit, à cause des dépressions thermiques continentales, des deflexions plus importantes. La surface de raccordement entre les deux parties est inclinée dans les moyennes couches (EMI) : cette surface correspond au FIT (Front InterTropical de convergence). Dans cette zone, les précipitations prennent la forme de pluies orageuses et aléatoires.

Climats des Tropiques. L'oscillation de l'EM détermine les caractéristiques du climat de la région intertropicale : alternance d'une saison des pluies lorsqu'il passe, et d'une saison sèche lorsque il se retire et laisse place aux hautes pressions (figure 2.2).

La définition du caractère sec ou humide de la saison est délicat à définir [76]. La façon la plus simple est de considérer le rapport P/T entre le montant des précipitations mensuelles et la température moyenne mensuelle : le mois est sec si $P/T < 2$ et humide sinon (figure 2.3). Une description plus fine mais plus difficile fait intervenir la comparaison entre l'évapotranspiration de la végétation (flux de vapeur d'eau de la végétation vers l'atmosphère) et le flux d'eau vers la végétation à travers les précipitations et les réserves d'eau du sol.

La durée et l'importance de la saison sèche dépendent de l'éloignement à l'Equateur et des conditions locales particulières. Deux types de climat en résultent [77].

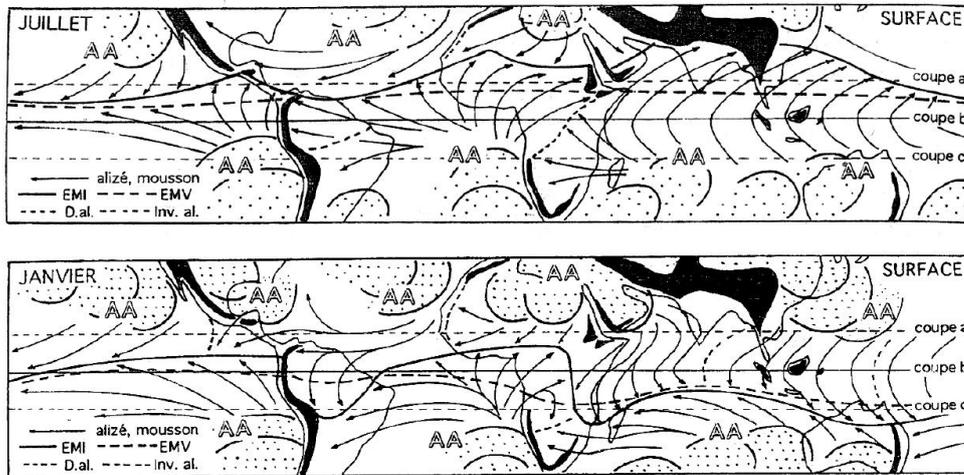


FIG. 2.1 – Positions extrêmes de l'Equateur Météorologique Vertical (EMV) et de la trace au sol de l'Equateur Météorologique Incliné (EMI) en janvier et en juillet. Les flèches représentent les vents dominants alizés et mousson. AA : position des formations anticycloniques océaniques encadrant l'EM. D'après Leroux [77].

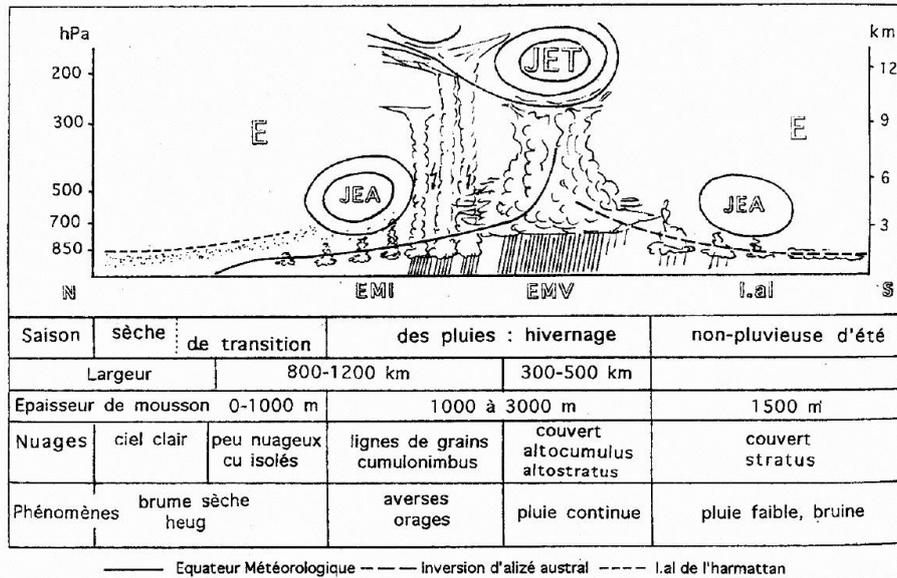


FIG. 2.2 – Coupe transversale de l'atmosphère au niveau de l'Equateur Météorologique et type de temps au sol. D'après Leroux [77].

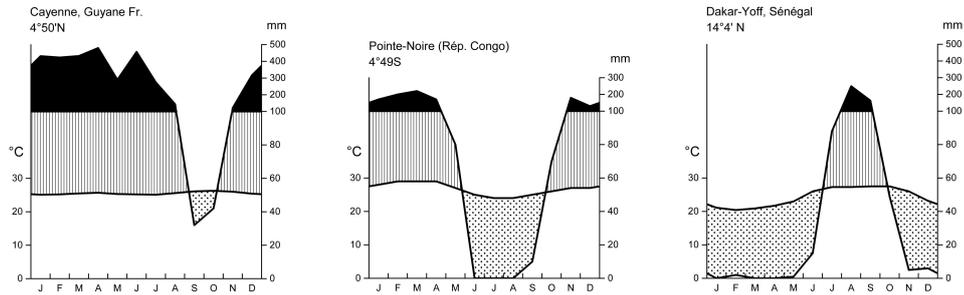


FIG. 2.3 – Diagrammes ombrothermiques correspondant : a) au climat équatorial b) au climat tropical humide c) au climat tropical sec. Les points correspondent aux mois secs (courbes de précipitations sous la courbe des températures, c'est-à-dire un rapport $P/T < 2$), les hachures verticales aux mois humides et les zones noires (échelle différente des précipitations) aux mois perhumides (plus de 100 mm de précipitation mensuelle). Les données sont tirées de [44].

Le climat équatorial se caractérise par une certaine uniformité des conditions climatiques au cours de l'année : basses pressions, peu de contraste thermique et précipitations toujours abondantes (plus de 1500 mm par an, jusqu'à 9000 mm par an en Colombie ou 11000 mm au pied du Mont Cameroun). C'est le climat des zones où l'amplitude d'oscillation de l'EM est faible (Panama, Nouvelle-Guinée) et des régions où des mécanismes pluviogènes locaux, dûs à la topographie ou au couvert végétal (Amazonie, Bassin du Zaïre) compensent au moins en partie ces oscillations. Dans ces régions, il n'y a pas à proprement parler de saison sèche mais une ou deux périodes de moindre pluviométrie par an (figure 2.3.a).

On parle de climat tropical humide lorsque les deux saisons sont clairement définies : une saison humide, d'une durée supérieure à trois mois (c'est l'hivernage) et une saison sèche, d'une durée supérieure à deux mois (figure 2.3.b). Lorsque la saison sèche est très longue, le climat est dit tropical sec (figure 2.3.c).

Climax. Le climax est « la formation optimum correspondant à un milieu déterminé » [34]. C'est la formation végétale qui s'installerait en un endroit particulier, sous des conditions particulières si on la laissait évoluer suffisamment longtemps ; c'est l'état d'équilibre de la végétation avec son milieu. La notion de climax est souvent critiquée. Elle conserve néanmoins sa pertinence tant qu'on garde à l'esprit l'influence du temps sur trois points. Le premier point est qu'il s'agit d'un état d'équilibre dynamique : les plantes poussent et meurent, sont remplacées par d'autres, etc. Mais de manière globale la formation végétale peut être définie. Le second est que le climax est l'état vers lequel tend le système et non l'état dans lequel on peut l'observer en un instant donné. Ce qu'on observe ne peut être qu'une étape dans le développement de la formation d'équilibre. Le troisième point est que le climax peut ne pas être atteint parce que le temps de développement de cette formation peut être plus long

que le temps caractéristique de changement des conditions environnementales et donc de la nature de ce climax.

En retenant ces réserves à l'esprit, on peut décrire la végétation climacique des régions tropicales, en fonction des deux grandeurs climatiques principales : le montant des précipitations annuelles et la durée de la saison sèche. La combinaison de ces deux facteurs détermine le type de végétation : forêt ou savane (figure 2.4).

Forêts humides. La forêt est un écosystème dominé par des arbres hauts dont les couronnes sont jointives et dont la strate herbacée est absente ou faible.

Les forêts tropicales humides sont généralement denses⁹, nécessitent un climat très humide (précipitations annuelles importantes et/ou courte saison sèche) et sont caractérisées par un microclimat intérieur : l'humidité et la température sont régulées (80 – 100% d'humidité, 24 – 28°C). Deux grandes classes de forêts humides se distinguent. Les forêts tropicales sempervirentes (toujours vertes : les arbres renouvellent leurs feuilles au fur et à mesure sans défeuillaison complète) sont situées dans une bande autour de l'équateur où les précipitations sont les plus importantes : dans le bassin de l'Amazone, dans celui du Congo, en Indonésie, etc. Ces forêts sont caractérisées par une très grande diversité biologique associée à un taux d'endémisme élevé.

Les climats un peu moins humides (saison sèche plus longue ou moins de précipitations) voient l'installation de forêts tropicales humides semi-décidues (ou semi-caducifoliées : dont une partie des espèces ligneuses (arbres) perdent leurs feuilles au cours de la saison sèche). Les arbres de ces forêts sont moins diversifiés et ont une aire de répartition plus vaste.

Bien qu'elles ne soient pas concernées par cette étude, il faut mentionner les forêts claires qui s'installent sous un climat tropical plus aride. Ces forêts sont très différentes des forêts humides aussi bien du point de vue physiologique que du point de vue des relations avec les savanes périforestières.

| | Amérique du Sud | Afrique | Sud-Est Asiatique | Total |
|-------------------------|--------------------|---------|----------------------|-------|
| Forêt | 612 | 185 | 245 | 1042 |
| Mosaïque forêt-savane | 91 | 13 | 20 | 124 |
| Savane | 271 | 97 | 60 | 428 |
| Formations anthropisées | 181 | 42 | 120 | 343 |
| Total | 1155 | 337 | 445 | 1937 |
| % Forêt | 57% | 57% | 61% | 58 % |

TAB. 2.1 – Surfaces occupées (en 10⁶ ha) en 1997 par différents types d'écosystèmes dans la région tropicale humide, d'après Achard et coll. [28]. La ligne % Forêt prend en compte la part de forêt de la classe Mosaïque.

⁹Il faut néanmoins mentionner l'existence de forêts clairsemées et de forêts marécageuses dans des conditions particulières.

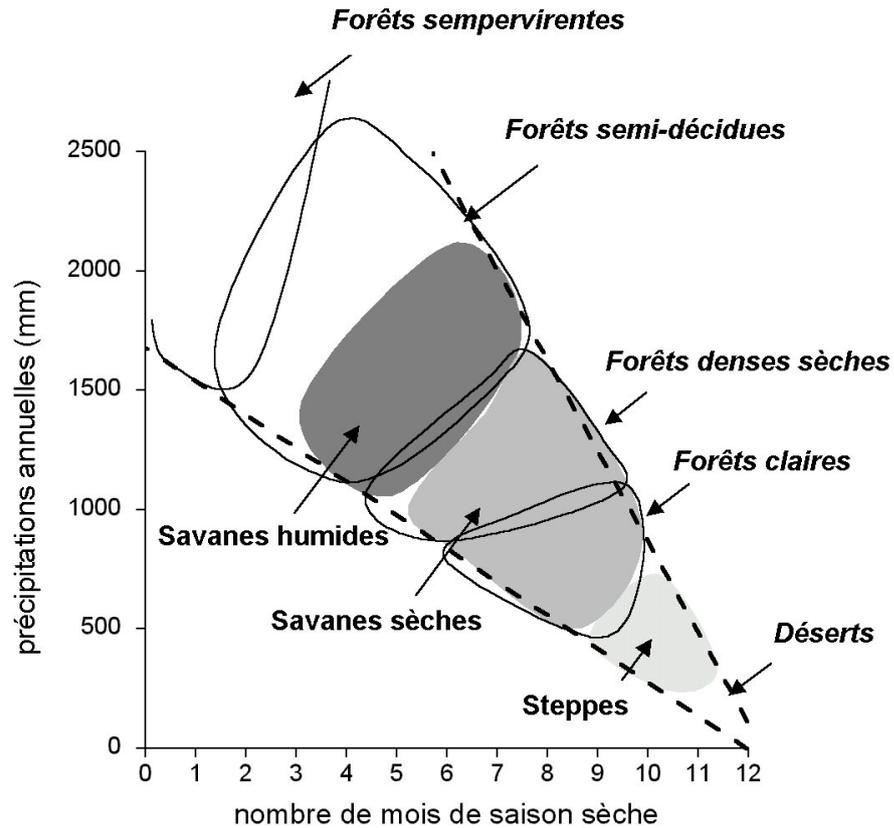


FIG. 2.4 – Relation grossière entre végétation et les deux principaux déterminants climatiques tropicaux : le montant des précipitations et la longueur de la saison sèche. Les deux lignes pointillées représentent les possibilités climatiques. Les zones blanches représentent les différentes formations forestières des conditions les plus humides vers les plus sèches. Les domaines de savane recouvrent les domaines de forêt. pour expliquer les chevauchements il faut considérer des facteurs non pris en compte ici : soit un paramètre du système (nature du sol, actions anthropiques) soit simplement le temps. D'après Lüttge [80]

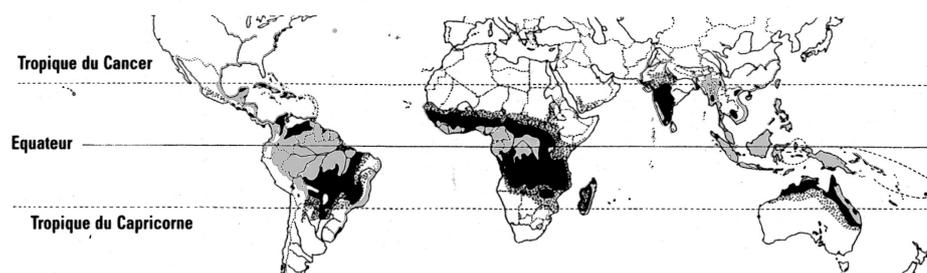


FIG. 2.5 – Répartition des grands types de végétation tropicale. En gris : forêts tropicales humides. En noir : savanes humides et savanes arborées. Points : savanes sèches. D'après Riou [95] et Simon [105].

Savanes. La savane est quant à elle une formation végétale formée d'un tapis herbacé continu (composé principalement de hautes graminées pérennes) et d'une strate arbustive. Selon l'importance de cette dernière on distingue : les savanes arborées, où les arbres et arbustes forment un couvert clair ; les savanes arbustives, parsemées d'arbustes ; les savanes herbeuses. Ces formations se trouvent dans les zones tropicales non propices à la forêt, soit que l'humidité y est insuffisante (trop faible pluviométrie, trop longue saison sèche) et on parle alors de savanes climatiques, soit que le sol ne puisse pas accueillir de forêt (marécages, cuirasses ferrugineuses et roches) : ce sont les savanes saxicoles ou édaphiques.

Savanes humides. Très tôt, des études ont montré que beaucoup de savanes périforestières n'étaient ni climatiques ni saxicoles, mais semblaient persister dans des conditions suffisantes pour l'installation de la forêt [29, 34]. Ces savanes sont parcourues par de nombreuses forêts galeries et îlots forestiers. On trouve des savanes de ce type un peu partout sous les tropiques : les savanes guinéennes en Afrique de l'Ouest, les campos cerrados ou Llanos en Amérique Latine, en Asie (Vietnam) [29]. On a beaucoup discuté sur l'origine de ces savanes, en particulier si elles étaient l'héritage d'une phase plus sèche dans le passé [35] ou si elles avaient été créées par l'homme à partir de la forêt [47, 93].

La zone de transition entre ces deux formations met en présence la forêt humide et les savanes herbeuses ou arbustives qualifiées de périforestières. Elle prend l'aspect d'une mosaïque forêt-savane, avec des savanes incluses dans la zone de forêt et des tâches de forêt au milieu de la savane. Cet aspect de mosaïque, d'imbrication d'un domaine dans l'autre, se retrouve à diverses échelles (voir les planches 1 à 3). Selon une étude récente [28], la surface occupée par les savanes humides représente 40% de la surface occupée par les forêts humides. C'est considérable si on considère cette surface comme un potentiel de conquête pour la forêt.

2.3.2 Influence des facteurs anthropiques

La zone de contact entre la forêt et la savane n'est pas uniformément peuplée. On y trouve des villes importantes, qui attirent de plus en plus de gens. D'autres endroits, parsemés de villages, où les activités traditionnelles sont en général maintenues, subissent l'exode rural.

Cultures. Le sol tropical est peu fertile [80]. Le système agricole traditionnel [54] en savane comme en forêt est celui de l'agriculture itinérante (*shifting-field cultivation*) reposant généralement sur une alternance d'une courte période de cultures (2/4 ans) et d'une longue période de jachère (10/15 ans). Le cycle commence par une libération de l'espace par l'abattage des arbres (à la machette ou à la tronçonneuse). Le bois coupé est ensuite brûlé, les cendres servant d'engrais. Les grands arbres émergents sont généralement préservés. Le rendement diminue très vite, à mesure que le sol, peu fertile, s'épuise. Le champ est alors abandonné (au bout de 3 ou 4 années) et la végétation naturelle envahit petit à petit la zone, avant d'être de nouveau défrichée. Cette forme d'exploitation paraît tout à fait adaptée à la forêt tropicale humide [54], même si le cortège floristique de la forêt pendant la période de jachère (forêt secondaire) est plus pauvre que celui de la forêt originelle (forêt primaire).

Feux courants de savane. Le feu est un phénomène caractéristique des savanes [99], pas forcément anthropogène : même dans les régions non peuplées, la foudre ou la fermentation d'herbes dans les savanes denses [84] peuvent provoquer une mise à feu naturelle. Néanmoins, la plupart des feux sont provoqués par l'homme. Si certains sont accidentels (un mégot de cigarette, etc.), la mise à feu de la savane est également une activité traditionnelle des populations locales. Les objectifs sont multiples [99] : pour assainir les environs des maisons (ce sont alors de petits feux contrôlés, allumés en début de saison sèche et le soir, qui permettent également d'éviter que les feux de plus grande ampleur n'arrivent près des habitations) ; « débroussailler » la savane sur une grande échelle et en faciliter l'accès ; rabattre le gibier vers les chasseurs ; faire paître de jeunes pousses par les troupeaux. Le feu obéit également à des facteurs moins objectifs : par habitude, par pyromanie ou tout simplement par le besoin d'avoir une vue dégagée. De toute façon, le feu n'a jamais pour objectif d'avoir un impact direct sur la forêt ou sur la progression de la forêt : la mise à feu obéit à des préoccupations beaucoup plus immédiates, liées à la savane elle-même.

Expériences de contrôle de feu. Le tableau 2.2 résume les endroits des quelques expériences menées pour mesurer l'influence du feu sur la dynamique de conquête des zones de savane par les espèces de forêt. Il s'agit de comparer l'évolution de parcelles de forêt préalablement défrichées préservées totalement du feu et d'autres soumises à différents régimes de feux (en général, différentes époques de mise à feu pour comparer les effets des feux précoces et tardifs ou différentes fréquences de mise à feu).

Les résultats des différentes études sont assez comparables :

| Site | Années | Types de parcelles | Références |
|----------------------------|----------------|--------------------|------------|
| Kokondékro (Côte d'Ivoire) | 1937–1961 | P.I. ; F.P. ; F.T. | [29] |
| Olokomeji (Nigeria) | 1929–1957 | P.I. ; F.P. ; F.T. | [99] |
| Ndola (Zambie) | 1933–1956 | P.I., F.P., F.T. | [110] |
| Red Volta (Ghana) | 1949–1960–1977 | P.I. ; F.P. ; F.T. | [41] |
| Kpong (Ghana) | 1949–1960–1977 | P.I. ; F.P. ; F.T. | [106] |
| Recor–JBB (Brésil) | 1972–1993 | P.I. ; F.1/2 | [85] |

TAB. 2.2 – Synthèse des différents emplacements d'expériences de mise en défens de savane. Les différents types de parcelles sont : P.I. : protection intégrale contre les feux. F.P. : mise à feu chaque année en début de saison sèche (feux précoces). F.T. mise à feu chaque année en fin de saison sèche (feux tardifs). F.1/2 : feux un an sur deux.

1. La densité d'arbres et la surface terrière décroissent avec l'intensification de la perturbation.
2. A l'inverse, le couvert herbacé augmente avec l'intensification de la perturbation : il brûle plus, mais se reconstitue mieux du fait de la quantité de lumière plus importante.
3. Les sols ne semblent pas affectés significativement par la protection contre les feux (aussi bien dans leur composition que dans leur caractéristique chimique).

Expérience de dégradation de la forêt humide. En 1960-1962, une expérience a été menée en Côte d'Ivoire [29] consistant à tenter la création d'une savane incluse en forêt. 2000 m^2 de forêt ont d'abord été coupés et brûlés après que les souches furent déracinées. Malgré l'importation massive de graines d'herbes de savane et une lutte intensive contre les espèces forestières, la parcelle ressemblait finalement plus à une brousse forestière qu'à une savane incluse. Cette expérience vient confirmer la thèse selon laquelle une création de savane par accident à partir d'une forêt dense est quasi-impossible et un tel phénomène ne peut en tout cas pas expliquer le grand nombre de savanes incluses.

Cette expérience a d'ailleurs été confirmée par la transformation des forêts ivoiriennes suite à la déforestation causée par la pression agricole, non en savanes mais en brousses forestières bloquantes, c'est-à-dire empêchant la régénération de la forêt dans sa structure originelle.

Activités modernes. Les activités modernes ont induit un changement d'échelle sensible : de l'utilisation locale des ressources on est passé à une utilisation d'ampleur nationale voire mondiale. Parmi ces activités, il faut citer :

- l'exploitation forestière ;
- les plantations et la culture de rente ;
- la conversion des grandes zones de forêts en systèmes agricoles (front pionniers) ;

– les infrastructures qui perturbent l'écosystème (routes, voies ferrées, pipelines)

D'autre part, l'urbanisation croissante pose d'une part la question du devenir des forêts proches des villes, mais également (et peut-être surtout) celle de l'organisation des flux entre la ville et les zones rurales (charbon de bois, viande de brousse, etc.). Si les perturbations induites par les activités modernes sont loin d'être négligeables, elles sont néanmoins généralement localisées.

2.3.3 Bilan dynamique : évolution des limites forêt-savane dans le passé récent

Les activités humaines sont donc peu favorables à la conservation de la forêt, qui est perçue comme une ressource et non un écosystème à préserver. A ce titre, les savanes humides ont d'abord été perçues comme créées par l'homme à partir de la forêt [34]. Des études de reconstruction de l'histoire passée et d'observation de la dynamique actuelle sont venues renverser cette perception.

Climat actuel et passé. Le climat actuel détermine le point d'attraction de l'écosystème (vers quelle type de formation il tend) tandis que le climat passé détermine d'où il vient (les conditions initiales en quelque sorte). Si une phase sèche succède à une phase humide, la forêt n'est plus en équilibre avec le milieu et évolue vers des formations plus claires ou vers une savane. A contrario, si une phase humide propice à la forêt succède à une phase sèche, une savane est progressivement afforestée.

Reconstitution du climat et de la végétation passés. L'analyse des sédiments accumulés au cours des millénaires, extraits sous forme de carottes, permet de reconstituer l'histoire des climats et de la végétation. Des indicateurs de nature très différentes sont utilisés. Les macro-restes végétaux (charbons, graines, feuilles, racines) permettent de dater (en utilisant l'isotope ^{14}C du carbone) certains points de la carotte. D'autres éléments végétaux (dont la forme est caractéristique de l'espèce, du genre ou de la famille du végétal qui le produit) résistent au temps : les enveloppes des pollens ou des spores, les phytolithes (précipités siliceux situés dans et entre les cellules des plantes). Les abondances relatives permettent de reconstituer la végétation environnante.

Les isotopes du carbone sont également utilisés. L'isotope ^{14}C est bien connu : il a une demi-vie de 5730 ± 30 ans (le temps qu'il faut pour que la moitié des atomes de ^{14}C disparaisse). En mesurant la densité résiduelle de ^{14}C , on peut dater un échantillon. On parle d'âge ^{14}C si on utilise comme base de comparaison la concentration actuelle de l'isotope ^{14}C et qu'on utilise une demi-vie de 5768 ans (valeur utilisée lors des premières mesures). On parle d'âge calendaire (cal.), ou d'âge réel, si on prend en compte la bonne valeur de la demi-vie et les fluctuations de la concentration de ^{14}C dans l'atmosphère dans le passé. On utilise aussi l'isotope ^{13}C du carbone (isotope stable mais beaucoup moins abondant que l'isotope majoritaire ^{12}C). Les plantes assimilent mal cet isotope lors de la photosynthèse, ce qui se traduit par une abondance moindre dans

| Marqueur | Usage |
|------------------------|--|
| Isotope ^{14}C | Datation |
| Isotope ^{13}C | Plantes en C3 ou C4 Caractère ouvert ou fermé du paysage |
| Enveloppes des pollens | Végétation environnante. En particulier : Abondance : quantité de graminées et de ligneux Possibilité de détermination de familles ou espèces de ligneux |
| Phytolithes | Détermination des sous-familles de graminées |
| Diatomées | Caractéristiques physiques d'un lac |

TAB. 2.3 – Exemples de marqueurs recherchés dans les carottes de sédiments avec les caractéristiques qu'ils permettent de déterminer.

les végétaux que dans l'air ambiant. Selon le cycle de photosynthèse, certaines plantes (dites en C3) fixent encore moins bien le ^{13}C que d'autres (dites en C4). En milieu tropical, les plantes de savane sont généralement en C4 et les plantes de forêt sont en C3 : l'étude de l'abondance relative dans les sédiments organiques permet donc de déterminer le caractère ouvert ou fermé du paysage dans le passé.

Concernant l'évolution locale du climat, l'enveloppe siliceuse des diatomées (algues unicellulaires) permet de remonter aux composantes d'un milieu dont elles sont caractéristiques (température, pH, salinité, niveau des lacs, etc...).

Chaque marqueur fournit une information partielle et ce n'est que la confrontation des résultats de différents marqueurs sur un même site et la comparaison entre différents sites qui peut permettre de donner une interprétation des courbes.

Évolution des lisières lors du passé géologique récent. La comparaison des résultats issus de différents prélèvements permet de se faire une idée sur l'histoire de la végétation et du climat pendant l'Holocène, c'est-à-dire depuis 10000 ans BP (Before Present, Present étant l'année 1950), en Afrique et en Amérique du Sud. La principale information est que les modifications de la répartition des zones de végétations sous les tropiques durant cette période sont essentiellement d'origine climatique : les changements de climat et de végétation apparaissent en effet clairement corrélés [102].

Au début de l'Holocène, la forêt occupe une surface importante en Afrique comme en Amérique du Sud. Dans le Sud Est et le Nord de l'Amazonie, une phase sèche a provoqué un recul de la forêt au profit de la savane entre 7500 et 4500 ans BP [103]. En Afrique Centrale [111], on note les traces d'une période sèche 4200 et 1300 BP, associée soit à une dégradation de la forêt, dont on ne peut déterminer la nature exacte, soit à un recul des limites forêt-savane vers l'équateur, avec une reforestation récente de certaines zones (< 900 ans BP) malgré l'anthropisation croissante.

Tendance actuelle à la reprise forestière. Les conditions climatiques actuelles sont favorables à l'afforestation des savanes en marge du massif forestier humide. Les études de l'évolution actuelle et récente (sur des périodes de

l'ordre de quelques dizaines d'années) attestent cette tendance malgré l'action de l'homme. Différents moyens sont utilisés.

Le signal $\delta^{13}\text{C}$ permet, par comparaison de différents sites sur un transect perpendiculaire à l'écotone, de déterminer qualitativement l'évolution de la lisière (avance ou recul) mais aussi quantitativement (évaluation de la vitesse de progression) [90, 101]. Une autre méthode consiste à comparer des photos aériennes ou des images satellites de la même zone prises à différents moments [97, 116]. Ces études convergent vers une estimation des vitesses de reconquête de l'ordre de quelques dizaines de mètres par siècle.

2.4 Le processus de conquête

Le premier mécanisme essentiel de la dynamique du contact forêt-savane est celui qui permet l'expansion du domaine forestier : l'installation d'arbres de forêt en savane (planche 4).

2.4.1 Espèces pionnières de forêt en savane

Espèces pionnières. La principale différence entre un paysage de savane et un paysage de forêt réside dans le caractère plus ou moins ouvert ou fermé et donc dans la quantité de lumière disponible au sol. Le flux de lumière est en effet déterminant pour la photosynthèse, c'est-à-dire le processus de production de matière végétale. Les espèces de savane (ligneuses et herbacées) sont héliophiles : il s'agit d'espèces qui ont besoin dès leur stade juvénile de l'importante quantité de lumière disponible en savane pour se développer [80]. Le besoin en lumière des espèces de forêt est beaucoup plus variable [80] : certaines espèces sont héliophiles et s'installent essentiellement dans les trouées en forêt qui résultent de la chute d'un gros ou de plusieurs arbres (chablis) ; d'autres sont sciaphiles (elles peuvent germer et persister longtemps à l'ombre en attendant une possibilité d'atteindre la canopée) ; et il existe bien sûr tout une gamme d'espèces plus ou moins héliophiles. Du fait de cette caractéristique, ces espèces ont une fonction dans la dynamique de la forêt [89]. Lorsque survient une perturbation dans une forêt (chute d'un arbre), les héliophiles colonisent les trouées, croissent vite et leur couronne se développant, comblent le trou. Ce sont alors les espèces plus sciaphiles qui peuvent s'installer. Au bout de quelques dizaines d'années, les héliophiles meurent (leur durée de vie est en général faible et ils peuvent également être surcimés par des espèces qui se sont installées plus tard). La forêt retrouve alors lentement sa structure d'avant la perturbation. Dans le contexte de l'évolution de la lisière forêt-savane, certaines espèces héliophiles de forêt ont la capacité de s'installer en savane : ce sont les espèces pionnières de la forêt. Selon les régions, ce sont différentes espèces qui assurent cette fonction (voir table 2.4).

Installation d'espèces pionnières. Les graines des espèces de conquête sont généralement produites en grande quantité et dispersées soit par le vent, soit par les oiseaux, ce qui leur assure une dissémination à longue portée [70]. Les

| Lieu | Pionniers | Références |
|--------------------------|--|------------|
| Est-Cameroun | <i>Albizzia sp.</i> | [65, 116] |
| Gabon/Congo | <i>Aucoumea klaineana</i> | [52] |
| Bélize | <i>Swietenia macrophylla</i> , <i>Xylo-</i> <i>pia frutescens</i> | [72] |
| NO Argentine | <i>Alnus acuminata</i> | [63] |
| Ghats occidentaux (Inde) | <i>Aporosa lindleyana</i> | [92] |

TAB. 2.4 – Quelques exemples d’espèces ligneuses pionnières (arbres de forêt ayant la capacité de s’installer en savanes).

graines sont donc réparties sur une grande partie de la savane périforestière avec des densités plus importantes près des arbres. En effet les graines anémochores tombent préférentiellement au pied de l’arbre qui les produit et sont également facilement arrêtées par le feuillage des arbres et tombent à leur pied. Concernant les graines zoochores, les arbres établis constituent des perchoirs pour les oiseaux ou attirent les animaux qui déposent préférentiellement les graines dans le voisinage [45].

La probabilité de germination d’une graine dépend des conditions climatiques (humidité, insolation) et d’un facteur pédologique. Il existe en effet des zones propices à l’installation d’espèces de forêt, comme les termitières (fossiles ou actuelles) avec leur terre remaniée, humide et enrichie [74, 116]. D’autre part, il y a également des zones défavorables (par exemple les affleurements de roche). La germination dépend enfin de la luminosité au sol et donc de la densité des strates arbustives et herbacées.

Croissance et organisation. Les espèces héliophiles sont à croissance rapide. Elles dépassent rapidement le tapis graminéen (qui peut aller jusqu’à 2 mètres de hauteur). Puis l’arbre prend de l’envergure : le feuillage se développe en couronne et se densifie. L’ombre portée au sol y diminue la luminosité. Le tapis herbacé, très héliophile, diminue alors de hauteur jusqu’à disparaître totalement.

Les arbres ne sont en général pas isolés en savane périforestière : ils forment des bosquets. Cette organisation est essentiellement due à la présence de zones attractives et à la dissémination préférentielle près des arbres déjà présents.

2.4.2 Du bosquet à la forêt

Installation d’espèces sciaphiles. Un bosquet d’arbres héliophiles attire les animaux : les oiseaux y font halte, les petits mammifères viennent le visiter. Ils y apportent, dans leurs déjections ou pour les enfouir, les graines d’espèces héliophiles de la forêt. L’ombre portée au sol par les couronnes permet la germination de ces graines, puis la croissance des plantes. La diminution de la strate herbacée limite également la compétition herbe-arbre pour les ressources du sol.

Disparition des espèces héliophiles. Comme dans la régénération à l’intérieur de la forêt, trois facteurs expliquent la supplantation des espèces de

conquête par les espèces sciaphiles : le dépérissement naturel (les espèces héliophiles ont une durée de vie courte, de quelques dizaines d'années généralement), l'absence de régénération, puisque l'ombre portée par les espèces héliophiles empêche le recrutement de nouvelles pousses, et le dépérissement dû à la compétition pour la lumière avec les espèces de succession secondaires (sciaphiles dans leur stade juvénile et héliophiles à l'âge adulte).

2.4.3 Dynamique à la lisière forêt-savane

Structure de la lisière. Selon une coupe transversale d'une centaine de mètres à la frontière entre la forêt et la savane, il apparaît que la transition se fait par étapes (figure 2.6). La première séquence de végétation à partir de la forêt (zone 1), est peuplée d'arbustes et de petits arbres essentiellement héliophiles, culminant à environ 20 mètres (zone 2). La luminosité forte permet également la croissance de lianes qui s'enchevêtrent et rendent la zone quasi impénétrable. En avant de cette zone de lisière, on trouve une bande de plantes herbacées de forêt (de la famille de Marantaceae et Zingiberaceae) et de fougères d'une hauteur de 1,5 mètres à 3 mètres (zones 3 et 4).

Les phases de succession détaillées précédemment se retrouvent en lisière de forêt : des espèces héliophiles germent puis poussent en avant du front de forêt, où la luminosité est suffisante. Lorsqu'elles ont développé une couronne suffisamment large et dense, l'ombre portée permet la germination des graines d'espèces sciaphiles à dissémination zoochore (par les animaux) mais également barochore (la graine tombe au pied de l'arbre et roule au maximum sur quelques mètres). Ces espèces finissent par supplanter les arbres héliophiles. On a ainsi progression du front de forêt sur la savane.

2.5 Le processus de feu

Le feu est, on l'a vu, caractéristique des savanes : sans être allumé à dessein, c'est la principale perturbation anthropique, le principal frein à l'afforestation (planche 5).

2.5.1 La propagation du feu dans la savane

La principale matière inflammable de la savane est le couvert herbacé (zone 5 de la figure 2.6). Son degré d'humidité conditionne la possibilité de propagation de feu.

Dans la savane, ce couvert est essentiellement composé de graminées (Poaceae) et s'assèche au cours de la saison sèche. Ainsi, un feu est vite arrêté en début de saison sèche, lorsque l'herbe est encore humide, mais prend une ampleur considérable, pouvant parcourir des centaines d'hectares en fin de saison sèche. A la lisière, on trouve des plantes très humides qui ne sont sensibles au feu qu'à l'occasion de longues saisons sèches : fougères, Zingiberaceae et Marantaceae (zones 2 et 3, figure 2.6). Ainsi, elles s'enflamment plus difficilement et constituent une zone pare-feu entre savane et forêt.

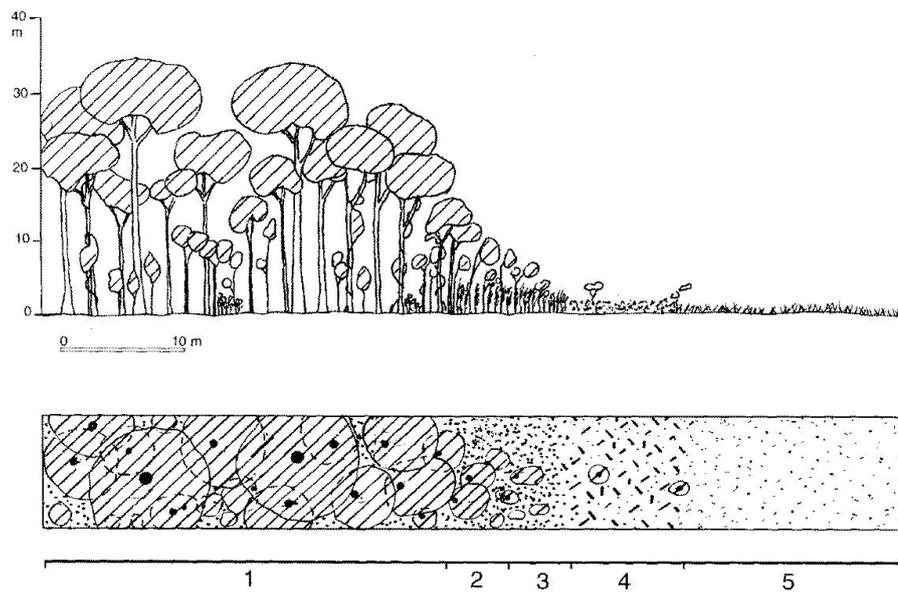


FIG. 2.6 – Lisière, exemple au Cameroun. Haut : Coupe transversale de la lisière. Bas : Recouvrement du sol par les couronnes. 1. Zone de forêt jeune, occupée par des pionniers adultes, recouvrement > 100%. 2. Jeunes pionniers, peu de couvert herbacé. 3. Fourré occupé par des herbes héliophiles de forêt (Marantaceae, Zingiberaceae, fougères) et quelques pousses de pionniers. 4. Fourré à *Chromolaena Odorata*, herbe envahissante commune dans les savanes d’Afrique centrale. 5. Savane. D’après Youta Happi [116].

Dans les bosquets de savane ou dans la forêt, le couvert herbacé diminue à mesure que la végétation se densifie. La quantité de matière inflammable étant réduite, les feux y sont de moindre importance. Ainsi le feu ne peut pas pénétrer très loin dans la forêt.

2.5.2 L'effet sur les arbres

Si c'est le couvert herbacé qui permet la propagation du feu, c'est son effet sur les plantes ligneuses qui est intéressant dans l'étude de la dynamique du contact forêt-savane parce qu'il affecte le processus de colonisation de la savane par la forêt.

Quand le feu atteint un arbre, il a deux moyens de le tuer : en le brûlant totalement jusqu'au feuillage ou en chauffant suffisamment la base du tronc pour détruire le réseau d'approvisionnement de la partie supérieure. Deux caractéristiques de l'arbre influent donc très fortement sur sa capacité de survie au feu : sa taille et l'épaisseur de son écorce, à quoi il faut rajouter deux paramètres extérieurs : la violence du feu (la puissance dégagée) et la hauteur du couvert herbacé.

Arbres de savane. Les arbres de savane sont adaptés à leur environnement [69]. Ils sont très héliophiles, pas très hauts mais développent très vite une écorce épaisse qui protège l'intérieur du tronc. Lorsque le feu les atteint, les feuilles sont généralement brûlées, l'écorce est complètement noircie en surface, mais l'arbre étant toujours vivant, ses feuilles repoussent à la saison humide suivante.

Arbres pionniers en savane. Les arbres d'espèces de forêt qui colonisent la savane ne développent pas d'écorce épaisse aussi précocement que les arbres de savane et sont donc très sensibles au feu [69]. Ainsi, les plantules et petits arbres installés en savane qui ne sont pas plus hauts que le couvert herbacé brûlent complètement lorsqu'ils sont atteints par le feu. Les feux courants détruisent la partie aérienne de la plante mais la partie souterraine peut survivre et le système racinaire continuer de se développer. Des rejets à partir des racines apparaissent ainsi à la saison humide. Finalement, la plante s'organise en un bouquet de tiges vivantes ou brûlées et les tiges extérieures constituent une sorte de bouclier pour les tiges centrales [116].

Lorsque l'arbre pionnier surcime le couvert herbacé, son feuillage se trouve à l'abri des flammes [58, 83]. Il n'est alors vulnérable que parce que son écorce est encore mince. Au fur et à mesure qu'il grandit, son écorce s'épaissit. Dans le même temps, le couvert herbacé diminue avec la densification de la couronne : le feu est donc moins intense lorsqu'il atteint l'arbre. Les deux phénomènes se combinent pour que la possibilité de survie au feu d'un arbre augmente rapidement avec son stade de développement [83].

Les lisières. Comme on l'a vu, le peuplement à fougères, Zingiberaceae et Marantaceae (ainsi que la plante introduite en Afrique *Chromolaena odorata*) fait office de pare-feu lorsque la saison sèche n'est pas trop longue (typiquement

inférieure à 5 mois). De plus, derrière, la zone de lisière présente un couvert herbeux très bas : la lisière a donc un réel effet protecteur. Néanmoins, à la fin des saisons sèches importantes, le sol de la forêt peut être couvert de feuilles mortes sèches susceptibles de brûler et d'amener le feu dans la forêt.

2.6 Conclusion

Les phénomènes décrits dans ce chapitre interviennent sur des échelles imbriquées. A l'échelle globale, le climat détermine le potentiel d'afforestation de chaque zone (saison sèche suffisamment courte et montant des précipitation suffisant). Le temps selon lequel il fluctue se compte en siècles. C'est à cette même échelle que se dessine la répartition des grands massifs équatoriaux et des savanes humides périforestières. Ce potentiel est modulé à l'échelle du paysage par les conditions locales (altitude, microclimats, nature du sol, etc.). C'est à cette échelle que l'on perçoit l'évolution en quelques dizaines d'années du paysage sur les photographies aériennes ou les images satellites. Mais c'est à l'échelle de la plante que se déroulent les processus menant à la transgression : installation, croissance ou combustion d'un arbre pionnier. Ces processus, rythmés par la succession annuelle des saisons sèches et humides, sont eux-mêmes tributaires d'événements intervenant à une échelle temporelle plus fine encore : la propagation du feu, le transport des graines, les averses, etc.

De ces échelles emboîtées, laquelle choisir pour modéliser la dynamique de l'interface entre forêts et savanes ? Il apparaît que pour le but recherché – expliquer comment la combinaison des facteurs naturel et anthropiques dessine le paysage – il faut décrire l'évolution d'un paysage sur quelques dizaines ou centaines d'années. Le modèle FORSAT comporte alors deux modules : la succession (le processus naturel) et la perturbation par le feu (processus anthropique) et le pas de temps d'un an apparaît naturellement. Les processus à une échelle plus large (climat, sol, etc.) sont considérés comme des paramètres extérieurs du modèle. Les processus à une échelle plus fine (allocation de l'eau et des composés chimiques, propagation du feu, etc.) ne sont pas décrits explicitement mais sont pris en compte à travers leurs effets moyens : croissance, germination, perturbation par le feu.

Chapitre 3

Propagation du feu

Un immense serpent de feu rampe lentement, dévorant sur son passage l'épaisse couche végétale qui frémit. Au crépitement de la flamme dans l'herbe sèche se joint l'incessant frémissement des insectes en fuite. Parfois, une gerbe d'étincelles jaillit et une multitude de points lumineux qui s'évanouissent aussitôt donnent l'illusion d'un merveilleux feu d'artifice. [...]

A distance, dans la zone déjà brûlée, la terre semble fumante. Puis, l'anneau de feu se divise, se fragmente, sa morsure devient plus irrégulière et bientôt il n'y aura plus que quelques torches avec parfois des éclatements de lumière.

— Yves Monnier (Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire).

Le module anthropique du modèle FORSAT de la dynamique de l'interface forêt savane doit représenter la perturbation que génère un feu courant de savane : l'action d'un incendie propagé par le couvert herbacé sur les espèces pionnières de la forêt qui y sont disséminées. La construction d'un modèle simple de la dynamique d'un incendie et son analyse permet de trouver la façon la plus simple de représenter cette perturbation.

3.1 Description du feu de végétation

Définitions. Selon la définition de Trabaud [109], « l'incendie est une combustion qui se développe sans contrôle, dans le temps et dans l'espace ».

On distingue trois types de feux :

- les feux de surface ou feux courants, qui brûlent la litière et ne consomment que la végétation herbacée et les broussailles ;
- les feux de cimes, qui avancent d'une cime à l'autre ;
- les feux de sol, qui consomment l'humus, c'est-à-dire la matière organique en décomposition.

Trois éléments sont nécessaires au feu, connus sous le terme de triangle du feu : du combustible (ici la végétation), du comburant (de l'oxygène) et une

source de chaleur pour initier la combustion. Un feu est un mécanisme auto-entretenu. La matière enflammée se consume : c'est l'oxydation de la matière qui entraîne la destruction de la végétation. Cette combustion est une réaction très exothermique et la chaleur est transmise principalement par convection et rayonnement à la végétation alentour. Des brandons enflammés peuvent également être transportés par le vent et donc apporter la chaleur du feu loin du front de flamme. Soumis à cette source de chaleur, le matériel végétal en contact peut s'enflammer à son tour.

Variables et paramètres. Deux propriétés de la végétation sont déterminants pour la description du feu [109] : l'inflammabilité (le temps nécessaire pour initier l'inflammation) et la combustibilité (le temps entre l'inflammation et l'extinction).

Les conditions extérieures sont également déterminantes : le feu a tendance à remonter les pentes et est poussé par le vent, tandis que l'humidité du matériel végétal, reliée à l'humidité de l'air, ralentit sa progression.

La variable décrivant le feu est généralement la vitesse de propagation du front de flamme (en km/h ou cm/s). Néanmoins, d'autres variables sont quelquefois utilisées en complément : les temps de combustion et d'inflammation (en secondes), la profondeur et la hauteur de la flamme (en mètres), l'énergie ou la puissance dégagée lors de la combustion (en kJ ou kW par gramme de combustible).

Influence du vent. Le vent influence le feu de différentes façons. Il diminue le temps de combustion, en accroissant la quantité d'oxygène arrivant au combustible en train de brûler : le feu est donc plus violent. Il « pousse » également la flamme, qui s'incline dans le sens du vent. Les combustibles situés sous le vent sont plus facilement enflammés et la vitesse de propagation augmente. Il peut en outre transporter des brandons enflammés et initier un foyer secondaire. Sans anticiper sur la description des différents types de modèles de propagation d'incendie, les mesures d'évolution de la vitesse de propagation en fonction de la vitesse du vent peuvent être très différentes. La courbe reliant la vitesse du feu et la vitesse du vent est toujours croissante : dans certains cas, elle est convexe (la pente de la courbe augmente également, comme une exponentielle) ; dans d'autres, elle est concave (la pente décroît).

Influence de la déclivité. Il est bien connu qu'un feu a tendance à remonter les pentes : les combustibles situés en amont du front de flamme sont plus proches de la flamme (la flamme est inclinée par rapport au sol, comme elle l'est sous l'effet du vent), reçoivent plus de chaleur (par rayonnement et par convection) et s'enflamment plus rapidement. Selon Trabaud [109], l'influence de la pente est déterminante pour les feux de faible intensité (feux courants) mais tout à fait secondaire dans le cas des feux de cimes.

Influence de la teneur en eau du combustible. La teneur en eau des végétaux détermine à la fois leur inflammabilité et leur combustibilité [82].

| | Biferno | Penteli | Cuenca | Percolation |
|-------------------------|---------|---------|---------|---------------------------|
| DF de la surface brûlée | 1.90(5) | 1.93(5) | 1.95(5) | $\frac{91}{48}$ (= 1.896) |
| DF de l'enveloppe | 1.30(5) | 1.32(5) | 1.34(5) | $\frac{7}{4}$ (= 1.75) |
| DF du périmètre | 1.30(5) | 1.33(5) | 1.34(5) | $\frac{4}{3}$ (= 1.333) |

TAB. 3.1 – Comparaisons des dimensions fractales (DF) de surfaces brûlées, de l'enveloppe et du périmètre de ces surface pour trois feux de végétation [43] et des mêmes caractéristiques pour l'amas de percolation au seuil critique.

Le temps d'inflammabilité augmente ainsi avec la teneur en eau et devient infini pour une valeur appelée humidité d'extinction. Le temps de combustion augmente lui aussi avec la teneur en eau. La vitesse de propagation diminue, elle, avec cette teneur en eau, jusqu'à l'extinction pour une valeur seuil.

L'humidité de l'air et la température extérieure influencent directement l'humidité du combustible. Ainsi, la nuit la température baisse et l'air devient plus humide, ralentissant le feu et quelquefois l'éteignant.

Généralement, les expériences montrent une décroissance convexe pour les faibles valeurs d'humidité relative puis concave aux alentours de l'humidité d'extinction.

Propriétés des régions brûlées. Grâce aux moyens de télédétection actuels, on a accès avec une résolution toujours meilleure aux formes des surfaces brûlées dans les moyens et grands incendies [43, 62, 67].

Caldarelli et coll. [43] ont ainsi pu calculer les dimensions fractales des surfaces brûlées lors de trois incendies de forêt. Ils ont montré que celle de leur périmètre en particulier était compatible avec celle de l'amas critique de la percolation (table 3.1).

Haydon et coll. [67] ont eux trouvés une relation entre les aires (S) et les périmètres (P) des surfaces brûlées du type :

$$S \propto P^\alpha, \quad (3.1)$$

où $\alpha = 0,7$. Cette valeur est également compatible avec les résultats de la percolation pour laquelle $\alpha = 0,70$.

3.2 Modèles

Disposer d'un bon modèle de propagation d'incendies est un enjeu considérable pour une lutte efficace contre le feu. C'est d'ailleurs dans ce cadre qu'ont été bâtis les premiers modèles. Aujourd'hui, les modèles de dynamique de végétation ont besoin d'inclure un sous-modèle incendie (soit pour prédire les zones à risque, soit, comme dans le cas présent, pour déterminer l'influence de la perturbation par le feu sur la dynamique du paysage). Du fait des besoins et des attentes différents, mais également des « backgrounds » des modélisateurs, les modèles de feu de la littérature sont très différents.

3.2.1 Modèles déterministes

Modèles énergétiques. Dans les modèles énergétiques, une équation de propagation est dérivée d'un bilan d'énergie en chaque point : la variation d'énergie interne dQ_{int} est égale à la somme des énergies échangées avec son environnement (avec l'air ambiant dQ_{amb} et les zones de végétations dQ_{dif}) et de l'énergie dQ_{comb} dégagée par la combustion lorsque celle-ci a lieu :

$$dQ_{int} = dQ_{amb} + dQ_{comb} + dQ_{dif}. \quad (3.2)$$

Il s'agit alors d'exprimer les différents termes de l'équation en fonction de paramètres connus. Des hypothèses sur le déroulement de la combustion sont nécessaires pour « fermer » le système d'équations qui en découle (c'est-à-dire pour que toutes les variables soient déterminées par le modèle). En particulier, il faut expliciter le transfert de chaleur (convection ou radiation) et le déroulement de la combustion (notamment la perte de masse de combustible par unité de temps pendant la combustion). Il est alors possible de déduire une équation (ou un système d'équations) de l'évolution d'une variable d'état (par exemple la température).

Un des modèles les plus simples est celui de Balbi et coll. [39] basé sur les hypothèses suivantes :

- la combustion est initiée à une température donnée T_{comb} ;
- l'enthalpie de la réaction H est constante ;
- la chaleur dégagée pendant la combustion est proportionnelle à la quantité de combustible brûlée.

Cela mène facilement à l'équation suivante sur la température :

$$\underbrace{m \frac{\partial T}{\partial t}}_{(1)} = \underbrace{-k(T - T_a)}_{(2)} - \underbrace{H \frac{\partial \rho}{\partial t}}_{(3)} + \underbrace{K \Delta T}_{(4)}, \quad (3.3)$$

où m est la chaleur spécifique du combustible, T_a est la chaleur ambiante, k le coefficient de transport convectif de la chaleur, K le coefficient de transfert de chaleur de la zone de combustion vers son voisinage et ρ la masse du combustible.

Le changement de température (1) est dû à la combinaison de trois termes : l'échange de chaleur avec l'air ambiant (2), la chaleur reçue de la végétation alentour (4) et la chaleur dégagée lors de la combustion (3). Lorsqu'il n'y a pas de combustion (ρ est constant, $\Delta T = 0$, $\frac{\partial T}{\partial t} = 0$), la végétation équilibre sa température avec la température ambiante.

Il faut ajouter un modèle de la décroissance de la masse combustible au cours de la réaction :

$$\rho(t) = \rho_0 \text{ si } t < t_{comb} \quad (3.4)$$

$$\rho_0 \exp[-\alpha(t - t_{comb})] \text{ sinon.} \quad (3.5)$$

Ainsi, le terme (3) de l'équation (3.3) est nul tant que la combustion n'a pas démarré puisqu'alors la masse de combustible est constante ($t < t_{comb}$, où t_{comb} est l'instant où la température atteint pour la première fois T_{comb}) et est positif ensuite (car la masse de combustible décroît lors de la combustion).

Modèles empiriques. Les modèles empiriques sont de deux ordres. Certains modèles sont réellement empiriques : après plusieurs mesures de vitesse de propagation dans des conditions différentes (d'humidité, de pente, de vent, etc.) une régression est menée entre paramètres de contrôle et vitesse de propagation. De nombreux exemples existent, parmi lesquels le modèle de McArthur [82] : il est constitué d'un disque donnant une classe de risque d'incendie en fonction de paramètres environnementaux et climatiques. Le deuxième catégorie de modèle est dite semi-empirique. Ces modèles s'inspirent tous plus ou moins du modèle de Rothermel et Albini [31, 96]. Dans celui-ci, la vitesse de propagation R est exprimée comme le rapport entre la puissance libérée par la combustion d'une unité de surface (orthogonale à la direction de propagation) et la chaleur H nécessaire pour initier la combustion d'une unité de volume de combustible. La puissance par unité de surface se décompose elle-même comme le produit de :

1. l'intensité de la réaction I_r ;
2. la fraction de cette intensité qui est effectivement propagée ξ ;
3. un facteur correctif pour tenir compte de la pente et du vent $(1 + vl)$.

Soit :

$$R = \frac{I_r \cdot \xi \cdot (1 + vl)}{H}. \quad (3.6)$$

De nombreuses expériences ont été menées pour donner des modèles empiriques de chacun des termes de l'expression (3.6). Dans sa revue des équations du modèle, Bachmann [37] dénombre au total entre 16 et 30 paramètres, selon le nombre de strates de combustibles considérés : entre autres, la quantité de combustible disponible, l'épaisseur de la couche combustible, le rapport de la superficie du combustible à son volume, la densité, la teneur en eau et du contenu en éléments minéraux, la vitesse du vent, la pente ou l'humidité d'extinction. L'équation (3.6) est en fait la 71^{ième} du modèle et 32 des 70 équations intermédiaires sont empiriques.

Certains modèles spatialisés [40] utilisent le modèle de Rothermel pour déterminer la vitesse de propagation d'un incendie en chaque point de la ligne de feu et représentent ainsi l'évolution des surfaces brûlées.

3.2.2 Modèles stochastiques

Percolation de sites. Très vite après les premiers pas de la théorie de la percolation, Albinet et coll. [30] l'ont appliquée pour construire des modèles de propagation de feu. Le paysage est divisé (discrétisé) en cellules parmi lesquelles le combustible est distribué : chacune d'entre elles se trouvant dans l'état susceptible (présence de combustible) avec une probabilité p ou dans l'état résistant (absence de combustible) avec une probabilité $1 - p$. Un site susceptible est choisi comme départ de feu et l'ensemble des cellules susceptibles connectées à la cellule de départ (l'amas) représente la région brûlée.

Ce modèle statique peut facilement être adapté en modèle dynamique. Pour Albinet et coll. [30], sur la même carte définie précédemment, une cellule enflammée dégage de l'énergie jusqu'à combustion totale (le temps de combustion est constant) dont une partie est transmise aux cellules voisines qui s'enflamment

lorsque l'énergie reçue dépasse un certain seuil. On a alors un modèle de percolation de sites, dont la dynamique est déterministe. Ce type de modèle ne semble pas avoir été utilisé pour des applications écologiques.

Percolation de liens. L'autre voie a été la percolation de liens : à chaque pas de temps, chaque cellule enflammée a une probabilité donnée d'allumer l'un quelconque de ses voisins et s'éteint. Ce type de modèle est utilisé dans des applications écologiques récentes (modèle EMBYR [66]) en définissant des classes de végétation et des probabilités de transmission du feu de chaque classe vers chaque autre.

Percolation dynamique. Récemment Caldarelli et coll. [43] ont utilisé le modèle de percolation dynamique pour représenter la progression du feu. Dans ce modèle, chaque site actif (enflammé) a une probabilité p par unité de temps de s'éteindre et une probabilité $1-p$ d'allumer un de ses voisins choisi au hasard. Les auteurs montrent que les caractéristiques fractales des régions brûlées sont proches de celles de l'amas dessiné par la version « auto-organisée », où p décroît exponentiellement avec le temps (le feu s'éteint lorsque p passe en dessous de la valeur critique p_c).

Modèle dit « de feu de forêt ». Malgré son nom, ce modèle introduit par Drossel et Schwabl [55] est plus un exemple de criticalité auto-organisée (c'est-à-dire de système qui atteint un état stationnaire hors équilibre ayant des caractéristiques similaires à celles d'un système thermodynamique au point critique [38]) qu'une représentation de la dynamique des feux. Chaque site peut être dans l'état vide, en feu ou arboré. Sur un site vide, un arbre peut pousser avec une probabilité p . Les sites arborés prennent feu spontanément avec une probabilité f et avec une probabilité 1 s'ils sont au voisinage d'un site en feu. A chaque pas de temps, les sites en feu passent à l'état vide.

3.3 Un nouveau modèle de propagation

3.3.1 Description du modèle

Le but est de construire un modèle de feu simple, basé sur les événements élémentaires tirés des études de terrain, et tel que le comportement émergent – en particulier les formes des aires brûlées – soit compatible avec celui du système réel.

Simplification du modèle énergétique. Il ne s'agit pas d'écrire une version discrétisée d'un modèle énergétique mais d'en tirer un modèle compatible avec lui mais plus simple. Que signifie l'équation (3.5)? D'abord, elle décrit l'évolution des variables d'état : température et masse d'une parcelle de végétation. Cette parcelle reçoit de la chaleur de la végétation en feu environnante, ce qui induit une augmentation de sa température. Si cette température dépasse une température seuil (ou, de façon équivalente, si la chaleur stockée – l'énergie

| Modèle | Carte initiale | Lois d'évolution |
|------------------------------|---|---|
| Percolation de sites | Proportion p de sites V $1 - p$ de sites vides | $E + V \xrightarrow{1} \emptyset + E$ |
| Percolation de liens | Homogène | $E + V \xrightarrow{p} \emptyset + E$ |
| Percolation dynamique | Homogène | $E \xrightarrow{p} \emptyset$ sinon, un des voisins est choisi au hasard et passe dans l'état E s'il est V |
| Modèle de « feux de forêt » | Homogène | $E + V \xrightarrow{1} \emptyset + E$ $V \xrightarrow{f} E$ $\emptyset \xrightarrow{p} V$ |
| Percolation avec persistance | Homogène | $E + V \xrightarrow{q} E + E$ $E \xrightarrow{p} \emptyset$ |

TAB. 3.2 – Synthèse des différents types de modèles de propagation de feux de type percolation. Pour chaque modèle, l'espace est discrétisé en cellules et chaque cellule peut se trouver dans trois états : Végétation (V , susceptible de brûler), Enflammé (E , susceptible d'enflammer une cellule V dans son voisinage), Vide (\emptyset , soit absence de végétation, soit état après combustion).

interne – dans cette parcelle dépasse une valeur seuil) la végétation s'enflamme. Une fois enflammée, la combustion produit de la chaleur (qui est transmise à la végétation environnante). Ce dégagement de chaleur s'accompagne d'une consommation de la masse combustible, jusqu'à extinction.

Finalement, cela revient à considérer les deux propriétés du combustible mises en avant par Trabaud [109] : l'inflammabilité et la combustibilité. Il suffit donc d'avoir un modèle des temps nécessaires à l'inflammation et à la combustion de chaque parcelle de végétation. Comment tenir compte des hétérogénéités de la végétation (densité du combustible, variations locales de température, humidité, vent, etc.) ? La première possibilité consiste à les considérer explicitement et bâtir un modèle des temps de combustion et d'inflammation en fonction de ces paramètres. La seconde possibilité consiste à considérer que ces hétérogénéités induisent des variations autour d'une valeur moyenne. Ainsi, il suffit de considérer un modèle stochastique des temps de combustion et d'inflammation. L'hétérogénéité peut donc être intégrée de façon explicite dans les paramètres ou de façon statistique comme induisant des variations aléatoires des variables. En l'absence de données précises sur les mécanismes liant paramètres et variables, c'est la seconde solution qui a été retenue.

Description. La végétation est considérée comme homogène (au sens où les hétérogénéités sont incluses dans le modèle stochastique) et l'espace est discrétisé en cellules. Chaque cellule peut être dans trois états : végétation, en feu ou brûlée. Considérons deux cellules voisines, dont l'une est en feu et l'autre encore à l'état végétation. La cellule en feu émet par unité de temps la chaleur dQ_{comb} et s'éteint lorsque la quantité de chaleur émise atteint un seuil Q_∞ (lorsque

toute la charge combustible est consommée) :

$$\int dQ_{comb} = Q_{\infty}. \quad (3.7)$$

Q_{comb} est un processus aléatoire, dont les accroissements peuvent être dérivés de l'équation de perte de masse du combustible avec un bruit aléatoire correspondant aux hétérogénéités diverses. Alors, le temps nécessaire pour atteindre Q_{∞} est également une variable aléatoire dont la distribution dépend de celle de Q_{comb} (ce temps est défini comme le temps d'accès ou *hitting time* du processus aléatoire). L'option choisie ici est de définir a priori la distribution du temps d'accès à Q_{∞} comme étant binomiale. A chaque unité de temps, on a la même probabilité p d'atteindre la chaleur d'extinction.

Le temps d'inflammation est défini de façon équivalente. On considère que la maille de discrétisation est telle que chaque cellule ne reçoit de la chaleur que de ses voisines immédiates. La fraction de la chaleur émise par chacune des voisines reçues par la cellule dépend des conditions extérieures, en particulier de la pente et du vent. Chaque cellule reçoit par unité de temps l'élément de chaleur dQ_{dif} . Elle s'enflamme lorsqu'elle a reçu une quantité de chaleur Q_0 , qui lui a permis de lui faire atteindre la température d'inflammation :

$$\int dQ_{dif} = Q_0. \quad (3.8)$$

Le temps nécessaire pour atteindre l'inflammation est plus compliqué à déterminer, car il dépend du nombre de voisins en feu (plus il y a de cellules en feu autour, plus la chaleur reçue est importante). De la même façon que précédemment, le temps d'inflammation est modélisé par une variable aléatoire de distribution binomiale : à chaque unité de temps, chaque voisin enflammé a la probabilité q d'apporter la quantité de chaleur nécessaire à l'inflammation. A chaque unité de temps, la probabilité d'inflammation est donc

$$1 - (1 - q)^k, \quad (3.9)$$

où k est le nombre de voisins enflammés.

Les deux paramètres p (combustibilité) et q (inflammabilité) dépendent à la fois des caractéristiques du végétal, des conditions climatiques globales (humidité) ou locales (vent). La vitesse de propagation, qui était au centre des méthodes déterministes, devient ici une conséquence de la valeur prise par la paire de paramètres (p, q) .

Comparaison avec les modèles précédents. Ce modèle de la propagation de feu est le produit de considérations sur le déroulement d'un feu (considérations énergétiques), sur l'identification des mécanismes de base et de la modélisation de ces processus. En repartant à la source (au système feu) plutôt que d'essayer de raffiner quelque chose ou de travailler par analogie, c'est un modèle de type percolation qui apparaît, où la vitesse de progression n'est pas le paramètre mais la résultante du modèle.

Le point faible de ce modèle est clairement l'hypothèse sur la distribution des temps d'accès aux chaleurs d'inflammation et d'extinction. Comme les considérations tirées de cette étude sont qualitatives (modèle explicatif), l'approximation de distribution binomiale de ces temps d'accès suffit (c'est l'hypothèse la plus simple : chaque pas de temps a la même probabilité de voir apporté ou enlevé l'incrément de chaleur qui allume ou éteint la cellule). Ce faisant, le modèle entre dans la classe générale des modèles de percolation de Bernoulli, la plus couramment étudiée.

Etude heuristique. Que peut-on dire a priori d'un tel système? Tout d'abord, il s'inscrit dans le cadre général des modèles de percolation. On s'attend donc à l'existence d'une courbe (chemin critique) dans l'espace à deux dimensions des paramètres (p, q) séparant une zone (sur-critique) où le feu peut se propager d'une zone où le feu s'éteint rapidement (sous-critique). Dans la région sur-critique où le feu se propage, on peut définir des courbes iso-vitesse de propagation.

Un incendie démarre et se propage si les conditions locales font que p et q se trouvent dans la région sur-critique. Au cours du temps, avec les variations climatiques ou topographiques, p et q évoluent en chaque endroit du front de flamme. Le feu s'éteint en un endroit donné lorsque (p, q) traverse le chemin critique, même s'il peut continuer de se propager en un autre endroit. A un moment donné le feu est partout éteint. Partout, au moment de l'extinction, le couple de paramètres (p, q) venait de passer le chemin critique. Et même s'il ne l'a pas passé partout au même moment, le périmètre de la région brûlée a les propriétés de celui des amas critiques.

3.3.2 Analyse du modèle dans le cas d'une végétation homogène

Système de percolation de lien équivalent. Il est possible de trouver pour le système la probabilité T qu'un lien entre un site enflammé et un de ses voisins soit finalement ouvert. La figure 3.1 décrit l'évolution possible au cours d'un pas de temps d'un couple de cellules voisines dont l'une est enflammée et l'autre est intacte. La probabilité que le couple n'évolue pas est :

$$P_0 = (1 - p)(1 - q). \quad (3.10)$$

La probabilité qu'au cours de ce pas de temps, le lien se ferme (c'est-à-dire assure le passage du feu) est :

$$P_{\leftrightarrow} = q. \quad (3.11)$$

La probabilité que ce pas de temps conduise à l'ouverture du lien (c'est-à-dire que la première cellule s'éteigne avant d'avoir allumé sa voisine) est :

$$P_{\downarrow} = p(1 - q). \quad (3.12)$$

La probabilité T que le lien s'établisse à l'un quelconque des pas de temps est alors :

$$T = \sum_{n=0}^{\infty} P_0^n P_{\leftrightarrow} = \frac{P_{\leftrightarrow}}{1 - P_0} = \frac{q}{1 - (1 - p)(1 - q)}. \quad (3.13)$$

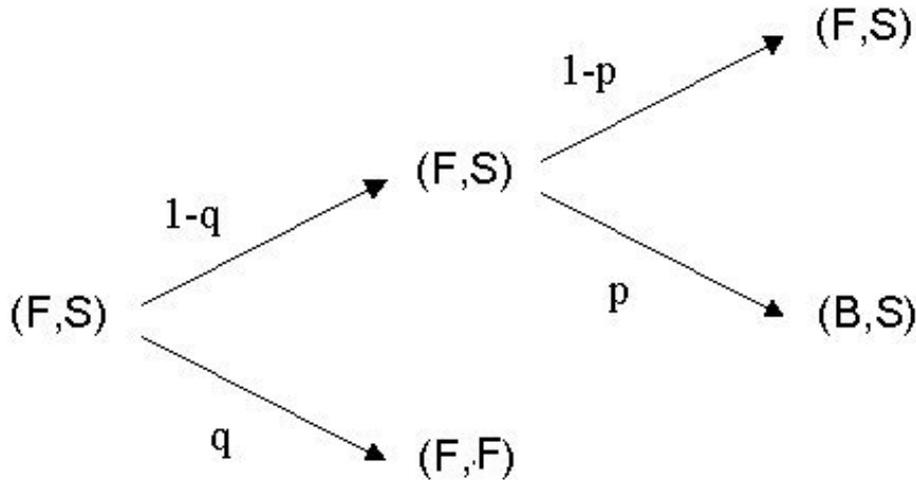


FIG. 3.1 – Evolution possible au cours d'un pas de temps d'un couple de cellules voisines dont l'une est intacte (S) et l'autre est en feu (F). Dans un premier temps il y a possibilité d'ignition de la cellule intacte avec une probabilité q . Ensuite, la cellule en feu le reste avec la probabilité $1 - p$ et s'éteint avec la probabilité complémentaire p (état B). Cette probabilité existe évidemment aussi si la cellule initialement intacte s'enflamme même si ce n'est pas représenté ici.

Percolation contrôlée. Le nombre N de sites actifs (cellules en feu) décroît pour les valeurs des paramètres sous-critiques et croît exponentiellement pour les valeurs sur-critiques. Le modèle de percolation auto-organisée [32] propose d'imposer que le nombre de sites reste inchangé en actualisant à chaque pas de temps les valeurs des paramètres. Les paramètres convergent alors vers leur valeur critique et l'amas qui en résulte a les propriétés de l'amas au seuil critique.

On peut considérer le modèle à p fixé comme un système dont l'entrée est la valeur du paramètre q et la sortie l'accroissement du nombre des sites actifs. Il est alors possible d'asservir ce système de façon à ce que la sortie reste nulle. A chaque pas de temps, on détermine l'écart entre l'accroissement désiré et l'accroissement mesuré :

$$\delta(t) = N(t-1) - N(t), \quad (3.14)$$

et on actualise la valeur de q de façon à ce que δ converge vers 0 en moyenne. L'asservissement proposé dans le modèle de percolation auto-organisée [32, 46] est simplement proportionnel :

$$q_{t+1} = q_t + k\delta(t). \quad (3.15)$$

La série (q_t) converge en moyenne alors vers q_c . On effectue 6000 itérations et on prend comme estimation de q_c la moyenne des 4000 dernières valeurs de la série.

Pour une valeur de $p = 1$, c'est-à-dire pour le cas de la percolation de liens

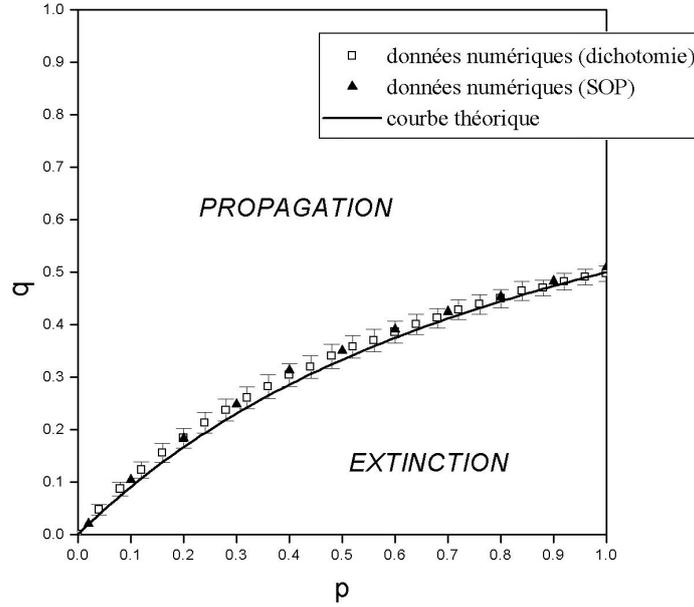


FIG. 3.2 – Chemin critique du modèle de propagation de feu séparant le domaine de paramètres permettant la propagation du feu du domaine d’extinction. Les points représentent les résultats de simulations numériques (carrés : évaluation par dichotomie, triangles : méthode de percolation auto-organisée) et la courbe l’expression théorique de l’équation (3.20).

classique, on trouve avec cette méthode :

$$T_c = 0.50(3). \quad (3.16)$$

Cette valeur est proche de la valeur réelle :

$$T_c = \frac{1}{2}. \quad (3.17)$$

Expression théorique du chemin critique. Du point de vue statique, le modèle est donc équivalent à un système de percolation de liens de paramètre T . Il y a donc propagation du feu pour les valeurs de T supérieures à la probabilité critique T_c et extinction sinon. La condition $T = T_c$ et l’équation (3.13) permet de définir l’expression :

$$q = \frac{p}{\frac{1-T_c}{T_c} + p}. \quad (3.18)$$

La probabilité critique pour la percolation de liens dans un réseau carré à deux dimensions et voisinage de Von Neumann est :

$$T_c = \frac{1}{2}. \quad (3.19)$$

D'où le chemin critique dans ce cas particulier :

$$q = \frac{p}{1+p}. \quad (3.20)$$

Cette expression correspond bien aux résultats numériques obtenu par la méthode de percolation auto-organisée décrite ci-dessus et par dichotomie (en cherchant par des encadrement de plus en plus fins de la valeur séparant le domaine de paramètres où le feu s'éteint de celui où le feu progresse).

Vitesse de progression du front. La vitesse de progression du front est la mesure commune du comportement du feu. Pour l'évaluer pour les différents couples de paramètres, la situation initiale est une ligne de 400 cellules enflammées à gauche de l'espace de simulation et on note la position moyenne du front de feu au cours du temps. L'évolution au cours du temps est compatible avec une forme linéaire : on peut donc définir une vitesse de propagation du front.

Il est possible de trouver une relation entre la vitesse de progression du front pour un couple de paramètres (p, q) en fonction de la vitesse de progression pour le système de paramètres $(1, T)$, c'est-à-dire pour le système de percolation de liens équivalent. Le nombre de pas de temps nécessaire pour que le front progresse d'une cellule peut s'écrire :

$$t_{p=1} = 1 + \tau(\tilde{T}), \quad (3.21)$$

où \tilde{T} représente l'écart de T à sa valeur critique et $\tau(\tilde{T}) > 0$ (il faut au moins un pas de temps pour progresser d'une cellule en moyenne). Pour $\tilde{T} = \frac{1}{2}$ ($T = 1$), on a $t_{p=1} = 1$ soit $\tau(\frac{1}{2}) = 0$. A l'inverse, $\tau(0) = \infty$. La vitesse de progression du front est alors :

$$v_{p=1} = \left(1 + \tau(\tilde{T})\right)^{-1}. \quad (3.22)$$

Lorsque p varie à \tilde{T} constant (q variant selon l'équation (3.13)), la probabilité de fermeture des liens est identique mais le temps moyen pour qu'un lien se ferme est en moyenne p^{-1} . Le temps doit être ré-échelonné sur ce pas de temps caractéristique et le temps nécessaire à la progression du front d'une cellule en moyenne est alors :

$$t_{p<1} = 1 + p^{-1}\tau(\tilde{T}). \quad (3.23)$$

Ce ré-échelonnage est illustré par la figure 3.3, où $t_{p=1}$ et $p(t_{p<1} - 1) + 1$ sont comparés. Une régression permet d'estimer la forme de $1 + \tau$ en fonction de \tilde{T} , loin de la valeur critique :

$$1 + \tau = \left(2\tilde{T}\right)^{-0.20}. \quad (3.24)$$

La vitesse de progression est alors :

$$v_p = t_{p<1}^{-1} = \frac{p}{\tau(\tilde{T}) + p}, \quad (3.25)$$

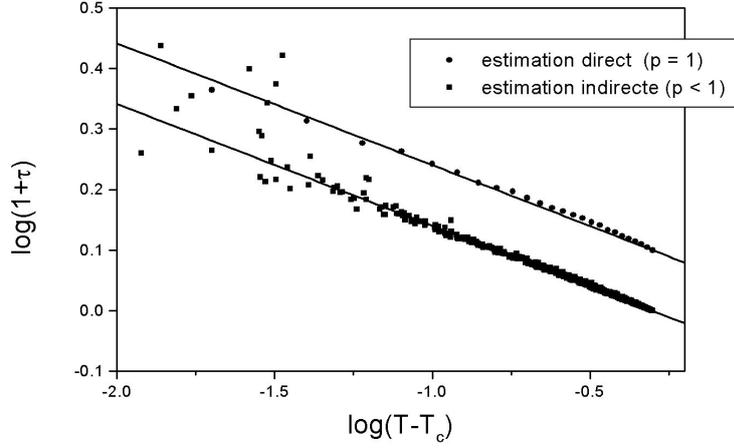


FIG. 3.3 – Dépendance de $1 + \tau$ en fonction de $T - T_c$ (en coordonnées logarithmiques). Cercles : temps nécessaire à la progression du front d'une cellule en moyenne dans le cas de la percolation de liens ($p = 1$). Carrés : valeur de $p(t_{p < 1} - 1) + 1$ dans le modèle de propagation de feu (équation (3.23)) Les deux courbes sont décalées pour plus de clarté. Ces deux expressions sont égales à $1 + \tau$ selon les équations (3.21) et (3.23). Les lignes représentent la fonction : $[2(T - T_c)]^{-0.20}$.

soit, en utilisant la vitesse de propagation du v_1 pour le cas de la percolation de liens :

$$v_p = \frac{p}{v_1 (\tilde{T})^{-1} - 1 + p}. \quad (3.26)$$

Cette famille de courbes est représentée sur la figure 3.4.

Les deux paramètres naturels du modèle sont donc : la probabilité qu'un lien soit fermé, T , et la probabilité p qui représente l'inverse de l'échelle de temps naturel.

Cas limite $p=0$. Il est intéressant de regarder la forme limite de la vitesse lorsque le paramètre p tend vers zéro, c'est-à-dire lorsque la végétation garde le feu pendant un temps long devant le temps élémentaire.

Alors, T tend vers 1 ainsi que v_1 , d'où une indétermination dans la limite de v_p . Pour la lever, il suffit de développer les différentes grandeurs autour de $p = 0$.

$$\tilde{T}(p) = \frac{1}{2} - p(q^{-1} - 1) + o(p). \quad (3.27)$$

Comme $\tau\left(\frac{1}{2}\right) = 0$,

$$\tau\left(\tilde{T}(p)\right) = -p(q^{-1} - 1)\tau'\left(\frac{1}{2}\right) + o(p). \quad (3.28)$$

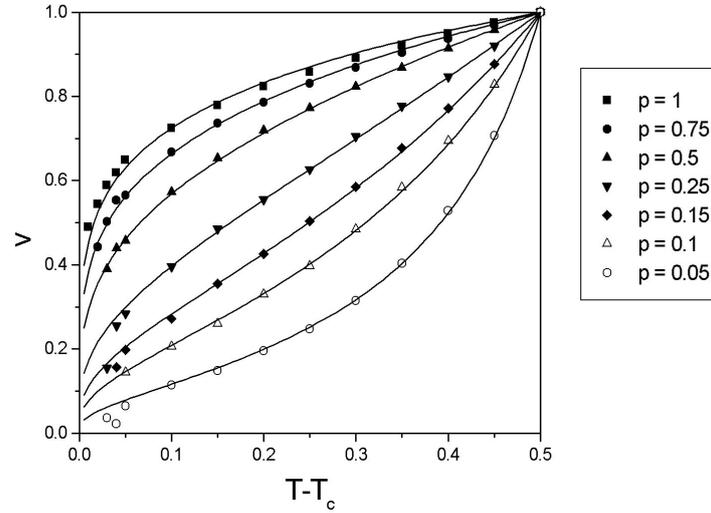


FIG. 3.4 – Vitesse de progression d’un front linéaire en fonction de \tilde{T} pour différentes valeurs de p . Points : résultats numériques. Lignes : équation 3.26.

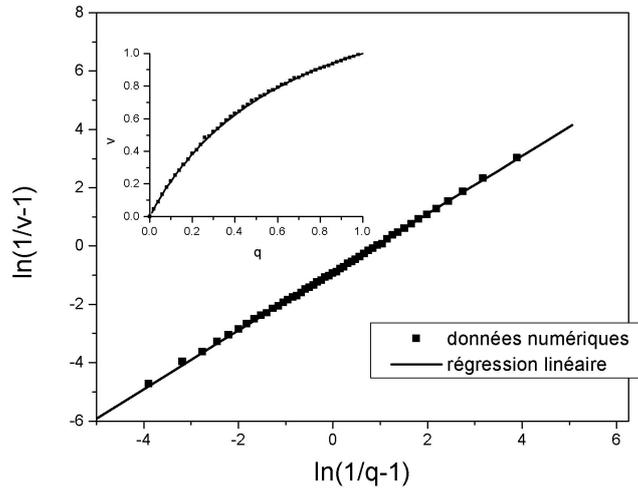


FIG. 3.5 – Encart : vitesse de propagation en fonction de q dans le cas $p = 0$. Figure principale : $\ln(v^{-1} - 1)$ en fonction de $\ln(q^{-1} - 1)$. La pente de la droite de régression est 1 et sont ordonnée à l’origine $-0,908 \pm 0,005$, ce qui correspond d’après l’équation (3.30) à $\tau'(\frac{1}{2}) = -0,403 \pm 0,002$.

Alors,

$$v(p, q) = \frac{1}{(q^{-1} - 1) (-\tau'(\frac{1}{2})) + 1} + o(p). \quad (3.29)$$

Cette équation peut être linéarisée :

$$\ln(v(0, q)^{-1} - 1) = \ln\left(-\tau'\left(\frac{1}{2}\right)\right) + \ln(q^{-1} - 1). \quad (3.30)$$

En considérant la forme de τ dérivée de l'équation (3.24), on a :

$$\tau'\left(\frac{1}{2}\right) = -0,403 \pm 0,002, \quad (3.31)$$

ce que l'on retrouve par une étude directe du cas $p = 0$ (figure 3.5)

Le modèle de propagation de feu dans le cas $p = 0$ est un cas particulier des modèles de percolation de premier passage (*first passage percolation*, FPP). Dans cette catégorie de modèle, on attribue aux liens entre les sites un nombre, résultat d'une expérience aléatoire, qui représente le temps nécessaire pour que le lien s'ouvre. Dans le cas le plus courant la distribution de la variables aléatoire est binomiale (ou exponentielle, modèle FPPB). Ici, le temps de fermeture des liens suit une loi « 1 plus exponentielle » :

$$f(t - 1) \propto \exp(\ln(1 - q)t). \quad (3.32)$$

Alors, $-\tau'(\frac{1}{2})$ est égale à la constante de temps μ du modèle FPPB. L'estimation faite ici est en accord avec celle de [33], qui donne :

$$\mu = 0,402 \quad (3.33)$$

| Propagation de feu avec $p = 0$ | FPP binomial |
|---|-----------------------|
| $t - 1$ | t' |
| $v^{-1} - 1$ | v'^{-1} |
| $q^{-1} - 1$ | q'^{-1} |
| $\frac{q^{-1}-1}{v^{-1}-1} = -\tau'(\frac{1}{2})$ | $\frac{q'}{v'} = \mu$ |

TAB. 3.3 – Relation entre variables et paramètres du modèle FPP binomial et du modèle de propagation de feu avec $p = 0$ qui débouche sur l'égalité entre la grandeur μ du FPPB et $-\tau'(\frac{1}{2})$.

3.4 Conclusion

Les considérations sur le comportement du modèle restent très qualitatives. Un paramétrage nécessiterait de trouver un meilleur modèle de la distribution des temps de combustion et d'inflammation que la simple distribution binomiale, ainsi que la façon dont ces distributions sont affectées par les différents paramètres extérieurs (vent, pente, humidité).

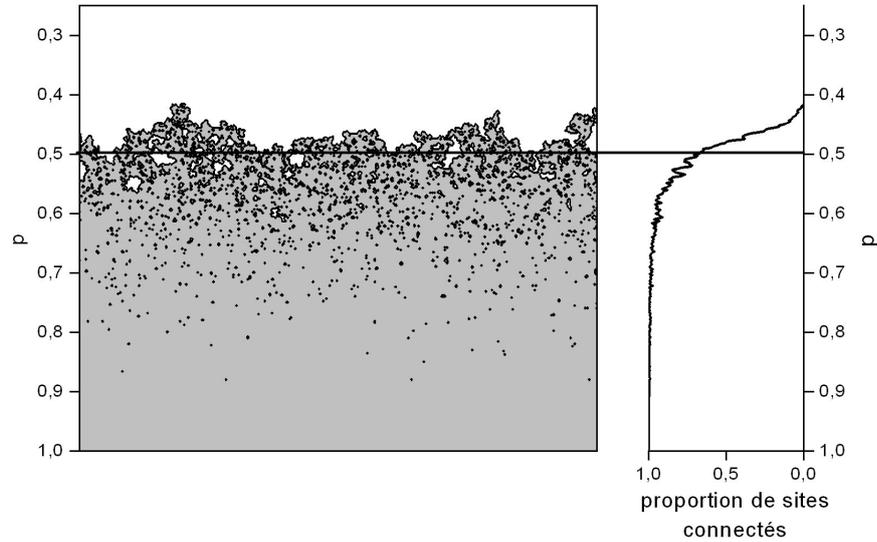


FIG. 3.6 – Exemple de réalisation de la percolation de liens dans un gradient. Le probabilité de fermeture des liens diminue linéairement de 1 vers 0, du bas vers le haut. La figure de droite montre l'évolution de la proportion de sites connectés à la ligne du bas.

Malgré la simplification que constitue l'hypothèse de distribution binomiale des temps d'inflammation et de combustion, le modèle de propagation de feu permet de retrouver des caractéristiques connues de la vitesse de propagation. D'abord, l'humidité de la végétation joue particulièrement sur le paramètre d'inflammabilité p . Plus l'humidité est importante, plus p est faible jusqu'à franchir le chemin critique pour une humidité d'extinction. Concernant l'action du vent ou de la pente, il est possible de considérer qu'ils jouent essentiellement sur le paramètre T , la probabilité de fermeture d'un lien. Alors, selon les valeurs du paramètre de combustibilité, la dépendance de la vitesse du feu en fonction de la vitesse du vent change de concavité.

Quelle que soit la nature de ces variables aléatoires, le modèle reste un modèle de percolation et les propriétés de la surface brûlées sont identiques. Quelle que soit la façon dont le feu se développe, l'extinction en un endroit signifie que localement le système s'est progressivement approché du chemin critique et l'a franchi. Le problème s'apparente alors à un problème de percolation dans un gradient [98] : c'est un problème de percolation à 2-D pour lequel la probabilité de fermeture d'un lien (ou de présence d'un site pour la percolation de site) diminue selon l'une des directions. La frontière de l'amas connecté a alors la dimension fractale de l'enveloppe de l'amas critique [98] de percolation de liens classique. De façon similaire, la frontière de la surface brûlée matérialise les endroits où les paramètres du système ont franchi le chemin critique. Comme l'ont montré Caldarelli et coll. [43] cela se traduit par une augmentation de la lacunarité près de la frontière (le cœur de la surface brûlée est dense tandis que

près de la frontière apparaissent des zones épargnées de plus en plus grandes, comme l'illustre la figure 3.6) ainsi que par une dimension fractale du périmètre proche de celle du périmètre de l'amas critique.

Le modèle peut d'autre part être généralisé à un paysage hétérogène où plusieurs classes de végétation coexistent. Les temps d'inflammations sont alors des variables aléatoires qui dépendent des types de végétation de départ et d'arrivée. De la même façon que dans le cas homogène, pour représenter la perturbation induite par le feu (surface brûlée), il suffit de considérer les probabilités de fermeture des liens entre deux cellules adjacentes en considérant toutes les combinaisons possibles de types de végétation :

$$T_{i \leftrightarrow j} = \sum_{n=0}^{\infty} P_j^n P_{i \leftrightarrow j} = \frac{P_{i \leftrightarrow j}}{1 - P_j}. \quad (3.34)$$

Pour n types de végétation, il faut donc définir n^2 probabilités de passage pour représenter les caractéristiques statiques du feu.

Chapitre 4

Dispersion des graines

*As I did stand my watch vpon the Hill
I look'd toward Byrnane, and anon me
thought
The Wood began to moue.*¹⁰

— William Shakespeare (Macbeth).

La plus grande partie de la vie des végétaux supérieurs est statique¹¹. Néanmoins, l'espace joue un rôle important lors de la reproduction des individus : pour la fécondation (échange du matériel génétique) et la dissémination des descendants. Les individus ne peuvent pas se déplacer ; c'est donc un vecteur extérieur (table 4.1) qui doit transporter les pollens (support de la demi-hérédité) et les graines (assurer la dissémination de l'espèce).

L'installation d'arbres pionniers de forêt en savane fait intervenir le processus de dissémination des graines et de leur germination. L'objet de ce chapitre est de déterminer la façon dont il convient de prendre en compte ce processus spatial.

| Caractéristique | Agent disperseur |
|-----------------|---|
| Anémophile | Pollens dispersés par le vent |
| Entomophile | Pollens dispersés par des insectes |
| Anémochore | Graines dispersées par le vent |
| Zoochore | Graines dispersées par les animaux |
| Endozoochore | Ingestion par un animal puis défécation des graines |
| Exozoochore | Graines transportée par l'extérieur des animaux |
| Barochore | Gravité (graines lourdes) |

TAB. 4.1 – Dénomination des principaux modes de dispersion des pollens (ou des spores) et des graines.

¹⁰Comme je montais ma garde sur la colline,
J'ai regardé du côté de Birnam, et tout à coup il m'a semblé
Que la forêt se mettait en mouvement.

¹¹Il existe bien certains arbres qui peuvent changer d'emplacement mais toujours sous l'effet d'une contrainte extérieure et jamais ce déplacement n'est une réponse à un besoin.

4.0.1 Modèles généraux de dispersion des espèces

La plupart des modèles de dispersion se sont attachés à lever le paradoxe de Reid [48]. En 1899, Reid déduisait que la zone de répartition des chênes pouvait s'étendre de 100 *m/an* compte tenu des distances de dispersion des glands. Seulement, les reconstitutions paléo-environnementales montraient une vitesse de reconquête environ 100 fois supérieure. On considère aujourd'hui que ce paradoxe est levé par la prise en compte des possibilités non négligeables de dispersion à grande distance.

Progression d'une zone de répartition. Les modèles de dispersion sont généralement statistiques : on cherche une expression de la probabilité de germination d'une espèce donnée en un endroit donné en fonction de son environnement. Plusieurs grandeurs sont utilisées pour représenter cette dispersion :

1. la probabilité $F(\vec{u})$ qu'une graine issue d'un arbre donné tombe dans une direction et à une distance de cet arbre représentées par le vecteur \vec{u} (figure 4.1) au cours de la période de reproduction (en anglais *seed kernel*)
2. la probabilité $G(\vec{u})$ d'apparition d'une année sur l'autre d'une plantule issue d'un arbre donné tombe dans une direction et à une distance \vec{u} de cet arbre (en anglais *seed shadows*)
3. la probabilité $K(\vec{u})$ d'apparition d'une année sur l'autre dans une direction et à une distance \vec{u} d'un arbre donnée d'une plantule (pas forcément issue de cet arbre).

Considérons la première possibilité : la dispersion de graines issues au voisinage d'un individu. Le nombre de graines tombées en un endroit \vec{x} et provenant d'un arbre situé en $\vec{\xi}$ est $F(\vec{x} - \vec{\xi})$. Soit $A_n(\vec{x})$ la probabilité à l'année n de trouver un arbre en \vec{x} , le nombre de graines qui tombent en \vec{x} est, en fonction du nombre moyen N de graines produites et dispersées par chaque arbres :

$$S_n(\vec{x}) = N\mu \iint A_n(\vec{\xi}) F(\vec{x} - \vec{\xi}) d\vec{\xi}. \quad (4.1)$$

En introduisant un facteur de saturation de la densité des arbres $\gamma(A_n)$ (la germination des graines est d'autant plus facile que la densité d'arbres adultes est faible) et un paramètre de survie des arbres σ , la dynamique de population est déterminée par l'équation suivante :

$$A_n(\vec{x}) = \sigma A_{n-1}(\vec{x}) + f(A_n * F)(\vec{x}) \times \gamma(A_n(\vec{x})). \quad (4.2)$$

Deux comportements peuvent résulter de cette équation, selon la forme de la queue de distribution de la fonction F . Si elle décroît plus vite ou comme une exponentielle, les vitesses de progression sont finies (et en général faibles). Si elle décroît moins vite, le premier moment (la vitesse moyenne de progression) est infini. Néanmoins, en considérant que le nombre de descendants est fini et la statistique des événements extrêmes, Clark et coll. [49] montrent qu'il y a tout de même une vitesse asymptotique de déplacement des limites de la zone de répartition.

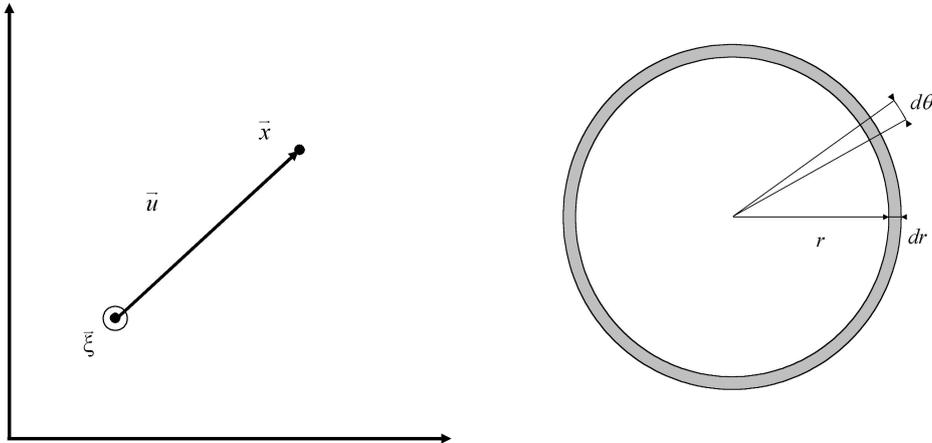


FIG. 4.1 – Gauche : Variables spatiales pour les modèles de dispersion. La position d'un arbre est représentée par un vecteur $\vec{\xi}$. Une graine ou une plantule apparaît dans une direction et à une distance \vec{u} de cet arbre. Sa position est représentée par un vecteur \vec{x} . Droite : la probabilité qu'un graine donnée tombe dans la couronne grisée est égale $F'(r) dr$. Elle est également la somme des probabilités que la graine tombe dans chaque élément de surface tel que celui noirci (d'aire $r dr d\theta$). La probabilité qu'il tombe dans une de ces surfaces est $F(\vec{r}) r dr d\theta$. On a donc $F'(r) dr = \int_{|\vec{x}|=r} F(\vec{x}) r dr d\theta$ d'où l'équation (4.3).

Quelle est la forme de la courbe de dispersion ? La courbe de dispersion est égale au produit du nombre de graines (ou de plantules) issues d'un individu et de la fonction de répartition de la distance entre cet individu et l'endroit où atterrit la graine (où pousse la plantule). Cette fonction de répartition peut s'entendre de deux façons. Soit il s'agit de la fonction de dispersion F de point à point : sachant que le parent se situe en une position $\vec{\xi}$ de l'espace, quelle est la probabilité qu'une graine atterrisse en une position \vec{x} ? Soit il s'agit de la fonction de dispersion F' de centre à rayon : quelle est la probabilité qu'une graine atterrisse à une distance r de son parent ? Le lien entre les deux grandeurs est donné par la relation :

$$F'(r) = \int_{|\vec{x}|=r} F(\vec{x}) r d\theta. \quad (4.3)$$

En supposant la dissémination isotrope ($F(\vec{x})$ a la même valeur $F(x)$ pour tous les vecteur \vec{x} de même module), le lien entre les deux grandeurs devient :

$$F'(r) = 2\pi r F(r). \quad (4.4)$$

Différentes formes de courbes sont utilisées (table 4.2) pour modéliser les données [75, 88]. Leur point commun est qu'elles décroissent pour les grandes distances. Le maximum est soit en zéro, soit légèrement décalé. Les formes les plus courantes sont : une loi en puissance inverse, une exponentielle négative, une gaussienne centrée sur 0. Ces lois ont une décroissance rapide (on parle de

décroissance rapide si elle est au moins aussi rapide qu'une exponentielle, c'est-à-dire si la queue de la distribution est concave en échelle semi-logarithmique).

Or, si la courbe de dispersion décroissait plus vite qu'une exponentielle, les vitesses de reconquête auraient été bien plus faibles. Ce raisonnement par l'absurde plaide pour des courbes qui décroissent lentement par rapport à une exponentielle (*fat-tailed*) : soit des exponentielles étirées, soit la forme $2Dt$ de Clark [50].

| Type de modèle | Equation de $F(r)$ | Nombre de paramètres |
|-----------------------|---------------------------------|----------------------|
| Exponentielle | $\exp(-\frac{r}{a})$ | 1 |
| Gaussienne | $\exp(-\frac{r^2}{a^2})$ | 1 |
| Loi puissance inverse | r^{-a} | 1 |
| Exponentielle étirée | $\exp(-\frac{r^d}{a^d}), d < 1$ | 2 |
| 2Dt de Clark [50] | $(1 + \frac{r^2}{a^2})^{-u}$ | 2 |

TAB. 4.2 – Différentes formes de courbes de dispersion utilisées pour modéliser les données expérimentales.

Le problème de ces modèles est qu'ils sont empiriques : il n'y a pas d'autre argument pour choisir l'une ou l'autre des forme de courbes que l'adéquation avec les données. Il n'y a aucun argument théorique pour sélectionner la courbe, et elle ne peut être utilisée que pour l'interpolation. En particulier, il n'est pas possible de déduire la forme de la queue de distribution à partir d'une régression sur la dispersion proche.

4.1 Modèles de dispersion anémochore

4.1.1 Graines et pollens anémochores

« **Modèles jouets** » de la dispersion. Un modèle théorique peut-il apporter quelque chose de plus ? S'il peut le faire, ce sera sans doute pour le type de dispersion le plus simple à modéliser : la dispersion anémochore parce que c'est celui dont le vecteur (le vent) est le mieux connu. Il s'agit là d'un problème de mécanique : la dynamique de particules inertielles dans un écoulement turbulent.

La dispersion de particules lourdes par un écoulement turbulent est loin d'être le problème le plus facile de la physique. A lui seul, il pourrait occuper plusieurs thèses. Des travaux sont en cours aussi bien pour décrire la turbulence que pour représenter le comportement d'une particule soumise à la gravité dans cet écoulement. Il ne s'agit donc pas ici de faire le tour du problème mais plutôt de bâtir des modèles jouets de ce problème, en incorporant de plus en plus de caractéristiques de la turbulence pour voir comment en est affectée la courbe de dispersion.

Mécanique du transport d'une particule par le vent. Pour simplifier, on peut considérer que deux forces principales agissent sur une graine ou un pollen lors de son vol :

1. la force gravitationnelle (réduite par la poussée d'Archimède généralement négligeable dans l'air), qui tend à accélérer le mouvement vertical descendant de la particule :

$$\vec{F}_g = m\vec{g}, \quad (4.5)$$

2. la force de traînée, qui tend à ajuster la vitesse de la particule à celle de l'écoulement de l'air. La forme de cette force de traînée dépend du nombre de Reynolds local :

$$R_e = \frac{dv_{p/0}}{\nu}, \quad (4.6)$$

où d est la taille caractéristique de la particule, ν la viscosité dynamique de l'air et $v_{p/0}$ l'écart entre la vitesse de la particule et celle de l'air. Pour les faibles nombres de Reynolds relatifs (en particulier pour les faibles vitesses relatives), la force de traînée est proportionnelle au carré de la vitesse relative et de sens contraire.

$$\vec{F}_t = -\frac{1}{2}\rho CA v_{p/0} \vec{v}_{p/0}, \quad (4.7)$$

où C est le coefficient de traînée ($C = 24/R_e$), ρ est la masse volumique de la particule, A la section efficace de la particule (l'aire que la particule présente à l'écoulement).

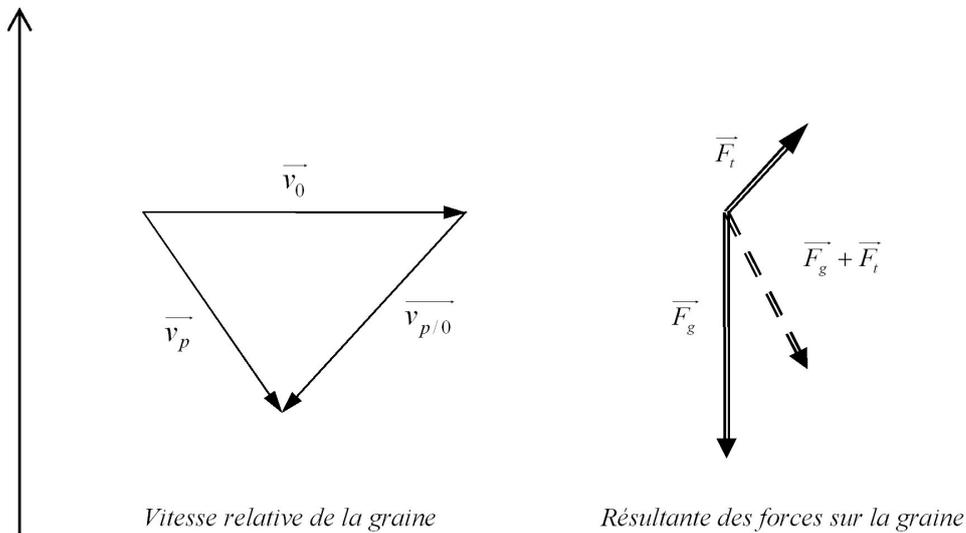


FIG. 4.2 – Gauche : définition de la vitesse relative de la particule $v_{p/0}$ en fonction de la vitesse du vent \vec{v}_0 et de la vitesse absolue de la particule \vec{v}_p . Droite : résultante de la force gravitationnelle \vec{F}_g et de la force de traînée \vec{F}_t .

Cette force de traînée introduit un temps caractéristique d'accélération, c'est-à-dire un temps caractéristique de convergence de la vitesse de la particule vers

la vitesse de l'écoulement qui l'entraîne :

$$\tau_a = \frac{d}{12\nu A}, \quad (4.8)$$

tel que :

$$\vec{F}_t = -\frac{v_p/0}{\tau_a}. \quad (4.9)$$

Dans le plan horizontal, la force de traînée agit seule et la vitesse de la particule tend à s'ajuster sur la vitesse du vent. Dans le plan vertical, la compétition entre la force gravitationnelle et la force de traînée fait tendre la vitesse relative de la particule dans l'air vers une valeur limite, appelée vitesse terminale (ou vitesse de dépôt) :

$$v_T = \frac{mgd}{12\nu A}. \quad (4.10)$$

Ceci n'est valable évidemment que si le nombre de Reynolds local calculé avec la vitesse terminale est bien petit, comme l'hypothèse en a été faite. Dans ce modèle, la particule est caractérisée par trois grandeurs : sa vitesse terminale, son temps caractéristique d'accélération et le nombre de Reynolds local (évalué avec la vitesse terminale).

4.1.2 Mouvements de l'atmosphère

Description statistique d'un écoulement. L'écoulement peut être vu sous deux points de vue. Dans l'approche eulérienne, l'observateur se place en un endroit et enregistre au fil du temps, les propriétés des particules qui passent à cet endroit : la vitesse, l'accélération, l'énergie, etc. Suivant le point de vue lagrangien, l'observateur s'attache à une particule et enregistre l'évolution de ses propriétés au cours du temps : position, vitesse, etc. Il s'agit là simplement de deux points de vue sur le même processus physique : la valeur $X_E(r, t)$ d'une grandeur mesurée selon Euler en un point r et un instant t données est égale à la valeur lagrangienne X_L de cette grandeur pour la particule i qui se trouve à cet endroit à cet instant :

$$X_E(r, t) = X_L(i : r(i, t) = r). \quad (4.11)$$

Généralement, on donne pour chaque variable une distribution de probabilités des valeurs qu'elle peut prendre [107]. Au sens eulérien, il s'agit de la probabilité au temps t et en un endroit r donnés que le fluide ait un état X . Au sens lagrangien, il s'agit de la probabilité qu'une particule soit dans un état donné (position, vitesse, etc.) connaissant son état initial. Ces deux grandeurs sont liées par la relation :

$$P_E(X, r, t) = \int P_L(X, r, t/X_0) p(X_0) dX_0. \quad (4.12)$$

Depuis quelques années, des expériences ont décrit les propriétés statistiques de grandeurs lagrangiennes dans un écoulement turbulent (voir Annexe A pour plus de détails).

En première approximation, la turbulence est considérée gaussienne : les distributions des vitesses sont gaussiennes et l'écoulement est alors caractérisé par les valeurs moyennes, variances et covariances de ces distributions ainsi que par les temps caractéristique d'évolution T_L .

Vitesse moyenne du vent. L'écoulement atmosphérique est un écoulement dans une couche limite, c'est-à-dire dans la couche influencée par la friction de l'écoulement de l'air sur la terre ou la végétation. De façon grossière, deux types de variations de la vitesse de l'écoulement peuvent être isolés. Le caractère turbulent de l'écoulement induit localement des changements de vitesse et de direction sur des échelles de temps très rapides. D'autre part, l'écoulement subit, sur des échelles de temps et d'espace plus grandes, des variations : le changement de vitesse du vent moyen. Conventionnellement, la vitesse du vent est estimée à 10 mètres au-dessus d'un sol nu. La distribution temporelle des vitesses moyennes du vent à 10 mètres u_{10} au dessus d'une surface libre (pas de forêt) est généralement considéré comme suivant une loi log-normale (e.g. [64]) :

$$\Pr \{u_{10} < u\} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp \left[-\frac{(\ln u - \ln u_g)^2}{2\sigma_{\ln}^2} \right] .. \quad (4.13)$$

A chaque vitesse moyenne correspond un profil vertical des vitesses. Il faut distinguer ce qui se passe au-delà et en-deçà de la hauteur de la canopée, qui représente l'échelle d'épaisseur de la rugosité de la couche limite. Des arguments de similitude [57, 61, 114] donnent (figure 4.3) :

- une croissance logarithmique avec l'altitude de la vitesse du vent dans la zone au-dessus de la canopée :

$$u(z) = u_H \left(1 + \frac{u_*}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{H-d} \right) \right), \quad (4.14)$$

où z est l'altitude, H la hauteur de la canopée, u_H la vitesse du vent au niveau de la canopée, u_* , k et d des paramètres liés aux caractéristiques de l'écoulement (k est une constante, d dépend de la structure de la canopée et u_* varie au cours du temps) ;

- une croissance exponentielle sous canopée :

$$u(z) = u_H \exp \left(\gamma \frac{z-H}{H} \right), \quad (4.15)$$

où γ est lié aux caractéristiques de l'écoulement.

Au dessus d'un espace ouvert, il est possible d'écrire :

$$u(z) = \frac{u_*}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{z_0} \right). \quad (4.16)$$

D'après cette équation, la distribution temporelle du paramètre u_* peut être facilement déduite de celle des vitesses moyennes de vent à 10 m au-dessus d'un espace ouvert donnée par l'équation (4.13).

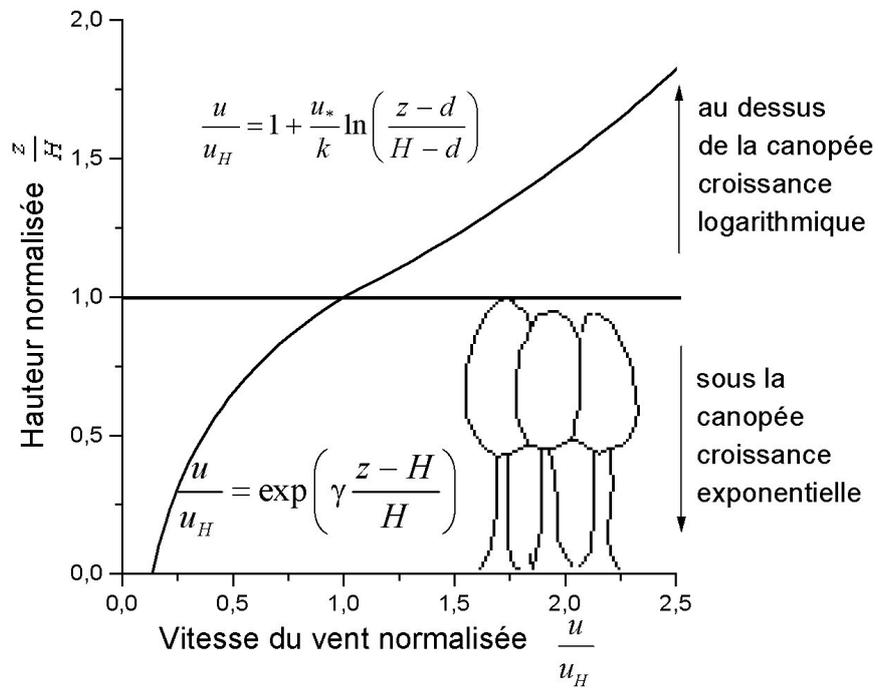


FIG. 4.3 – Profil de la vitesse moyenne du vent sous canopée et au-dessus [114].

Fluctuations statistiques autour de la valeur moyenne. La turbulence induit des variations rapides de la vitesse du vent, que l'on peut considérer comme des fluctuations statistiques autour de la valeur moyenne (cette valeur moyenne est u dans le plan horizontal et dans la direction du vent et nulle dans le plan vertical). Des mesures de l'évolution de l'écart-type de ces fluctuations avec l'altitude ont été effectuées [57]. Un modèle en est donnée par Wilson [114]. Pour lui, la forme de cette dépendance est identique dans toutes les directions :

$$\sigma(z) = \begin{cases} \alpha u_* \left(0, 2 + 0, 8 \frac{z}{H}\right) & \text{si } z \leq H \\ \alpha u_* & \text{si } z > H \end{cases}, \quad (4.17)$$

avec $\alpha = 1,25$ dans la direction verticale et $\alpha = 2$ dans la direction du vent.

4.1.3 Modèles simple de dispersion de graines

Trois modèles ont été utilisés pour représenter la dispersion des graines. Dans chaque modèle, la position d'une graine dans un écoulement fluide et sous champ gravitationnel est suivie au cours du temps.

Écoulement laminaire. C'est le modèle le plus simple où on néglige les effets de la turbulence (modèle WINDISPER de Nathan [87]). Une vitesse du vent est déterminée pour chaque vol et, connaissant cette vitesse, la trajectoire de la particule est déterministe. La vitesse terminale est atteinte instantanément et c'est la seule vitesse verticale.

$$\frac{dx}{dt} = u(z) \quad (4.18a)$$

$$\frac{dz}{dt} = -V_T. \quad (4.18b)$$

La distance à laquelle tombe la graine est alors :

$$D = \int_0^{z(0)} u(z) dz. \quad (4.19)$$

Pour la dispersion dans un milieu ouvert, on peut considérer que h est suffisamment faible pour considérer qu'il existe une hauteur z' telle que la distribution de vent moyen est simplement :

$$u(z) = \begin{cases} \frac{u_*}{k} \ln \left(\frac{z(0)-d}{z'-d} \right) & \text{si } z \leq z' \\ 0 & \text{si } z > z' \end{cases}. \quad (4.20)$$

Alors, la distance de dépôt est :

$$D = \frac{u_*}{\kappa v_T} \left[(z(0) - d) \ln \left(\frac{z(0) - d}{z' - d} \right) - (z(0) - z') \right]. \quad (4.21)$$

C'est-à-dire que la distribution des distances est identique, à un facteur de renormalisation près, à la distribution des vitesses de friction.

Variations des vitesses. Les fluctuations stochastiques induites par la turbulence ont a priori plus d'effet dans le plan vertical, où elles s'effectuent autour d'une valeur moyenne nulle, que dans le plan horizontal. Il y a plusieurs niveaux de détail avec lesquels on peut décrire la turbulence en adoptant le point de vue lagrangien (Annexe A), le plus simple étant de considérer que la composante verticale du vent u_z évolue avec un temps de corrélation T_L de telle façon que la distribution stationnaire de la vitesse selon l'axe verticale soit une gaussienne centrée en 0 (la vitesse moyenne est nulle) dont l'écart-type est σ_z (équation (4.17)).

Ceci est assuré par une équation différentielle stochastique (au sens d'Itô), où l'incrément de vitesse comporte une partie déterministe et une partie aléatoire :

$$du_z = \left[-\frac{u_z}{T_L} + \frac{\partial \sigma_z}{\partial z} \left(\frac{u_z^2}{\sigma_z^2} + 1 \right) \right] dt + \sqrt{\frac{2\sigma_z^2}{T_L}} dW \quad (4.22)$$

(dW est un nombre aléatoire dont la distribution est centrée et de variance dt).

La position de la particule évolue alors selon les équations :

$$\frac{dx}{dt} = u(z) \quad (4.23a)$$

$$\frac{dz}{dt} = u_z - V_T. \quad (4.23b)$$

Ce modèle, outre les fluctuations dans la direction du vent moyen, néglige d'autres phénomènes. D'abord il ne tient pas compte de l'inertie de la particule, c'est-à-dire du temps caractéristique d'accélération de la particule. Ensuite, le modèle néglige l'effet de croisement des trajectoires (de la particule et du fluide) : du fait de la gravité, la vitesse de la particule n'a pas exactement les mêmes caractéristiques statistiques que la vitesse du fluide, il est supposé implicitement ici.

Inertie des particules. Un raffinement supplémentaire consiste à prendre en compte l'inertie de la particule, c'est-à-dire le temps que met la particule pour aligner sa vitesse sur celle de l'écoulement. Pour cela, il faut écrire que le mouvement de la graine procède de l'action conjuguée de la force gravitationnelle et de la force de traînée. En notant \vec{R} et \vec{V} les vecteurs position et vitesse de la particule et \vec{u} le vecteur vitesse du vent, et d'après les équations (4.5) et (4.9), l'équation du mouvement devient :

$$m \frac{d^2 \vec{R}}{dt^2} = -\frac{\vec{u} - \vec{V}}{\tau_a} - m \vec{g}. \quad (4.24)$$

La composante horizontale de la vitesse du vent est donnée par les équations (4.14) et (4.15) et la composante verticale suit l'équation (4.22).

4.1.4 Courbes de dispersion

La figure 4.4 représente un exemple de courbes de dispersion pour la particule dont les paramètres sont résumés dans le tableau 4.3. Il apparaît clairement

| | |
|------------------------------|---------------------------------------|
| Viscosité dynamique de l'air | $\nu = 15,6 \cdot 10^{-6} m^2 s^{-1}$ |
| Masse | $m = 2,10^{-3} kg$ |
| Taille caractéristique | $d = 1,10^{-2} m$ |
| Section efficace | $A = 1,454 \cdot 10^{-4} m^2$ |
| Vitesse terminale | $v_T = 0,80 m.s^{-1}$ |

TAB. 4.3 – Paramètres de la graine utilisées pour les simulations

deux zones. Dans la région proche de la source (ici en 0), les trois courbes sont quasiment identiques : elles ne dépendent que de la distribution des vitesses moyennes de vent au cours du temps. Par contre, les queues de distributions sont très différentes selon le modèle utilisé. Sans turbulence, la queue décroît très vite. C'est le transport turbulent qui assure la dispersion à longue distance des graines, avec des queues de distribution très étales.

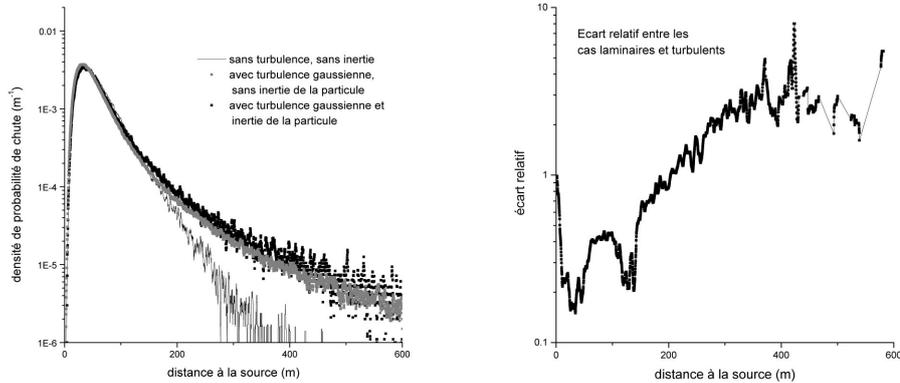


FIG. 4.4 – Gauche : Exemple de trois courbes de dispersion de la même graine avec les trois modèles (a) sans turbulence (WINDISPER) et sans variation de la hauteur de chute (b) sans turbulence avec variation de la hauteur de chute (c) modèle de turbulence SPREAD sans l'inertie des particules. Droite : Ecart relatif entre les courbes (b) et (c). La partie de la courbe de dispersion proche de la source est essentiellement affectée par les distributions des vitesses de vent et de hauteur initiale. La queue de la distribution est plus affectée par l'introduction de la turbulence.

4.2 Conclusion. Dispersion proche et lointaine dans le cas général

Les modèles de ce chapitre sont simplement descriptifs : n'ayant pas été validés expérimentalement, ils n'ont pas réellement de dimension prédictive. Néanmoins, ces « modèles jouets » peuvent être d'une grande utilité pour comprendre les mécanismes des processus.

Il ressort ainsi de cette étude que les distributions de la dispersion proche et de la dispersion lointaine sont indépendantes, car générées par des processus différents. La dispersion proche dépend de la distribution des vitesses moyennes du vent. A l'inverse, la dispersion lointaine dépend essentiellement du caractère turbulent de l'écoulement atmosphérique. Trois conclusions en découlent.

1. Il n'est pas possible de déduire la queue de la distribution de dispersion à partir de données sur la dispersion proche.
2. Pour avoir une idée de la queue de la distribution il faut avoir un modèle de l'écoulement turbulent atmosphérique et un modèle de la dispersion de particules massives dans un écoulement turbulent. Ces recherches sont aujourd'hui en cours (e.g. [94, 108]) et il est donc impossible aujourd'hui d'avoir un bon modèle des queues de distribution, même dans l'hypothèse de l'absence de diffusion secondaire ou de diffusion par un autre mécanisme (animaux en particulier).
3. Dans le modèle de transgression, la dispersion proche et lointaine peuvent (et même doivent) être gérées séparément.

Il n'y a pas de modèles mécanistes des courbes de dispersion pour les espèces zoochores. Pourtant, il est probable qu'il y ait de la même façon une différence marquée entre dispersion proche et lointaine. D'abord, les graines gardent souvent la possibilité d'être dispersées localement, en tombant, sans le concours d'animaux. Ensuite, les arbres ou les bosquets constituent des points de ralliement pour les animaux (perchoirs pour les oiseaux par exemple) qui y apportent préférentiellement les graines ingérées par ailleurs [45].

Chapitre 5

Modèle de la dynamique du contact forêt-savane

*Whereas a good simulation should include as much detail as possible, a good model should include as little as possible.*¹²

— John Maynard Smith (Models in Ecology).

Les deux chapitres précédents ont abordé la modélisation des processus spatialisés de la dynamique de transgression forêt savane. Le modèle FORSAT de cette dynamique intègre ces processus spatiaux, associés au processus temporel de succession. Ce chapitre décrit le modèle ainsi que son comportement émergent : les conditions pour lesquelles savane et forêt sont stables et les dynamiques possibles dans ce dernier cas.

5.1 Cadre du modèle

Le modèle de la transition forêt-savane doit pouvoir répondre à deux objectifs : être un objet d'étude pour comprendre comment les mécanismes interagissent pour donner le comportement émergent mais également un outil appliqué à la simulation de zones d'étude particulières. Le premier objectif implique que le modèle doit être simple et extraire le coeur du problème. Le second objectif implique que le modèle doit être compatible avec les données communes. Dans l'idéal, le modèle intégrerait les processus clefs (et eux seuls) en introduisant des paramètres identifiables sur le terrain.

5.1.1 Type de données disponibles

Les données susceptibles d'être disponibles sur une région donnée sont généralement peu nombreuses. Concernant la répartition de la végétation, des données précises sont disponibles depuis le milieu du XX^e siècle, d'abord sous la forme de photographies aériennes puis d'images satellites. Les photographies aériennes sont plutôt rares et dépendent des campagnes de cartographie des

¹²Alors qu'une bonne simulation doit inclure autant de détails que possible, un bon modèle doit en inclure aussi peu que possible.

autorités. Par contre, depuis la mise en service des satellites de cartographies (LANDSAT, SPOT), les acquisitions sont plus régulières.

Les données concernant l'évolution de ces répartitions sont de plus en plus nombreuses et dégagées des a priori. A long terme, les études de paléovégétation donnent une représentation de plus en plus précise de l'évolution générale des écosystèmes comme locale (voir chapitre 2). A court terme, des méthodes sont développées pour déterminer l'histoire du paysage que l'on observe (chapitre 2 et chapitre 6). Ces données sont encore parcellaires, et limitées notamment par les possibilités d'accès aux sites.

Enfin, au niveau des espèces, les connaissances sont très limitées – à l'exception de quelques essences d'intérêt commercial : la diversité est plus importante et les études moins nombreuses que pour les espèces des milieux tempérés.

5.1.2 Hypothèses

Deux processus : succession et feux. Les deux processus majeurs sont ceux identifiés dans les paragraphes 2.4 et 2.5 :

1. la succession, avec une composante spatiale : la dispersion des plantules et une composante temporelle : la croissance des arbres ;
2. le feu de savane, dont la composante spatiale est son parcours de la savane et la composante temporelle, leur fréquence.

Classes fonctionnelles de végétation. Une forêt ou une savane, ce sont avant tout des individus, herbes, arbustes, arbres, lianes qui, associés, forment un écosystème avec un faciès particulier. Ces individus appartiennent à des espèces différentes, certaines abondantes, d'autres moins. Chaque espèce a ses caractéristiques propres, ses préférences pour s'installer (quantité de lumière, nature du sol). Malgré leur différence, les individus d'espèces différentes peuvent avoir, pour un problème particulier, la même fonction dans l'écosystème. Par exemple, pour le problème de la dynamique d'une forêt naturelle, il est possible de distinguer trois types d'arbres. Lors de la création d'une trouée suite à la chute d'un arbre, certains arbres d'espèces bien particulières (pionniers, cicatriciels) s'installent. Ils poussent généralement vite, mais ne vivent pas très longtemps. Ils sont alors remplacés par des arbres d'espèces de succession secondaire, qui, eux-mêmes, laisseront place aux arbres de forêt mature. Il est donc possible de classer les différents individus dans trois classes fonctionnelles : cicatriciels, secondaires, primaires. Evidemment, si on considère deux problèmes différents, les individus se regroupent différemment.

Pour le problème de la succession forestière en savane, deux classes d'arbres peuvent être distinguées. Les pionniers sont des arbres héliophiles, qui ont la capacité de s'installer en savane ou en lisière. Les autres arbres, dits de forêt, s'installent ensuite et ont un rôle consolidateur de la zone de forêt pionnière. A ces deux classes d'arbres, il convient d'ajouter les herbes qui constituent l'essentiel de la savane.

Concernant le second processus, le feu de savane, deux classes de végétation sont à distinguer : la végétation basse (les herbes, arbustes et plantules) est à

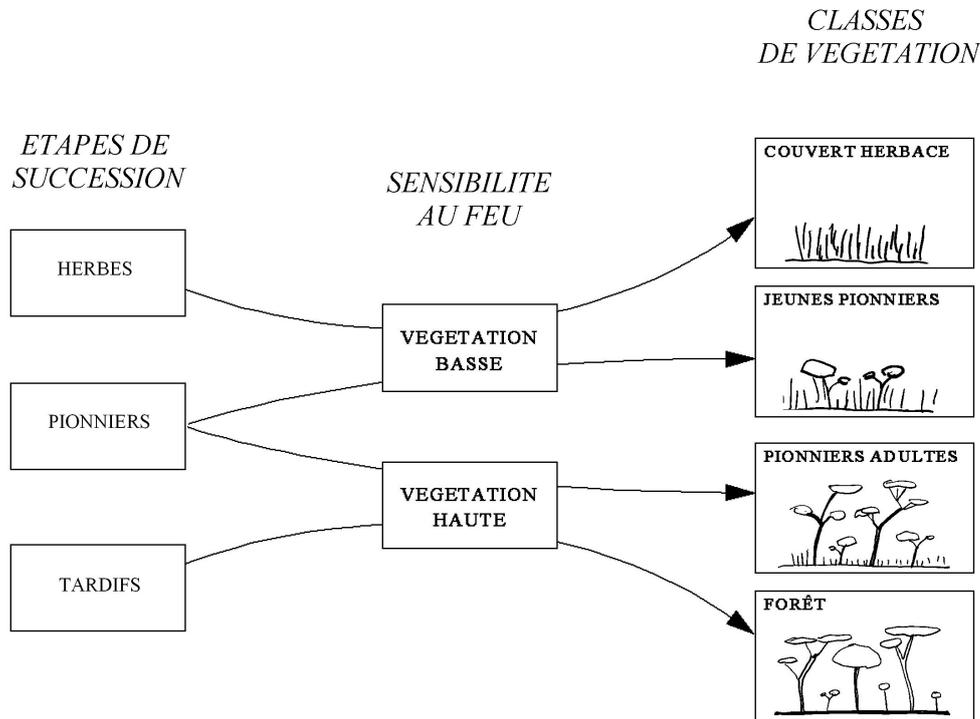


FIG. 5.1 – Classes de végétation prises en compte par le modèle FORSAT. Elles dérivent des classes fonctionnelles vis à vis des processus de succession et de feu. (Dessins MAD)

hauteur de flamme et leur partie aérienne est facilement détruite par le feu ; la végétation haute : les grands arbres dont le feuillage surcime les flamme qui échappent au feu.

Quatre classes de végétation sont donc à prendre en compte, pour la succession et le feu (figure 5.1) :

1. « Couvert Herbacé » : stade dominé par les herbes avec éventuellement des arbustes de savane ;
2. « Jeunes Pionniers » : stade mettant en présence un couvert herbacé importante et des plantules d'espèces de forêts héliophiles qui disséminent leur graines en savane (très sensibles aux feux) ;
3. « Pionniers Adultes » : stade dominé par des arbres pionniers avec éventuellement quelques individus de succession secondaire qui surciment un couvert herbacé épars (ce qui les protège du feu) ;
4. « Forêt » : stade dominé par les arbres avec un couvert herbacé quasiment inexistant, qui peut difficilement brûler.

Automate cellulaire stochastique. L'objet du modèle est de décrire l'évolution relative de zones de forêts et de savane, en se servant comme références

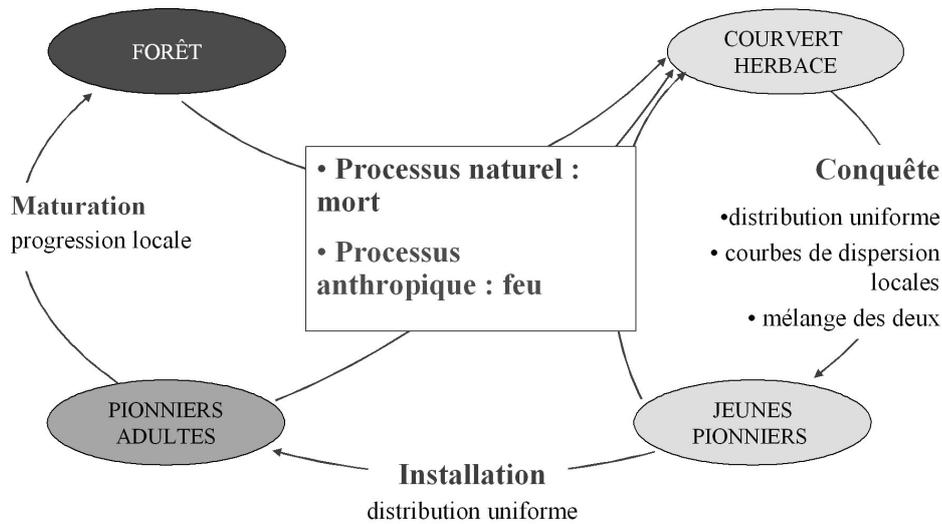


FIG. 5.2 – Transitions entre états de végétation dans le modèle FORSAT. Le cycle de succession peut être interrompu par la mort naturelle ou par le feu d’origine anthropique.

d’images satellites. Comme pour celles-ci, on considère un espace discrétisé en cellules élémentaires carrées de quelques mètres d’arête. On prend une valeur de 5 mètres : c’est suffisamment grand pour pouvoir avec peu de cellules représenter un espace de simulation de quelques kilomètres carrés et suffisamment petit pour que l’on puisse considérer la végétation homogène. Le pas de temps considéré est de 1 an, pendant lequel se succèdent deux phases : la phase de succession et la phase de feu. De façon schématique, la phase d’évolution correspond à la saison humide et la phase de feu à la saison sèche.

Les lois d’évolution, détaillées plus bas, sont stochastiques. Beaucoup trop de paramètres interviennent et trop peu de connaissance sont acquises sur les différentes espèces impliquées pour considérer une dynamique déterministe.

Le modèle est donc un modèle dynamique spatialisé où l’espace et le temps sont discrétisés et la variable (végétation) ne peut prendre qu’un ensemble fini de valeurs discrètes. Ce modèle entre donc dans la classe des automates cellulaires.

5.2 Description du modèle

Durant un pas de temps, deux actions sont effectuées, dont les algorithmes sont détaillés dans le paragraphe ci-dessous : l’évolution selon le cycle de succession et la propagation du feu en savane et en lisière de forêt (figure 5.2).

5.2.1 Succession

Le modèle du processus de succession comporte quatre étapes.

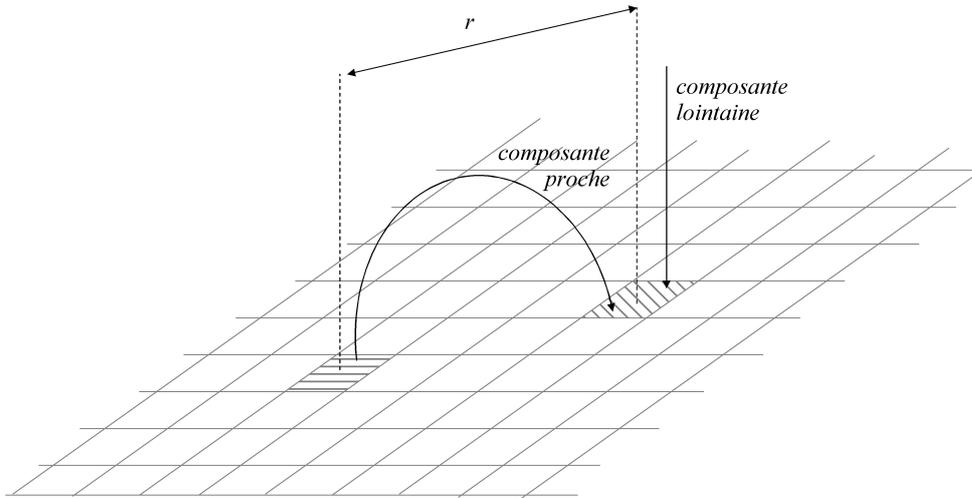


FIG. 5.3 – L’attribution des probabilités de transition de l’état Couvert Herbacé à l’état Jeunes Pionniers. La composante lointaine est uniforme. La composante proche tient compte explicitement des distances entre la cellule réceptrice et les cellules forestières avoisinantes.

Conquête (Couvert Herbacé à Jeune Pionniers). L’apparition de pousses d’arbres pionniers de la forêt intègre la dissémination des graines de ces espèces et leur germination. A chaque pas de temps, une probabilité de passage vers le stade Jeune Pionniers est assignée à chaque parcelle du type Couvert Herbacé. Cette probabilité dépend de la quantité de graines tombées sur la parcelle et de la probabilité qu’ont ces graines de germer. Comme le suggèrent les résultats du chapitre 4, la dispersion des graines peut être vue comme la somme de deux composantes (figure 5.3).

La composante proche est traitée explicitement pour représenter le fait que les plantules apparaissent préférentiellement près des arbres établis en lisière ou autour des arbres isolés en savane (c’est-à-dire près des cellules « forestières » : Pionniers Adultes et Forêt). La probabilité d’apparition de plantules pionnières dans une cellule i est la somme des contributions des cellules forestières dans un voisinage V . La contribution apportée par une cellule forestière j dépend de la distance entre les cellules i et j .

La composante lointaine induit une probabilité additionnelle, qui peut, en première approximation, être considérée uniformément répartie sur la savane.

$$p_{CH \rightarrow JP}^{(i)} = p_{CH \rightarrow JP}^0 + \sum_{j \in V} f(r_{ij}). \quad (5.1)$$

Croissance (Jeune Pionniers à Pionniers Adultes). La probabilité de croissance ne fait intervenir aucun processus spatial : la probabilité de croissance $p_{JP \rightarrow AP}$ est identique pour toutes les cellules Jeunes Pionniers. Le temps nécessaire à un pionnier pour surcimer le couvert herbacé est alors une variable

aléatoire dont l'espérance est :

$$T_{JP \rightarrow AP} = \frac{1}{p_{JP \rightarrow AP}}. \quad (5.2)$$

Maturation (Pionniers Adultes à Forêt). La maturation d'une parcelle de forêt consiste en l'installation d'espèces de succession secondaire qui permettent l'établissement d'un faciès de forêt. De la même façon que pour la phase de conquête, deux composantes doivent être considérées : une composante proche, qui représente la progression de proche en proche des espèces de forêt et une composante lointaine qui représente la possibilité d'apparaître loin du massif.

Mort (retour à Couvert Herbacé). Chaque cellule de végétation a la possibilité de disparaître (mort de la plante) et de laisser place à une cellule Couvert Herbacé. Cette probabilité $p_{X \rightarrow CH}$ est supposée identique pour chaque état. Le temps d'un cycle (Couvert Herbacé à Couvert Herbacé) est :

$$T_{CH \rightarrow CH} = \frac{1}{p_{X \rightarrow CH}}. \quad (5.3)$$

5.2.2 Feu

Le modèle utilisé pour modéliser l'effet du feu est tiré du modèle de la dynamique de feu présenté au chapitre 3. Comme on ne s'intéresse qu'aux structures statiques, il suffit de considérer le modèle de percolation de liens équivalents avec différents types de végétation. A chaque état de végétation est associée une probabilité de brûler, la plus grande étant pour les herbes et la plus faible pour la forêt.

L'algorithme est initialisé avec l'inflammation de cellules de Couvert Herbacé. Il se termine de lui-même lorsque tout ce qui devait être brûlé l'est. Après le feu, la surface brûlée est régénérée en cellules Couvert Herbacé.

5.2.3 Paramètres du modèle

Trois types de paramètres jouent sur la dynamique du modèle.

Paramètres physiologiques. Les paramètres physiologiques sont les probabilités de base décrites dans les paragraphes 5.2.1 et 5.2.2 : les probabilités de transition d'un état à l'autre et leur sensibilité au feu.

Paramètre environnemental. Des conditions climatiques ou pédologiques particulières peuvent modifier les paramètres physiologiques. Ces paramètres peuvent être homogène ou peuvent prendre des valeurs différentes pour chaque cellule. Pour simplifier, un paramètre environnemental ω jouant multiplicativement sur chaque probabilité de transition dans le cycle de succession a été considéré. Une valeur égale à 1 est neutre, une valeur inférieure à 1 représente

des zones défavorables et une valeur supérieure des zones favorables. Il n'a pas d'influence sur les sensibilités au feu.

D'autres types de paramètres peuvent être envisagés, soit qu'il ne jouerait que sur une partie des paramètres de succession ou qu'il influencerait aussi les sensibilités au feu. Différents types de paramètres ont été testés, qui se traduisent tous par des influences similaires sur le comportement émergent.

Paramètre anthropique. L'intensité de la perturbation d'origine anthropique est représentée par la fréquence des feux ϕ , qui détermine la succession des années où il y a mise à feu de la savane et de celles où il n'y en a pas. Cette succession peut être notifiée explicitement (cycle avec le nombre de mises à feux) ou résulter d'une expérience aléatoire.

5.3 Comportement émergent du modèle FORSAT

5.3.1 Comportement qualitatif

La première étape consiste à vérifier que les modes de progression identifiés par les études de terrain sont bien retrouvés par le comportement émergent du modèle. Pour cela, on considère comme situation initiale un contact forêt savane avec deux entrants de savane en forêt. Les paramètres sont pris dans des plages raisonnables mais n'ont pas été particulièrement choisis (table 5.1). Les différentes caractéristiques de la progression sont effectivement reproduites (figure 5.4) : une progression la lisière, avec un rattrapage des golfes de savane, l'apparition de bosquets en savane, qui grossissent ou disparaissent et sont finalement incorporés au massif ou entre eux par l'apparition d'un pont de végétation. La différence entre deux hypothèses de pression de feu est très nette : pour des feux fréquents, il ne reste que la progression du front (figure 5.4).

Le modèle minimal pour retrouver ces caractéristiques doit faire intervenir : une composante longue distance de la dispersion (qui permet l'initiation de bosquets en savane), une composante courte distance, quelle que soit sa portée, c'est-à-dire l'apparition préférentielle des pionniers près des arbres établis (qui permet l'organisation d'un bosquet autour d'un arbre isolé) et le passage régulier du feu en savane.

5.3.2 Variables de description.

Pour étudier le système (c'est-à-dire la portion de paysage modélisée) il faut trouver des variables qui permettent de discriminer entre des zones de savane et des zones de forêt. Les zones de forêt sont représentées par un ensemble connexe (agrégat) de cellules dans l'un des états représentant des arbres « Pionniers Adultes » et « Forêt ». Les zones de savane sont des ensembles connexes de cellules « Couvert Herbacé » ou « Jeunes Pionniers ». Le paysage est dit forestier s'il y a un agrégat de forêt dont la taille est de l'ordre de la taille du système. A l'inverse le paysage est savanicole si les agrégats de forêt sont petits devant la taille du système. La figure 5.5 présente un exemple de chaque paysage.

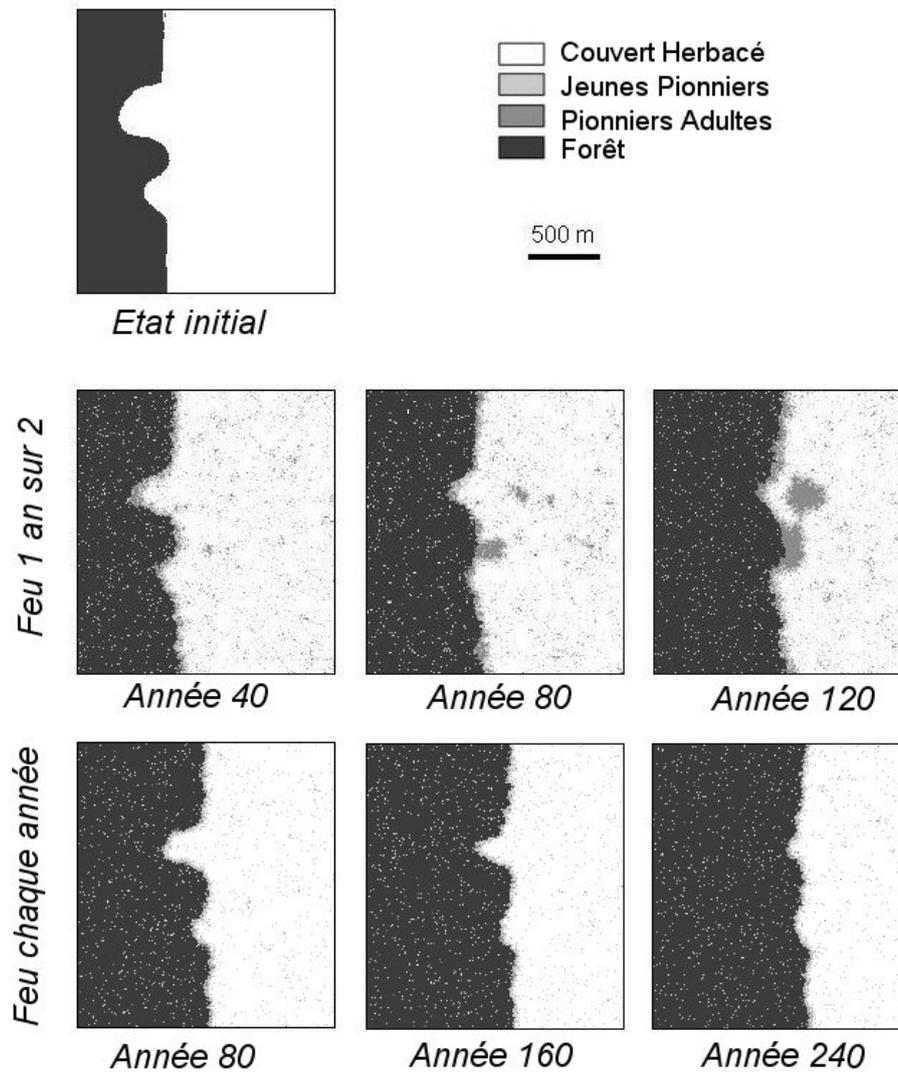


FIG. 5.4 – Comportement émergent du modèle FORSAT pour les paramètres de la table 5.1 pour des feux 1 an sur 2 (haut) et chaque année (bas). Pour la fréquence de feux la plus forte, la lisière progresse avec un comblement des golfes de savanes. Pour une fréquence de feux plus faible, il y a en plus apparition de bosquets en forêt et incorporation de ce bosquet par apparition d'un pont de végétation.

| Etat de végétation | Couvert Herbacé | Jeunes Pionniers | Pionniers Adultes | Forêt |
|---|-------------------------------------|------------------|-------------------|-------|
| Probabilité de succession : | | | | |
| composante globale | 0,02 | 0,2 | 0 | – |
| composante locale | $0,1 \exp(-0,1x^2)$ | 0 | 0,2 | – |
| distance (cellules) | 10 | – | 1 | – |
| Origine | Forêt | – | Forêt | – |
| | Pionniers Adultes | | | |
| Probabilité de brûler | 1 | 0,55 | 0,2 | 0,005 |
| Probabilité de retour à Couvert Herbacé | 0,005 | | | |
| Facteur environnemental | homogène : 1 | | | |
| Fréquence de feux | cyclique : 5 feux tous les deux ans | | | |

TAB. 5.1 – Paramètres du modèle FORSAT pour la validation qualitative du modèle. Les probabilités de succession vers l'état suivant dans le cycle se décomposent en un composante globale (uniformément distribuée sur l'espace de simulation) et une composante locale, au voisinage des états d'origine (le voisinage s'étend jusqu'à une distance déterminée). Les probabilités de brûler sont décroissantes avec l'avancement dans le stade de succession. Les paramètres ne sont pas basés sur une étude précise mais choisis parmi l'ensemble des possibilités pour que les temps caractéristiques du comportement émergent du modèle (apparition des bosquets, progression de la lisière) soient compatibles avec les temps observés.

Si on appelle n_{\max} la taille du plus gros agrégats de cellules forestières, la fraction de l'espace occupée par cet agrégat est :

$$f = \frac{n_{\max}}{N}, \quad (5.4)$$

où N est la taille du système (nombre de cellules composant la zone étudiée). Cette fraction tend vers 0 lorsque N tend vers l'infini pour un paysage de savane et est fini pour un paysage de forêt et peut être interprété comme la probabilité de chaque cellule d'appartenir au plus gros amas de forêt. Dans la limite des très grands systèmes, il s'agit d'une grandeur intensive. Une autre variable d'état intensive utilisée pour décrire le paysage est la proportion p de cellules forestières sur la carte (figure 5.5).

5.3.3 Transition de phases

En physique, on nomme phases différents arrangements d'une même substance, ces arrangements correspondant à des propriétés différentes de la matière qui en résulte. Il s'agit de plusieurs états qualitativement différents. Des paramètres extérieurs déterminent quelle phase est stable, c'est-à-dire vers quel état tend la substance. Ainsi, les molécules d'eau peuvent elles s'arranger en gaz, en liquide ou en solide. C'est toujours de l'eau, mais elle prend des formes qualitativement différentes selon la température et la pression auxquelles on la place. Le changement de la phase stable lors du changement des paramètres extérieurs constitue une transition de phase (voir Annexe E).

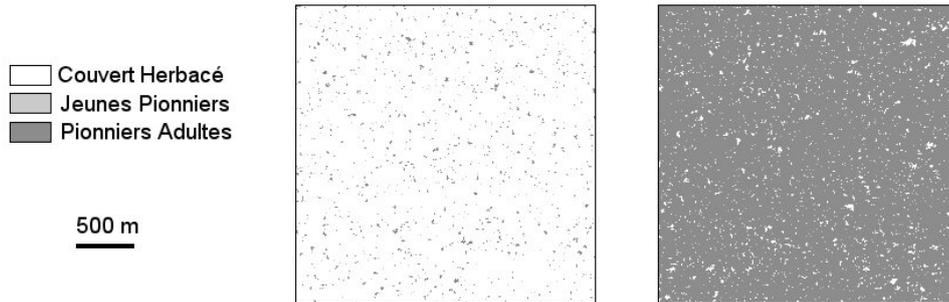


FIG. 5.5 – Exemple de paysage dans la phase savane (gauche, $p = 0,018$, $f = 0,001$) et dans la phase forêt (droite, $p = 0,943$, $f = 0,930$).

On peut ainsi voir la savane et la forêt comme deux phases d'un même paysage. Sous l'action du paramètre environnemental et du paramètre anthropique, le paysage se trouve dans l'une ou l'autre phase. En modifiant ces paramètres, l'état d'équilibre peut changer et on a une transition de phases. L'état dans lequel se trouvait le système jusqu'alors devient instable et le paysage évolue vers l'autre phase.

Pour décrire une transition de phases, on se sert d'un paramètre d'ordre : une variable d'état du système qui, conventionnellement, vaut 0 pour une phase et prend des valeurs non nulles pour l'autre phase. De façon analogue à ce qui est fait pour la percolation, le paramètre d'ordre peut être ici la variable f : la proportion de l'espace occupée par le plus gros amas de forêt.

5.4 Transition entre climax forestier et climax de savane

5.4.1 Etude du comportement émergent du modèle

Il y a deux aspects dans la dynamique de l'interface entre forêts et savanes : la progression sur leur marge des massifs établis, notamment des forêts galeries et l'apparition de bosquets en savane. Ce paragraphe s'intéresse à ce dernier aspect, en prenant comme état initial un paysage complètement savanicole.

Bien que le travail de modélisation ait consisté à réduire le modèle FORSAT aux processus-clés et à représenter ces derniers de la façon la plus simple, le nombre de paramètres reste important. Il n'est donc pas possible d'explorer systématiquement la sensibilité du modèle à tous les paramètres.

Comme on l'a vu, l'état d'équilibre atteint est soit une savane soit une forêt. Ce qui peut conduire à la transition entre ces deux phases, ce sont les changements soit des conditions environnementales (représentée par un paramètre environnemental), soit de la pression anthropique (représentée par la fréquence des feux). En prenant des probabilités de base simples et en se limitant à trois états (table 5.2), il est possible d'étudier la transition sous l'effet de ces deux paramètres.

| Etat de végétation | Couvert Herbacé | | Jeunes | Pionniers |
|---|-----------------|-------------------|--------------------|-----------|
| | | | Pionniers | Adultes |
| Probabilité de succession : | | | | |
| composante globale | 0,05 | | 0,2 | – |
| composante locale | 0,1 | | 0 | – |
| distance (cellules) | 1 | | – | – |
| Origine des plantules | Forêt | | – | – |
| | | Pionniers Adultes | | |
| Probabilité de brûler | 1 | | 0,5 | 0,2 |
| Probabilité de retour à Couvert Herbacé | | | 0,005 | |
| Facteur environnemental ω | | | homogène, variable | |
| Fréquence de feux ϕ | | | cyclique, variable | |

TAB. 5.2 – Paramètres du modèle FORSAT modifié à 3 états pour l’analyse de la transition de phases.

On semble perdre en généralité en fixant arbitrairement la plupart des paramètres du modèles. En fait, des simulations avec des paramètres différents que ceux utilisés ont été faites également (mais moins systématiquement) et ont montré que la nature des transitions étaient la même même si les détails changent (valeurs des paramètres conduisant à la savane à la forêt, vitesse de progression, etc.).

Reste la question du choix du jeu de paramètres particulier qui doit servir de base. En l’absence de mesures de terrain et pour garder au modèle toute sa généralité, ces paramètres doivent respecter quelques règles simples et raisonnables :

1. les probabilités de transition doivent mener à des temps de transition moyen de l’ordre de quelques années ;
2. la probabilité de mort des états forestiers (retour à Couvert Herbacé) doit être relativement faible, produisant un cycle naturel de l’ordre de quelques dizaines d’années ;
3. les probabilités de brûler doivent décroître depuis les cellules Couvert Herbacé qui brûlent facilement jusqu’aux cellules Pionniers Adultes qui sont quasiment toujours épargnées.

5.4.2 Modèle de la transition en l’absence de feu

Modèle simplifié. En l’absence de feu, le modèle limité à trois états Couvert Herbacé (H), Jeunes Pionniers (J) et Pionniers Adultes (P) avec une dispersion proche limitée aux plus proches voisins se réduit à 4 règles simples.

$$\begin{array}{l}
 J \xrightarrow{\beta} P \\
 J \xrightarrow{\alpha} H \\
 P \xrightarrow{\alpha} H.
 \end{array} \tag{5.5}$$

La dernière loi fait intervenir le nombre n de voisins P d'un site H :

$$H \xrightarrow{\gamma+n\delta} J. \quad (5.6)$$

Ces lois font intervenir 4 paramètres :

1. α est le taux de mortalité des pionniers (jeunes ou adultes) ;
2. β est le taux de croissance des jeunes pionniers en pionniers adultes ;
3. γ est la partie homogène du taux de recrutement des pionniers (qui ne dépend pas du voisinage). C'est une fonction non décroissante de P : plus il y a d'adultes, plus il y a de graines. De façon générale, γ peut se décomposer en une partie constante γ_0 (un fond homogène assuré par l'apport de graines depuis l'extérieur) et une partie dépendant du nombre x_P de sites dans l'état P :

$$\gamma = \gamma_0 + \gamma_1(x_P) ; \quad (5.7)$$

4. δ est la probabilité de transition additionnelle que chaque voisin P d'une cellule H lui confère.

Champ moyen. L'analyse du champ moyen du modèle propose des équations d'évolution des proportions de l'espace occupé par les états H , J et P en supposant l'absence de structures spatiales dans la répartition des différents sites. En particulier, la probabilité pour un site H qu'un de ses voisins pris au hasard soit dans l'état P est simplement égal à la proportion x_P de sites P . La probabilité que n des quatre voisins d'une site H soient dans l'état P est alors :

$$C_4^n x_P^n (1 - x_P)^{4-n}. \quad (5.8)$$

Alors, la probabilité additionnelle de passage moyenne $\bar{\delta}$ est en moyenne :

$$\begin{aligned} \bar{\delta}(x_P) &= \sum_{n=0}^4 n \delta C_4^n x_P^n (1 - x_P)^{4-n} \\ &= 4\delta x_P. \end{aligned}$$

On est donc amené au système d'équations suivant, où le temps a été ré-échelonné telle que $\alpha = 1$:

$$\begin{aligned} \dot{x}_H &= x_J + x_P - (\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)) x_H \\ \dot{x}_P &= -x_P + \beta x_J \\ x_J &= 1 - x_P - x_S. \end{aligned} \quad (5.9)$$

Lorsque l'équilibre est atteint, les dérivées temporelles sont nulles. Le système devient alors :

$$\begin{aligned} x_J + x_P &= (\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)) x_H \\ x_J &= \frac{x_P}{\beta} \\ x_S &= 1 - x_P - x_J. \end{aligned} \quad (5.10)$$

Soit, en exprimant la première équation au moyen des deux autres :

$$0 = x_P \left(1 + \frac{1}{\beta}\right) - (\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)) \left(1 - \left(1 + \frac{1}{\beta}\right) x_P\right). \quad (5.11)$$

Soit encore :

$$x_P = \frac{\beta}{1 + \beta} \left(1 + \frac{1}{\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)}\right)^{-1}. \quad (5.12)$$

Il faut donc chercher les solutions de l'équation :

$$x = f(x), \quad (5.13)$$

où :

$$f(x) = \frac{\beta}{1 + \beta} \left(1 + \frac{1}{\gamma(x) + \bar{\delta}(x)}\right)^{-1}. \quad (5.14)$$

Considérant que $\gamma(x_P)$ est une fonction non décroissante de x_P (la probabilité d'apparition d'une pousse ne peut pas diminuer quand le nombre d'arbres augmente), on montre facilement que f est une fonction positive monotone croissante entre 0 et 1 et toujours strictement inférieure à 1. L'équation admet donc :

1. une unique solution non nulle si $f(0) > 0$, c'est-à-dire, puisque $\delta(0) = 0$, si $\gamma(0) > 0$ (avec apport de graines extérieures) ;
2. une unique solution nulle si $f(0) = 0$ et $f'(0) \leq 1$, c'est-à-dire si $\gamma(0) = 0$ (système isolé de l'apport de graines extérieures) et que les accroissement $\gamma'(0)$ et $\delta'(0)$ autour de 0 des fonctions $\gamma(x)$ et $\delta(x)$ est suffisamment faible, car :

$$f'(0) = \frac{\beta}{1 + \beta} [\gamma'(0) + \bar{\delta}'(0)] ; \quad (5.15)$$

3. deux solutions, une nulle instable et l'autre nulle stable, si $f(0) = 0$ et $f'(0) > 1$.

La figure 5.6 montre comment évolue la proportion de sites P en fonction du paramètre environnemental ω introduit au paragraphe 5.2.3. Ce paramètre joue multiplicativement sur les probabilités de transition :

$$\begin{aligned} \beta &= \omega\beta^0 \\ \gamma &= \omega\gamma^0 \\ \delta &= \omega\delta^0. \end{aligned}$$

Lorsque le système n'est pas isolé et que des graines peuvent venir de l'extérieur ($\gamma^0(0) > 0$), il y a toujours une solution, proche de 0 dans les conditions défavorables à la forêt (savane avec quelques arbres de forêt) et augmentant progressivement lorsque on passe dans des conditions de plus en plus favorable à la forêt. Lorsque le système est isolé ($\gamma^0(0) = 0$), la proportion à l'équilibre est nulle tant que :

$$f'(0) = \frac{\omega^2\beta}{1 + \omega\beta} \frac{\gamma'(0) + \bar{\delta}'(0)}{[1 + \omega^2(\gamma(0) + \bar{\delta}(0))]^2} \leq 1, \quad (5.16)$$

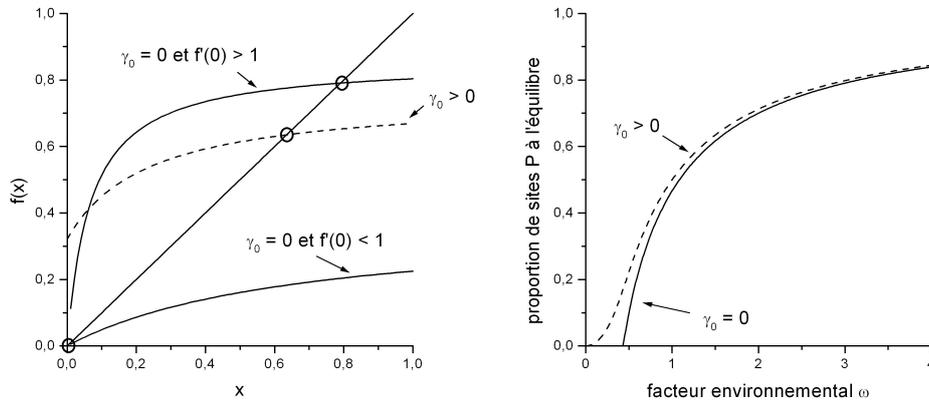


FIG. 5.6 – Gauche : Représentation graphique de l'équation (5.14). Il y a une solution stable non nulle si $\gamma_0 > 0$. Il y a une solution stable nulle si $\gamma_0 = 0$ et $f'(0) \leq 1$. Il y a deux solutions, l'une instable (0) et l'autre stable si $\gamma_0 = 0$ et $f'(0) > 1$. Droite : Transition continue sous l'influence du paramètre environnemental ω dans les cas $\gamma_0 = 0$ et $\gamma_0 > 0$.

puis passe continûment à des valeurs non nulles au-delà d'un certain seuil. Dans les deux cas, il y a une transition continue entre un paysage à faible proportion de pionniers (savane) et un paysage à forte proportion de pionniers (forêt).

Transition continue forêt-savane. Lorsqu'on change le facteur environnemental, comment l'état d'équilibre du modèle FORSAT sans feu change-t-il en l'absence de feu? Comme le prédit l'approche de champ moyen, la transition est continue : lorsque le facteur environnemental augmente, le paramètre d'ordre f passe continûment d'une valeur nulle (aux effets de taille finie près) à une valeur proche de 1 (figure 5.7). Le taux de couverture forestière varie également de façon continue. La figure 5.9 montre la possibilité de convergence vers un paysage intermédiaire. Le nombre d'agrégats présente un maximum pour la valeur critique du paramètre environnemental. L'évolution temporelle de cette grandeur montre, lorsqu'il y a convergence vers un paysage de forêt, l'apparition de bosquets puis la diminution de leur nombre qui dénote leur coalescence.

5.4.3 Modèle de la transition en présence de feu

Gestion des feux de savane dans le modèle. Deux problèmes se posent lorsqu'il s'agit de faire intervenir le feu dans le modèle. Le paramètre anthropique est la fréquence des années avec mise à feu de la savane. Mais une même fréquence peut correspondre à une succession périodique d'années avec ou sans feu ou à une succession aléatoire. Comme le montre la figure 5.10, le choix d'une séquence particulière ou de la loi de la variable aléatoire menant à la bonne fréquence peut modifier sensiblement le régime « stationnaire ». La solution retenue consiste à considérer des séquences fixées pour quelques valeurs

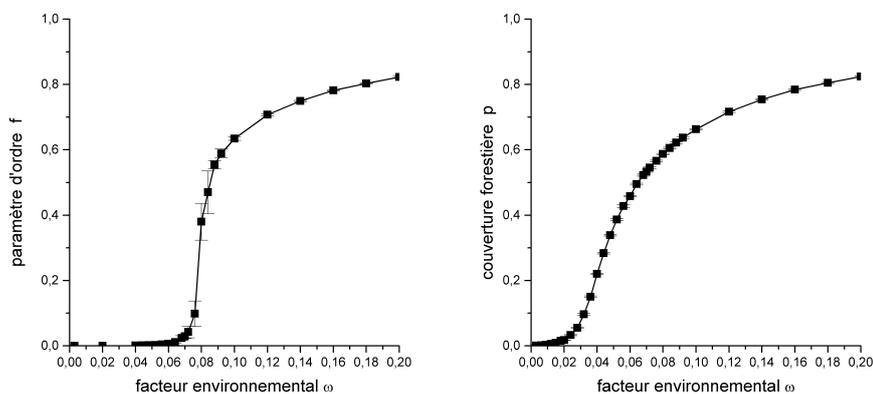


FIG. 5.7 – Evolution du paramètre d'ordre f et de la couverture forestière p à l'équilibre en fonction du paramètre environnemental à la transition sans feu

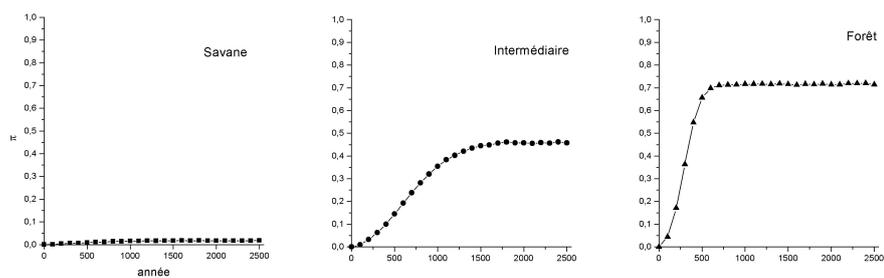


FIG. 5.8 – Scénarios d'évolution de temporelle de la couverture forestière à la transition sans feu pour trois valeurs du paramètre environnemental : $\omega = 0,002$, $\omega = 0,06$, $\omega = 0,10$.

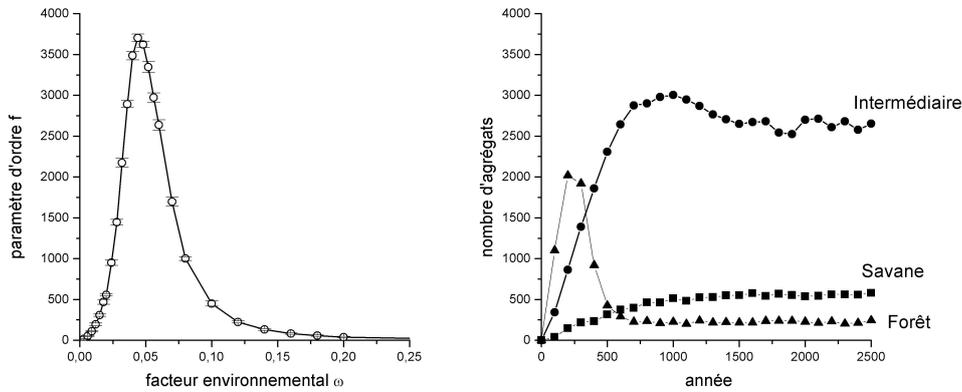


FIG. 5.9 – Gauche : évolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition sans feu. Droite : scénarios d'évolution des nombres d'agrégats pour différentes valeurs du paramètre environnemental : $\omega = 0,002$, $\omega = 0,06$, $\omega = 0,10$.

simples de la fréquence de feux. Le deuxième problème concerne le choix de l'endroit où situer la mise à feu en savane. Une solution est de faire partir un certain nombre de feux en tirant les sources au hasard : cela favorise le comblement rapide des petites savanes incluses dans une zone de forêt, puisqu'il y a peu de chances qu'elles subissent le feu. La solution retenue est d'effectuer une mise à feu dans chaque ensemble connexe de savane, quel que soit sa taille lors des années avec feu.

Ces deux solutions privilégient la robustesse des résultats au détriment d'un réalisme dans les hypothèses qui de toute façon n'aurait été que de façade en l'absence de données sur les séquences réelles d'années avec ou sans feu ou sur les probabilités de mise à feu des savanes en fonction de la taille. L'objectif étant de décrire qualitativement l'influence d'une action anthropique régulière, elles permettent d'éviter d'avoir à traiter un bruit additionnel dans les variables.

Changements induits par le feu. Le feu est un phénomène qui change d'échelle spatiale et temporelle par rapport au phénomène d'évolution : le feu parcourt en un temps court une grande partie de l'espace de simulation et apporte d'une certaine façon une corrélation sur une grande distance. Une approche de champ moyen est donc impossible. On peut par contre raisonner sur les agrégats de pionniers adultes en forêt.

Sans feu, la vitesse d'une interface entre forêt et savane est constante et définie par le jeu de paramètres et ne dépend pas de la topologie de cette interface. Le feu induit deux changements. D'abord, en passant il peut rogner la surface de l'agrégat, c'est-à-dire qu'il modifie la vitesse de croissance de l'interface. D'autre part, il tend à éliminer les aspérités, à lisser l'interface : ce qui dépasse est plus soumis au feu, moins protégé. La façon la plus simple de représenter cette situation est de considérer le modèle d'Allen-Cahn : la vitesse de l'interface est égale à une vitesse de base plus une vitesse proportionnelle à

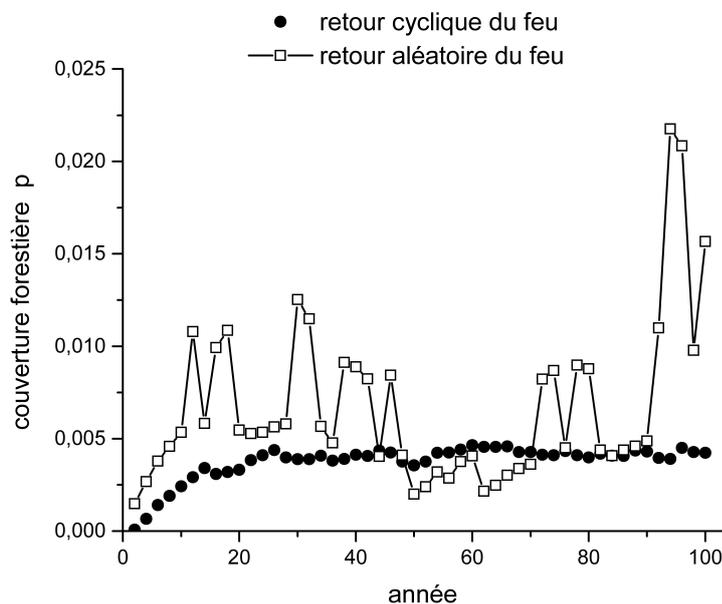


FIG. 5.10 – Evolution du nombre d'agrégats au cours du temps pour deux séquences de feu de même valeur moyenne.

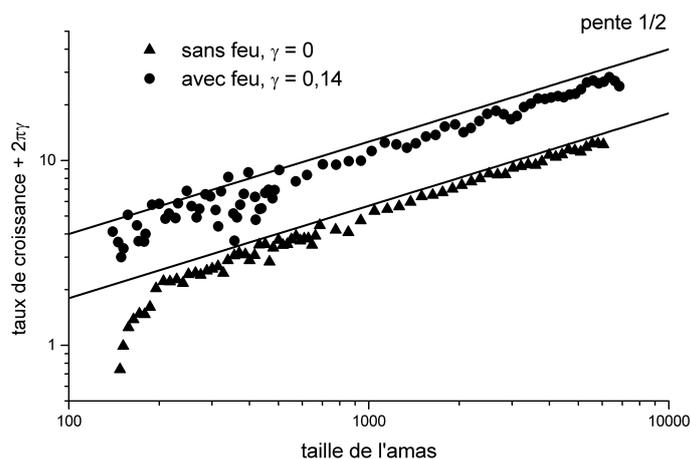


FIG. 5.11 – Mise en évidence de la tension de surface en présence de feu. Le graphique représente $\frac{dS}{dt} + 2\pi\gamma$ en fonction de S en coordonnées logarithmiques. Selon l'équation (5.17), on attend un comportement en loi de puissance $\frac{1}{2}$. Ce comportement est obtenu pour une tension de surface nulle dans le cas sans feu et pour une tension de surface $\gamma = 0,14$ dans le cas avec feu.

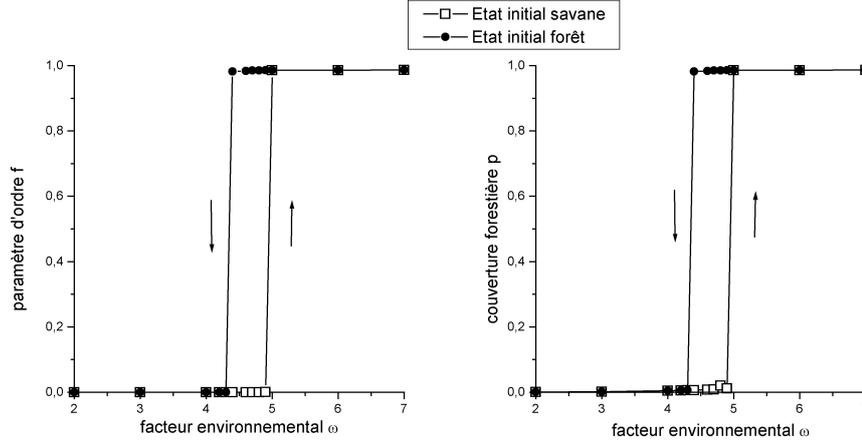


FIG. 5.12 – Evolution du paramètre d'ordre f et de la couverture forestière p à l'équilibre en fonction du paramètre environnemental à la transition avec retour annuel du feu

la courbure locale (voir Annexe E) :

$$v(\kappa) = v_0 - \gamma\kappa. \quad (5.17)$$

Pour un agrégat circulaire de rayon R et de surface $S = 2\pi R$, la vitesse de croissance de cet agrégat est alors :

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= 2\pi R \left(v_0 - \frac{\gamma}{R} \right) \\ &= 2\sqrt{\pi} v_0 \sqrt{S} - 2\pi\gamma. \end{aligned} \quad (5.18)$$

La figure 5.11 met en évidence la possibilité de représenter la croissance de bosquets de forêt en savane par le modèle d'Allen-Cahn. Après le régime transitoire, la croissance de l'agrégat dans la situation sans feu est compatible avec la forme :

$$\frac{dS}{dt} \propto \sqrt{S}, \quad (5.19)$$

donc avec une croissance sans tension de surface. Avec feu tous les ans, elle est compatible avec l'équation (5.18) avec une tension de surface $\gamma = 0,14$.

Transition avec retour annuel du feu. Le feu a pour premier effet de déplacer les transitions induites par le sol ou le climat vers des valeurs de paramètres plus élevés : il stabilise la phase savane (figures 5.12 et 5.14). jusqu'à des valeurs importantes du facteur environnemental $\omega = 4 - 5$ alors que la transition s'amorçant vers $\omega = 0,05$ en l'absence de feux. Ensuite, la transition est discontinue : il y a une plage de valeurs qui ne peuvent pas être atteintes par le paramètre d'ordre. Cette discontinuité se traduit par un hysteresis : autour du point critique de transition pour lesquels l'état d'équilibre atteint dépend des conditions initiales (paysage forestier si l'état initial est une forêt de pionniers, paysage de savane si l'état initial est une savane).

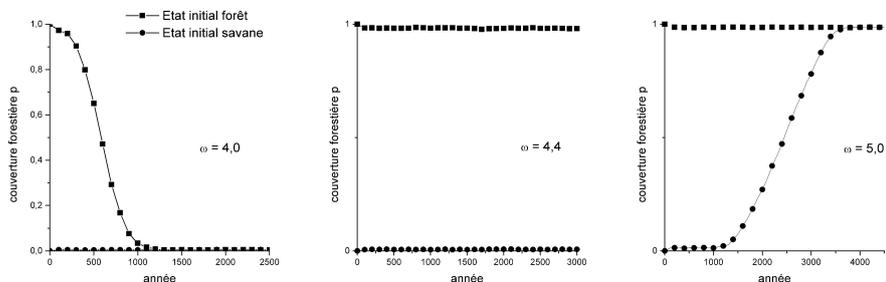


FIG. 5.13 – Scénarios d'évolution temporelle de la couverture forestière à la transition avec retour annuel du feu pour trois valeurs du paramètre environnemental : $\omega = 4,0$, $\omega = 4,4$, $\omega = 5,5$.

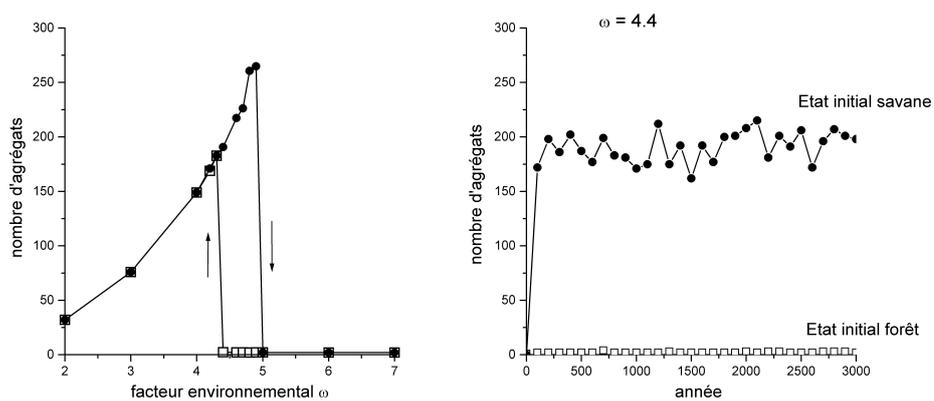


FIG. 5.14 – Gauche : évolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition avec retour annuel du feu. Droite : scénario d'évolution du nombre d'agrégats pour $\omega = 4,4$ avec deux conditions initiales différentes (savane et forêt).

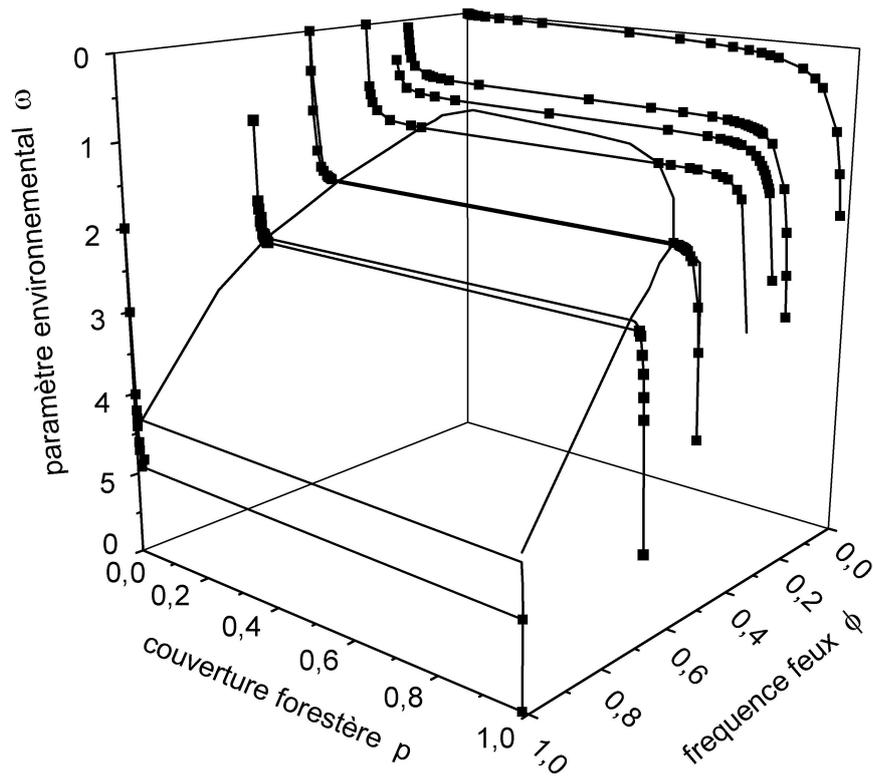


FIG. 5.15 – Diagramme de la transition forêt-savane du type van der Waals. Les courbes représentent l'évolution à fréquence de feu fixée de la couverture forestière à l'équilibre pour différents facteurs environnementaux. Pour les plus faibles fréquences de feux, la transition est continue : toutes les couvertures forestières sont accessibles. Pour les fréquences de feux les plus élevées, la transition est discontinue : les valeurs intermédiaires de couverture forestière sont inaccessibles. Cette discontinuité se traduit par un phénomène d'hysteresis : il y a des plages de paramètres pour lesquelles la situation à l'équilibre dépend de la condition initiale savane ou forêt (carrés : condition initiale savane ; courbe simple : condition initiale forêt).

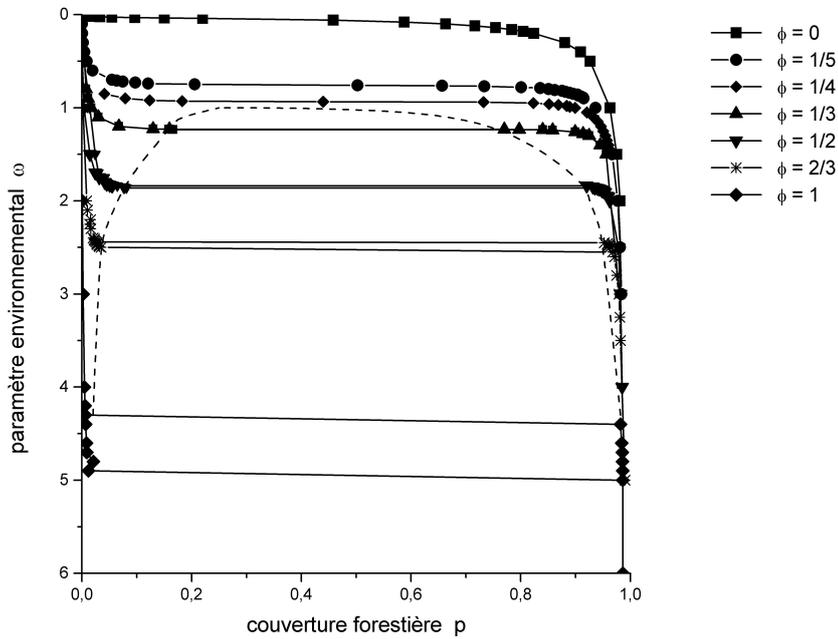


FIG. 5.16 – Projection de la figure 5.15 dans le plan (p, ω) . Chaque courbe représente le transition à fréquence de feu fixée avec le paramètre environnemental ω comme paramètre de contrôle. La courbe en tiret délimite la plage inaccessible à cause de la discontinuité des transitions pour les fréquences de feux les plus élevées.

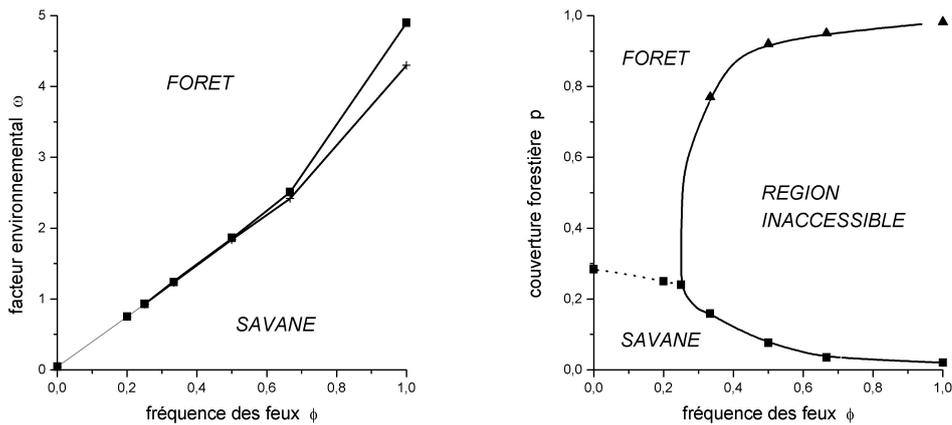


FIG. 5.17 – Gauche : Chemin critique du modèle FORSAT (projection dans le plan (ϕ, ω) des lieux des transitions). Dans la zone d’hysteresis délimitées par les deux lignes de transition l’état d’équilibre dépend de l’état initial. Droite : Projection dans le plan (ϕ, p) des lieux des transitions.

Transition de phases de type van der Waals. Pour les faibles valeurs de fréquence de feux, la transition est continue comme dans le cas sans feu : on peut entretenir un paysage de forêt parsemé de clairières de savanes. Au-delà d'une certaines fréquences de feux, la transition devient discontinue. Sous l'effet combiné des paramètres environnementaux et anthropiques, cette transition est finalement similaire à la transition de phases de type van der Waals dans les fluides (voir Annexe E) : le facteur environnemental joue le rôle de la température et le facteur anthropique le rôle de la pression.

La figure 5.15 montre la relation entre les deux facteurs environnemental et anthropique et la couverture forestière à l'équilibre. La figure 5.16 représente la projection de cette surface dans le plan (ω, p) qui montre les transitions pour différentes valeurs de la fréquence de feux. La figure 5.17 montre la projection des lieux de transition dans l'espace des deux paramètres (ω, ϕ) et dans le plan (ϕ, p) (pour les transitions continues, le point de transition est considéré comme la valeur du facteur environnemental donnant le maximum d'agrégats à l'équilibre).

Transition induite par le feu. Il est difficile d'étudier directement la transition de phases induite par le feu parce que la fréquence de feu n'est pas un paramètre de contrôle commode à gérer : si le retour est périodique, seules quelques valeurs sont accessibles et si le retour est aléatoire, les résultats dépendent fortement de la forme de la loi de distribution de l'occurrence des feux et pas seulement de l'espérance de cette loi.

Néanmoins, il est possible d'exploiter l'analogie avec la transition liquide-gaz. Dans ces transitions, les transitions isothermes avec la pression comme paramètre de contrôle sont continues pour les hautes températures et discontinues pour les basses températures. De la même façon, les transitions avec la fréquence de feu comme paramètre de contrôle sont continues dans le modèle FORSAT pour les facteurs environnementaux faibles et discontinues pour les facteurs environnementaux élevés.

5.4.4 Dynamique de la transition de phase

Climax de savane. Lorsque le climax est de savane, des agrégats de cellules de forêt apparaissent et disparaissent en savane. La distribution des tailles de ces agrégats est invariante au cours du temps. Sous des hypothèses simples (cf. Annexe E pour le détail), il est possible de déduire de l'équation (5.17) la forme de la distribution stationnaire :

$$n_s = n_1 \exp(-\varepsilon_s), \quad (5.20)$$

où n_s représente le nombre d'agrégats de taille s , n_0 un facteur de normalisation (correspondant au nombre d'agrégats de taille 1) et ε_s est de la forme :

$$\varepsilon_s = \beta \left(\gamma (s-1)^{\frac{1}{2}} - v_0 (s-1) \right). \quad (5.21)$$

Lorsque v_0 est négatif, la distribution stationnaire tend exponentiellement vers 0 pour les grandes tailles d'agrégats s :

$$n_s \propto n_1 \exp(-\beta |v_0| s). \quad (5.22)$$

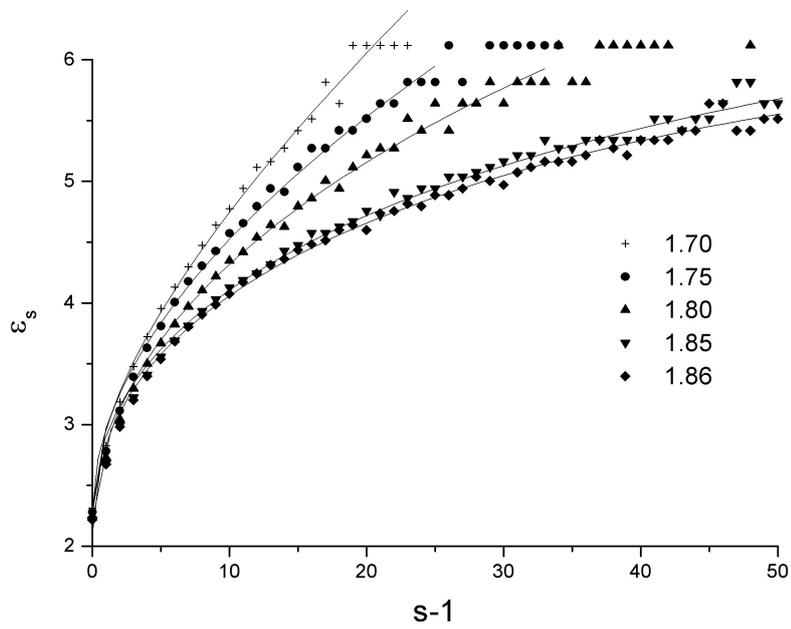


FIG. 5.18 – Evolution de ε_s en fonction de la taille s des bosquets pour différentes valeurs du facteur environnemental, de chaque côté de la valeur critique. Au passage de la valeur critique μ devient négatif, ce qui traduit l'instabilité (ici, la métastabilité) de la phase savane.

| Facteur Environnemental | n_1 | βv_0 | $\beta\gamma$ | Taille critique |
|----------------------------|-------|-------------|----------------------|--------------------|
| 1,70 | 2,31 | 0,61 | $8,5 \cdot 10^{-2}$ | – |
| 1,75 | 2,28 | 0,67 | $2,0 \cdot 10^{-2}$ | – |
| 1,80 | 2,25 | 0,68 | $-1,1 \cdot 10^{-2}$ | 4000 |
| 1,85 | 2,22 | 0,68 | $-4,0 \cdot 10^{-2}$ | 290 |
| 1,86 | 2,21 | 0,68 | $-4,2 \cdot 10^{-2}$ | 250 |

TAB. 5.3 – Paramètres de l’approximation des distributions de fréquences des tailles d’agrégats par l’équation (5.21).

Bien que la tendance moyenne est soit la régression de la savane avec la vitesse moyenne $|v_0|$, les effets stochastiques autorisent malgré cela l’existence d’agrégats en savane.

Lorsque v_0 est positif, la distribution décroît pour les faibles valeurs de s puis croît vers l’infini au-dessus d’une taille critique :

$$s_c = \frac{\gamma^2}{v_0} + 1. \quad (5.23)$$

En fait, cette croissance n’est pas réaliste¹³ et dénote simplement la possibilité pour les agrégats dépassant la taille critique de croître jusqu’à occuper l’espace de simulation entier. Les petits bosquets peuvent atteindre la taille critique par des effets stochastiques de même nature que ceux qui conduisent à l’existence d’agrégats de forêt en savane stable. Une fois cette taille atteinte, l’agrégat croît parce que la phase forêt est stable.

La figure 5.18 montre la grandeur ε_s avec feu un an sur deux et pour des facteurs environnementaux proche de la valeur critique ($\omega_c \simeq 1,8$). La distribution de probabilité de la taille des agrégats est évaluée par la distribution des fréquences moyennes (20 répliques sur un espace de 200×200 cellules).

La forme donnée par l’équation (5.21) approxime bien le nuage de points. Les paramètres de ces lois sont résumées dans la table 5.3. Pour les valeurs les plus faibles, v_0 est bien négatif : la phase savane est stable. Pour les plus grandes, v_0 est positif. La phase forêt est stable, mais la phase savane persiste et la distribution des tailles de bosquets semble stationnaire. C’est l’hysteresis : il y a théoriquement la possibilité de croissance d’un bosquet pour remplir l’espace. Seulement, les effets stochastiques sont trop faibles pour permettre la croissance d’un agrégat jusqu’à la taille critique. Lorsque v_0 est faiblement négatif, la savane est métastable.

Climax de forêt. Dans le cas où le climax est savanicole, les agrégats de cellules forestiers naissent et disparaissent au cours du temps sans jamais pouvoir s’étendre. À l’inverse, lorsque le climax est forestier et que l’état de départ est savane, une partie des agrégats dépassent la taille critique au-delà de laquelle

¹³Cette distribution des tailles de bosquets a été calculée en faisant l’hypothèse que la phase savane est stable. Trouver une distribution stationnaire divergente montre par l’absurde que cette hypothèse est fautive.

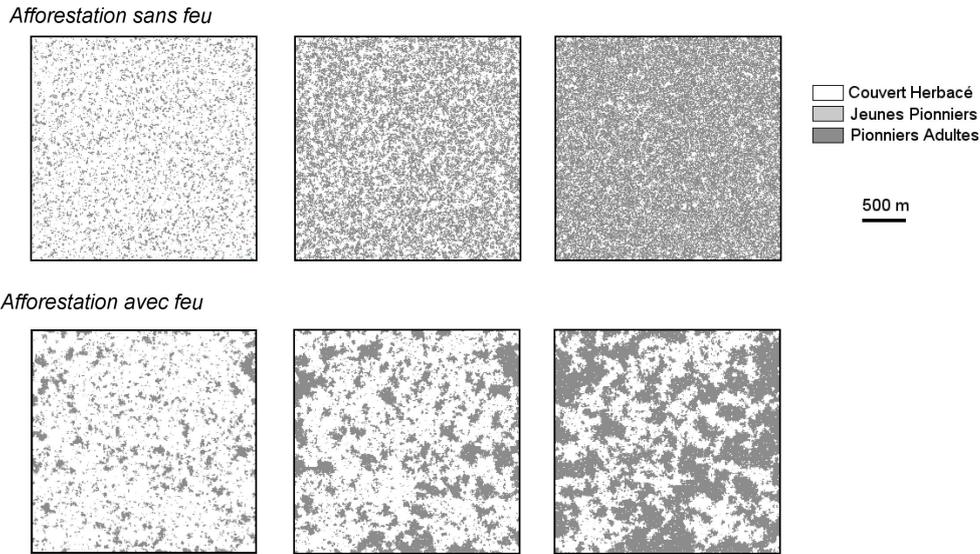


FIG. 5.19 – Dynamique d'afforestation de la savane dans un cas sans feu (haut) et un cas avec feu chaque année (bas).

ils croissent jusqu'à se rejoindre (figure 5.19). La cinétique d'une telle transformation, où un constituant exclut l'autre fait intervenir trois caractéristiques :

- la taille critique de bosquet au-dessus duquel le bosquet ne peut plus que croître ;
- la taux de nucléation, c'est-à-dire la vitesse à laquelle sont créés les agrégats suffisamment gros pour pouvoir croître indéfiniment ;
- la vitesse de croissance des agrégats.

De ces trois caractéristiques résulte l'évolution de la distribution des tailles des agrégats au cours du temps (figure 5.20).

Nucléation. Le taux de nucléation I est le produit de deux facteurs : la probabilité I_1 par unité de temps d'apparition d'une source (un arbre en savane) et la probabilité I_2 par unité de temps de formation d'un bosquet autour de cet arbre isolé :

$$I = I_1 \times I_2. \quad (5.24)$$

Le premier terme est clairement relié à la dispersion de plantules à longue distance et à la probabilité de survie et de croissance de ces plantules. Le second terme est, lui, l'expression de la balance entre la dispersion à proche distance qui génère l'extension du bosquet et l'action du feu qui le « rogne » sur ses marges.

Vitesse de progression de l'interface. La vitesse v de progression de l'interface dépend essentiellement du processus de dispersion à proche distance et du feu.

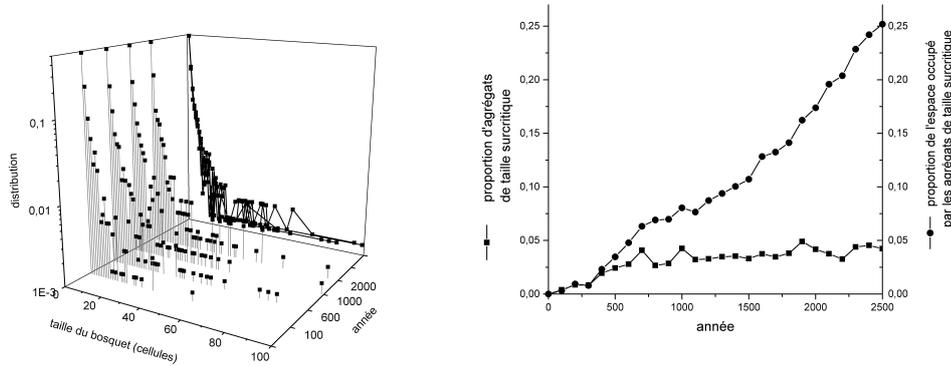


FIG. 5.20 – Gauche : évolution de la distribution des tailles de bosquets au cours de l'afforestation. Droite : Evolution au cours du temps de la fraction de bosquets de taille supérieurs à 30 cellules et de la fraction de l'espace occupé par ceux-ci. La projection des quatre courbes de distribution de taille montre que le début de la courbe reste identique au cours du temps (pour les tailles d'agrégats inférieures à la taille critique). Certains agrégats réussissent à dépasser cette taille critique et peuvent alors croître. La fraction de bosquets qui dépassent le rayon critique et surtout l'espace qu'ils occupent augmentent ainsi nettement au cours du temps.

Evolution de la couverture forestière. Selon le modèle d'Avrami (Annexe E), la proportion de l'espace occupée par la phase active (ici, la couverture forestière) évolue selon l'équation :

$$p = 1 - \exp\left(-\frac{A}{S_0} I v^2 t^3\right), \quad (5.25)$$

où A est une constante, S_0 la surface totale, I le taux de nucléation et v la vitesse de l'interface forêt-savane.

Comme le montre la figure 5.21, l'évolution de la couverture forestière est plutôt compatible avec avec une forme :

$$p = p_\infty \left[1 - \exp\left(-\left(\frac{t + t_0}{t_1}\right)^3\right) \right], \quad (5.26)$$

où p_∞ représente la valeur asymptotique (valeur à l'équilibre) t_0 est un temps de décalage (plus t_0 est important, plus l'afforestation démarre tard) et t_1 est le temps caractéristique de croissance de la phase forêt.

En utilisant l'équation (5.25), le paramètre t_1 est lié au taux de nucléation et à la vitesse de progression de l'interface :

$$t_1 = (A I v^2)^{-3}. \quad (5.27)$$

Lorsque le facteur environnemental s'éloigne de sa valeur critique, la couverture forestière augmente mais surtout la vitesse d'afforestation augmente et démarre plus vite.

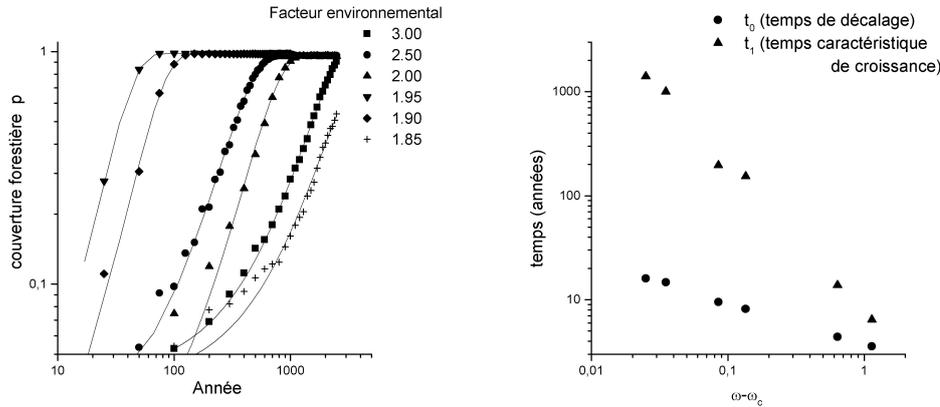


FIG. 5.21 – Gauche : évolution de la couverture forestière p au cours du temps pour une fréquence de feux d'1 an sur 2 et différentes valeurs du facteur environnemental ω avec régression par une forme $p = p_\infty \left[1 - \exp \left(- \left(\frac{t+t_0}{t_1} \right)^3 \right) \right]$. Droite : évolution des paramètres t_0 et t_1 en fonction de l'écart entre le paramètre environnemental ω et sa valeur critique évaluée à $\omega_c = 1,865$.

5.4.5 Scénarios d'évolution

Au-delà du modèle simple. Au-delà de la description ci-dessus, il faut prendre en compte différents phénomènes qui, tous, vont dans le sens d'une plus grande stabilité de la phase forêt. D'abord, il faut considérer que toutes les zones de savane ne sont pas mises à feu. Il y a un effet de taille important : les plus petites zones isolées au milieu d'un massif sont certainement moins souvent mises à feu que les grandes savanes. Il en est de même lors de la croissance de la phase de forêt : des bosquets qui coalescent peuvent isoler une partie de savane qui, coupée de la savane principale, ne subira moins de feu. Ainsi, la transformation en forêt s'en trouve accélérée. D'autre part, il faut également prendre en compte l'état Forêt. Celui-ci n'avait pas été inclus parce que l'objectif était d'étudier la dynamique en savane et décider si des bosquets de pionniers pouvaient ou non s'y installer durablement. Pour être réaliste sur des temps de quelques dizaines d'années, il faut considérer cet état, largement préservé du feu. Ainsi, les grandes et anciennes zones de forêts sont en fait très résistantes au feu, aussi bien dans le massif que sur les lisières. De même, des espèces correspondant à l'état de Forêt peuvent s'installer dans un bosquet sous deux conditions : s'il est suffisamment ancien et, sans doute, s'il est d'une taille importante, donc lorsque la phase forêt est stable. La prise en compte de cet état fait apparaître trois scénarios.

Translation de l'interface forêt savane. La faible combustibilité de l'état Forêt permet une protection de la lisière des forêts et une progression de celle-ci sur la savane même lorsque la phase savane est stable et qu'il n'y a pas de développement de bosquets. Pour les paramètres réellement défavorables à la forêt, il peut y avoir stabilité voire recul de l'interface.

Formation et coalescence d'agrégats. Le second scénario apparaît lorsque la phase savane est instable, avec des paramètres relativement proches de la transition : il y a formation d'agrégats de cellules forestières, qui grossissent et coalescent.

Transition globale. Le dernier scénario apparaît lorsque la phase savane est instable et que les paramètres sont éloignés des valeurs critiques : les agrégats sont tellement nombreux et croissent tellement vite qu'ils n'ont pas vraiment le temps de se former, les cellules de forêts apparaissent partout en même temps. Il y a peu d'effets spatiaux.

5.5 Influence de la dispersion proche des graines

5.5.1 Représentation de la dispersion proche

Dans le paragraphe précédent, la dispersion proche était limitée aux plus proches voisins, car la phénoménologie de la transition forêt-savane ne dépend pas des détails de la dispersion proche. Par contre, ces détails influent sur la façon dont la forêt envahit la savane lorsque celle-ci est instable. Pour décrire cette dispersion proche, trois paramètres peuvent varier :

1. la distance jusqu'à laquelle la dispersion est considérée explicitement ;
2. la valeur moyenne de la probabilité de recrutement sur la zone de dispersion proche ;
3. la façon dont la probabilité évolue avec la distance à la cellule-mère.

Ce paragraphe s'intéresse à l'influence d'une courbe de dispersion plus ou moins piquée sur les deux grandeurs clés de l'afforestation : le taux de nucléation et la vitesse de progression de l'interface. On considère donc pour une même distance maximale de dispersion (prise égale à 10 m) une diminution gaussienne de la probabilité plus ou moins étale de telle sorte que la valeur moyenne sur le disque soit la même (figure 5.22) :

$$f(r) = \frac{2m}{r_0^2} \exp\left(-\left(\frac{r}{r_0}\right)^2\right). \quad (5.28)$$

La probabilité moyenne sur le disque est alors m et la probabilité sur chaque cellule est prise égale à $Sf(r)$, où S est la surface de la cellule.

La dispersion proche a une influence

1. sur la vitesse de progression de l'interface entre un domaine de cellules Pionniers Adultes et un domaine de cellules Couvert Herbacé ;
2. sur le taux de nucléation, à travers sa composante I_2 qui est la probabilité d'apparition d'un agrégat à partir d'une cellule Pionniers Adultes source en savane (équation (5.24)).

A travers ces deux variables, la dispersion proche est liée au temps caractéristique d'afforestation t_1 de l'équation (5.26) :

$$t_1 = \left(\frac{AI_1I_2v^2}{S_0}\right)^{-\frac{1}{3}}. \quad (5.29)$$

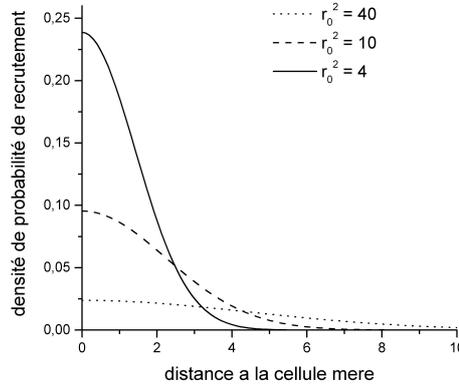


FIG. 5.22 – Courbes de dispersion proche $f(r) = \frac{2m}{r_0^2} \exp\left(-\left(\frac{r}{r_0}\right)^2\right)$ pour différentes valeurs du paramètre r_0 .

Ce temps peut être exprimé par :

$$\ln t_1 = \frac{1}{3} \left[\ln\left(\frac{1}{AI_1}\right) + \ln\left(\frac{S_0}{I_2 v^2}\right) \right] \quad (5.30)$$

$$= \frac{1}{3} [\ln(t_{ld}) + \ln(t_{cd})], \quad (5.31)$$

où t_{ld} est le temps caractéristique d'apparition d'une cellule isolé en savane (germe) lié à la dispersion longue distance. À l'inverse, t_{cd} est le temps caractéristique de croissance de ce germe, lié notamment à la dispersion à courte distance. Pour déterminer l'influence de la forme de la courbe de dispersion sur le temps caractéristique t_{cd} , deux types de simulations ont été menées :

1. l'évolution d'un paysage de savane comme au paragraphe 5.4.4 avec des courbes de dispersion données par l'équation (5.28). Le temps t_1 est alors évalué par l'évolution de la couverture forestière (équation (5.26)).
2. L'estimation directe du temps caractéristique t_{cd} . La composante I_2 du taux de nucléation est évaluée en « éteignant » la composante longue distance de la dispersion et en évaluant la probabilité de formation d'un bosquet à partir d'une cellule (figure 5.23). La vitesse de progression du front est également évaluée par la régression linéaire de la progression de la position d'une interface plane au cours du temps.

5.5.2 Influence de la dispersion proche

La figure 5.24 montre l'évolution des temps caractéristiques t_1 et t_{cd} en fonction du paramètre d'étalement de la courbe de dispersion r_0^2 . Les courbes ont toutes une forme de cuvette : une plage de paramètres permet d'optimiser le

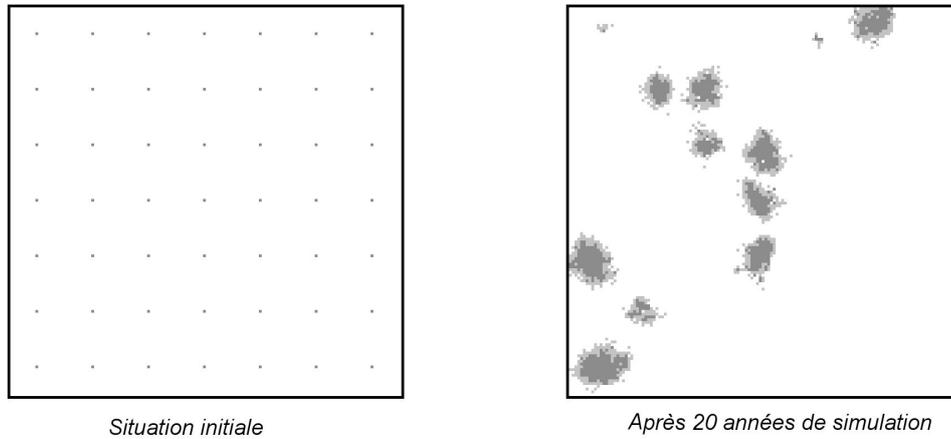


FIG. 5.23 – Exemple d’expérience de formation de bosquets. La situation initiale est constituée de cellules du type Pionniers Adultes isolées en savane. Une fraction seulement de ces sources deviennent des bosquets lorsque la composante longue distance de la dispersion est éteinte.

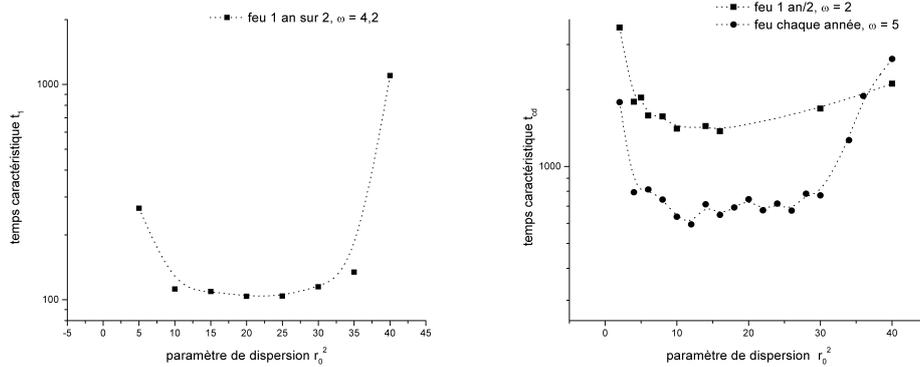


FIG. 5.24 – Gauche : évolution du temps caractéristique d’afforestation t_1 en fonction du paramètre d’étalement r_0^2 de la courbe de dispersion évalué par l’ajustement de l’évolution temporelle de la couverture forestière par l’équation (5.26). Droite : évaluation directe du temps caractéristique t_{cd} en fonction du paramètre r_0^2 .

temps d'afforestation. Cela signifie que l'aptitude d'une espèce pionnière à remplir ce rôle est déterminée en particulier par la forme de la courbe de dispersion à courte distance.

5.6 Conclusion

Le modèle FORSAT est un modèle minimal de la dynamique d'un paysage mettant en présence une forêt tropicale humide et une savane humide. Il est, malgré sa simplicité, basé sur les connaissances actuelles des processus écologiques à l'œuvre dans la zone de transgression. D'autre part, il incorpore les résultats exposés aux chapitre 3 et 4 sur la modélisation de la dispersion des graines (possibilité de découpler les composantes courte et longue distance) et de la progression du feu (possibilité de représenter la perturbation induite par un processus de percolation).

La savane et la forêt peuvent être vues comme deux phases d'un même système. L'état d'équilibre (savane ou forêt) est déterminé par la combinaison de facteurs environnementaux et anthropiques (représentées ici par un paramètre environnemental et la fréquence des feux). Sous leurs actions conjuguées, le système subit une transition de phase de type van der Waals (analogue aux transitions liquide gaz sous l'effet de la pression et de la température). La transition est continue pour les faibles valeurs du facteur environnemental et anthropiques et discontinue sinon.

La dynamique de la transition (l'évolution vers l'état d'équilibre) lorsque l'état initial est une savane et que la phase forêt est stable se fait par nucléation, croissance puis coalescence d'agrégats de forêt (bosquets). La forme de ces bosquets, le taux d'apparition et de croissance est largement influencé par la composante proche de la courbe de dispersion des pionniers (qui inclut la dispersion des graines et leur possibilité de germer en milieu ouvert). C'est cette courbe qui détermine l'adaptation d'un arbre à sa fonction de pionniers.

Chapitre 6

Interprétation des résultats. Application.

Un modèle, comme le souligne l'introduction, ne vaut que par ses résultats et la connaissance qu'il engendre. L'objet de ce paragraphe est double : il s'agit d'une part de traduire en français les résultats du modèle que le chapitre précédent décrit en termes mathématiques et de relier ces résultats aux connaissances actuelles en matière de transgression forestière et à une étude de terrain effectuée dans le cadre de ce travail.

6.1 Modes d'expansion de la forêt tropicale humide

Le modèle FORSAT est un modèle minimal : il contient uniquement les ingrédients nécessaires pour que son comportement émergent ressemble aux observations. Il s'agit d'un modèle explicatif qui permet d'interpréter d'une part les caractéristiques environnementales et anthropiques d'une région et la dynamique de la végétation et d'autre part les différences synchroniques et diachroniques de cette dynamique.

6.1.1 Evolution du paysage

Dans la question de l'évolution d'un paysage, deux aspects sont à considérer : l'état d'équilibre vers lequel il tend (le climax) et la façon dont il évolue vers cet équilibre.

Climax. Le climax est l'état d'équilibre vers lequel tend le système (voir page 32). Ici, ce climax est caractérisé par son caractère ouvert ou fermé. Cela rejoint les définitions générales de la savane (tapis herbacé continu, avec des arbres dispersés) et de la forêt (ensemble connexe d'arbres). En l'absence d'actions anthropiques, c'est-à-dire en l'absence de feux, le modèle indique que la combinaison climat-sol (facteur environnemental) caractérise le caractère ouvert ou fermé de l'état d'équilibre : il y a transition¹⁴ entre savane et forêt sous le

¹⁴Par transition, il faut comprendre changement de la nature du climax. Il ne faut pas confondre avec la transition au sens de l'architecture de l'écotone, qui n'est pas accessible par le modèle FORSAT.

contrôle des facteurs environnementaux. Selon la valeur de ces facteurs environnementaux, le paysage est savanicole ou forestier en passant par tous les stades intermédiaires de la savane arborée à la forêt claire.

Le feu induit une stabilisation de la savane sous des conditions climatiques et édaphiques normalement favorables à la forêt. Cette stabilisation est décrite depuis longtemps [35, 78] et a été démontrée par les expériences de reforestation avec fréquence de feux contrôlée (voir paragraphe 2.3.2)

Ce qui est moins connu, c'est ce qui se passe lorsque les paramètres prennent des valeurs proches des valeurs critiques pour lesquelles la stabilité change. Le modèle FORSAT indique que la transition entre savane et forêt est d'autant plus brutale que la fréquence des feux est importante. Par brutale, il faut entendre qu'aux alentours de la transition on passe d'un climax ouvert ou à un climax fermé (ou vice versa) pour de très petites variations des paramètres. La transition peut même être discontinue : lorsque les feux sont très fréquents, les états d'équilibre ne peuvent être que très ouverts ou pratiquement fermés.

Les transitions discontinues apparaissent pour les fréquences de feux les plus élevées, donc pour les conditions environnementales les plus favorables à la forêt (et les transitions continues pour les conditions relativement défavorables). Ceci mène à une conclusion inattendue a priori. Les paysages intermédiaires stables (savanes boisées ou forêts claires) ne sont accessibles que pour les valeurs faibles du facteur environnemental. Plus les conditions environnementales sont favorables, plus les savanes stables sont dépourvues d'espèces forestières, parce qu'il faut d'autant plus de feux pour entretenir cette stabilité.

C'est là l'explication de ce qui a frappé dès les premières observations du contact forêt-savane en zone super-humide [35, 100] : la forêt dense laisse place à une savane souvent herbeuse et très pauvre en espèces forestières (c'est notamment le cas pour les savanes incluses dans les massifs forestiers). Il faut, pour maintenir ces savanes, des feux très fréquents qui empêchent toute régénération forestière. De ce fait, la pauvreté des savanes humides en espèces ligneuses de forêt est un indice de la fréquence des feux élevée qu'il faut pour maintenir la savane, donc de l'intensité des perturbations anthropiques actuelles. Ce n'est pas forcément un indicateur de l'origine naturelle ou anthropique des savanes, ni de la pauvreté de la forêt alentour en espèces pionnières.

Dynamique. Un apport important du modèle concerne la dynamique vers l'équilibre, l'évolution vers le climax (figure 6.2). Lorsque la phase savane est instable, il y a possibilité d'apparition de la forêt au milieu de la savane. Cette afforestation peut se faire par l'apparition (nucléation) de bosquets bien définis en savane. Cette nucléation se fait grâce à la dispersion à longue distance des pionniers qui permet l'apparition de l'un d'eux en pleine savane. Certains bosquets disparaissent, d'autres grossissent et enfin coalescent. Cette phase de croissance fait principalement intervenir la propagation à courte distance des graines de pionniers. Pour d'autres conditions (plus favorables encore à la forêt), il ne semble pas y avoir d'organisation de l'afforestation, qui s'effectue en masse.

Lorsque la phase savane est stable, cela ne signifie pas qu'il n'y a aucun

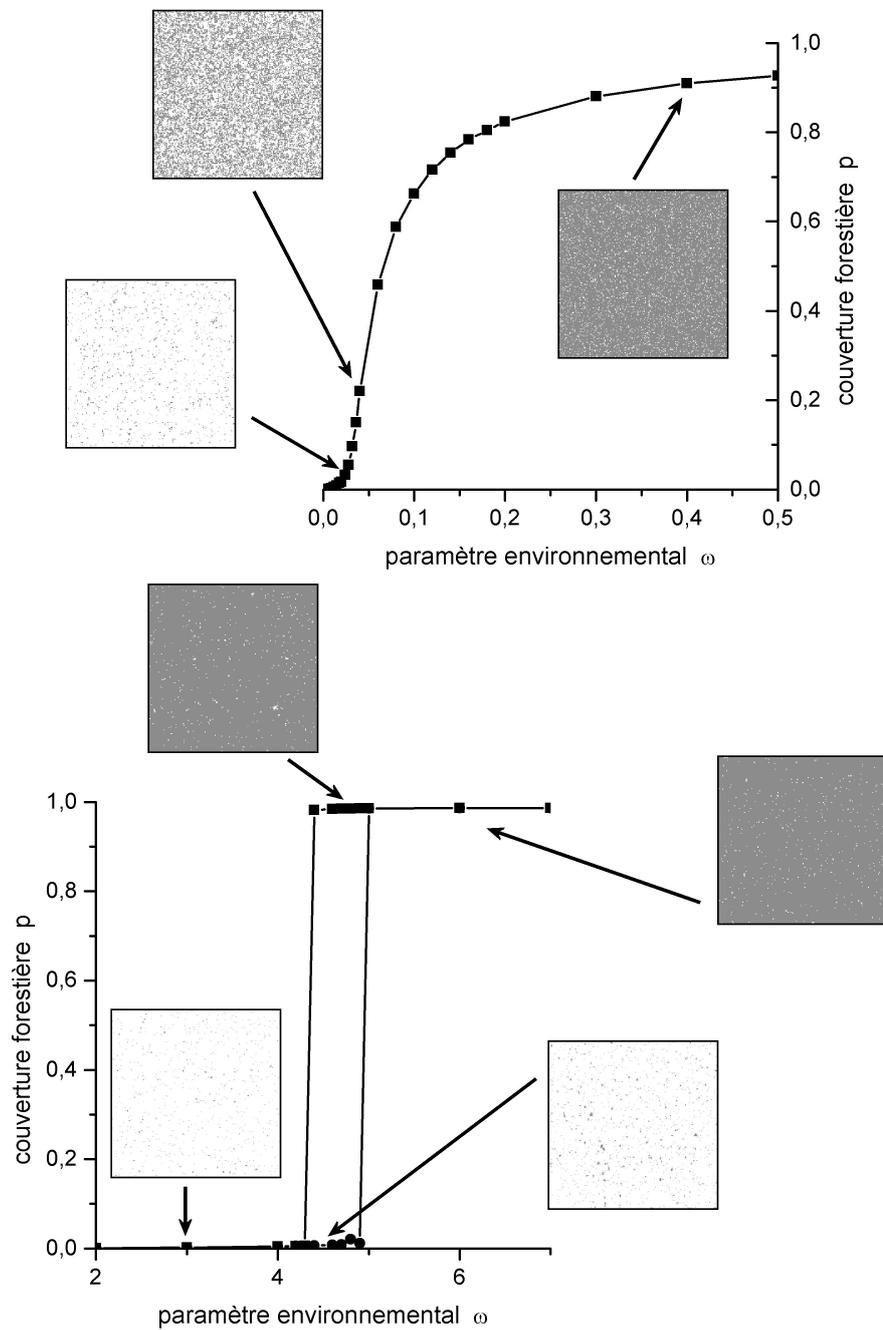


FIG. 6.1 – Etats d'équilibre atteints pour deux fréquences de feux différentes (sans feu et une feu par an) et différentes valeurs du facteur environnemental. Dans le cas sans feu, il y a une transition continue : lorsque le paramètre environnemental augmente, l'état d'équilibre passe de savane à forêt par les états intermédiaires. Pour les fréquences de feux élevées, l'état d'équilibre ne peut être qu'ouvert ou fermé (les états intermédiaires ne sont pas accessibles).

bosquet en savane. Il peut y en avoir, mais ils n'ont jamais la possibilité de grossir indéfiniment (cela signifie en particulier que la présence de bosquets en savane n'est pas une preuve de son instabilité). Par contre, la lisière entre la savane et la forêt déjà établie peut se déplacer, soit au profit soit au dépens de la savane.

Deux grands types de dynamiques se dessinent donc :

1. le type « déplacement de lisière », qu'il en résulte une progression ou une régression de la zone forestière. C'est de toute façon un scénario lent.
2. le type « afforestation », avec l'apparition de la forêt non seulement par progression de lisières existantes mais également avec la création d'îlots forestiers en savane.

Le changement de type de dynamique se traduit potentiellement par un saut conséquent en terme de vitesse d'afforestation. La concrétisation de ce potentiel dépend de l'adaptation des espèces pionnières à leur fonction. Selon la courbe de dispersion des plantules autour des pionniers établis, il peut y avoir des changements considérables de cinétique. Pour optimiser la vitesse d'afforestation, les pionniers doivent à la fois avoir la possibilité de s'installer en savane et la capacité de s'entourer assez vite de pousses qui vont assurer l'ancrage d'un bosquet en savane. Sans un pionnier adapté, la savane se retrouve dans un état métastable : potentiellement instable mais cinétiquement stable (la vitesse est tellement lente que dans les faits, il n'y a pas de différence avec le scénario lisière).

Rôle des autres activités anthropiques. Evidemment, ces deux scénarios sont valables uniquement tant que les hypothèses du modèle ne sont pas violées, en particulier tant que la perturbation anthropique majeure reste le feu courant de savane. Ce sont là finalement des dynamiques potentielles, qui peuvent être modifiées en des endroits précis par des actions anthropiques localisées, elles-mêmes difficiles à prendre en compte dans un modèle à part « à la main ».

La perturbation qui vient d'abord à l'esprit est l'agriculture itinérante sur brûlis. Tant qu'elle est faite dans les règles traditionnelles, on peut considérer que son influence est limitée à quelques zones de forêt cultivées faisant partie du terroir du village [54]. Si les parcelles sont implantées dans le domaine forestier, il y a peu d'influence sur la dynamique relative de la forêt et de la savane. L'implantation de parcelles près de la lisière empêche certainement le déroulement normal de la dynamique en son voisinage mais n'influence pas les zones alentour.

Par contre, certaines régions sont l'objet de défrichements importants, soit pour la création d'infrastructures (pistes, routes, chemins de fer) soit pour les plantations industrielles. Dans ces cas-là, cela conduit davantage à une dégradation de la forêt qu'à la création de véritables savanes. A l'inverse, des tentatives de (re-)boisement sont également menées, généralement par l'installation de plantations [59, 73]. Ces deux derniers types de perturbation de l'écosystème sont loin d'être négligeables mais ne peuvent pas être intégrés dans un modèle mécaniste tel que FORSAT : ils ont des impacts localisés, souvent rapides et extrêmes.

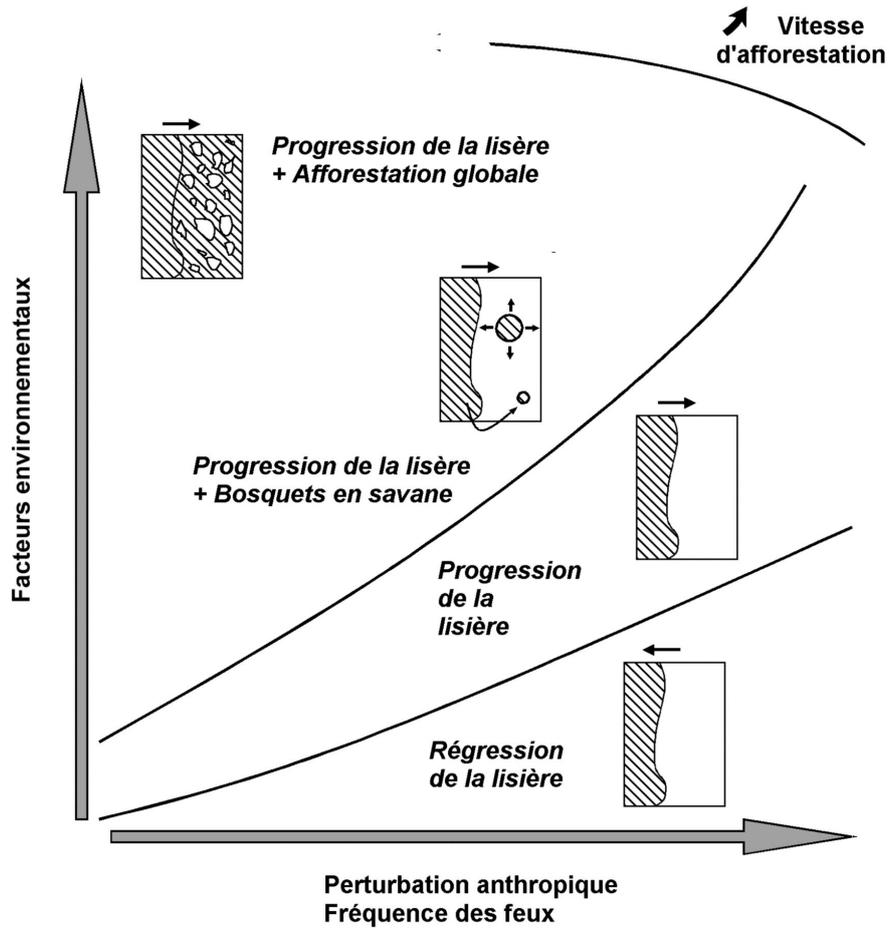


FIG. 6.2 – Résumé des différentes dynamiques possibles de l'interface forêt-savane en fonction des deux types de facteurs : environnementaux et anthropiques. Selon la combinaison des facteurs, quatre grands types de dynamique apparaissent : (1) une afforestation en bloc (planche 6); (2) l'apparition de bosquets puis leur coalescence (planches 7 à 9); (3) un simple déplacement (ou une stabilité) de la lisière de la forêt (planche 7); (4) un recul de la lisière sous l'effet des feux.

6.1.2 Explications des différences

Il est intéressant de voir comment un modèle minimal tel que FORSAT peut permettre de voir les différents scénarios observés à divers endroits à la même époque (différences synchroniques) ou à diverses époques (différences diachroniques) simplement comme différents aspects d'un même système.

L'unité géographique considérée correspond à des régions (appelées ici éco-régions) que l'on peut considérer comme relativement homogènes du point de vue écologique : même type de sol, même cortège d'espèces (pionnières en particulier), etc.

Différences synchroniques entre éco-régions. Entre différentes éco-régions, les conditions environnementales peuvent être très différentes (climat et/ou sol). Ainsi, en dehors des perturbations anthropiques, les différences sont déjà significatives.

A Belize (Mountain Pine Ridge) [72] par exemple, 25 ans de protection du feu n'ont permis qu'une installation forestière de faible ampleur à cause de la pauvreté des sols de savane. A l'inverse, l'exclusion du feu a permis de transformer une zone de savane de Côte d'Ivoire en forêt en quelques années seulement sur un sol bien plus propice [79].

Une autre différence réside dans les espèces pionnières impliquées. Cela peut alors se traduire par des processus de formation de bosquets et, en général, des topologies de bosquets différents.

Différences synchroniques au sein de l'éco-région. Au sein d'une région écologiquement homogène, deux principaux facteurs expliquent les différences :

1. l'accès à l'eau du sol, facilité par exemple par la proximité des cours d'eau ou sur les grandes termitières [74] ;
2. l'importance de la perturbation anthropique (fréquence des feux courants de savane), directement liée à la facilité d'accès de la savane.

Ces deux facteurs d'hétérogénéité expliquent la distribution des savanes et des forêts si on garde en tête l'essentiel : ce qu'on voit n'est qu'un instantané d'un processus dynamique. Le réseau de forêts galeries court le long des cours d'eau, dans les aires fertiles qui les entourent. De là, la lisière s'étend vers la savane si les conditions y sont favorables. Si les lisières sont stables (ou quasiment), c'est que leur tracé délimite les conditions de fertilité telles que cela corresponde à l'équilibre compte tenu de la fréquence de feux locale.

Dans une même éco-région, les savanes sont plus ou moins remplies de bosquets : cela reflète l'intensité locale de la pression anthropique, elle-même directement reliée à la densité de population et la proximité des routes. D'autre part, l'apparition de bosquets est certainement favorisée par la présence de sources de graines de pionniers, en particulier de massifs forestiers importants.

Différences diachroniques. L'énigme de la reconstitution de la reconquête de la forêt sur la savane au cours des derniers siècles ou millénaires réside dans l'écart très grand entre les vitesses de reconquête passées et les vitesses

déduites des paléoenregistrements. Les résultats du modèle FORSAT indiquent deux pistes pour lever l'énigme.

La première concerne les forêts galeries. Qu'elles aient été des micro-refuges pendant la période sèche (c'est-à-dire que la forêt y ait persisté) ou qu'elles aient été colonisées préférentiellement au retour d'une période humide, elles ont pu constituer rapidement un réseau de sources de pionniers à travers la savane à recoloniser. Les savanes encadrées ont pu alors être toutes colonisées en même temps à mesure de l'amélioration des conditions.

La faiblesse actuelle des vitesses de reconquête serait alors liée à une augmentation de la pression anthropique qui s'est traduite en particulier par une augmentation de l'incidence des feux de savane. Ainsi, le système a pu passer d'un scénario rapide à un scénario lent mesuré aujourd'hui, principalement guidé par la progression des lisières.

6.2 Un exemple détaillé : le Congo

En 2002, j'ai effectué avec Christian de Namur et Marc Dubois une mission de terrain dans la zone de transition forêt savane sur le littoral congolais, au nord de Pointe Noire.

Il ne s'agit pas d'une application du modèle au sens strict, avec paramétrage et prédictions, mais plutôt de l'utilisation des résultats du modèle comme une grille d'interprétation d'une étude de terrain. L'objectif de cette étude était de déterminer les caractéristiques de la progression forestière (mécanismes, espèces impliquées, vitesse) dans le Kouilou à partir de l'étude de la structure de la forêt récemment installée (bosquets et massif).

6.2.1 Description de l'éco-région

Localisation. La région littorale du Congo-Brazzaville (Kouilou) où cette étude a été menée fait partie de l'éco-région « mosaïque forêt-savane de l'ouest-Congo ¹⁵ » selon la classification des écosystèmes terrestres du WWF [115]. Elle met en présence l'extrémité sud-ouest du massif forestier Congolais (au nord du fleuve Congo) et les savanes humides qui laissent place plus au sud au miombo, sorte de forêt claire sèche du sud du bassin congolais (figure 6.3).

A l'ouest de cette éco-région, la forêt congolaise pénètre vers le sud (massif du Mayombe), laissant une bande littorale de mosaïque forêt-savane dans laquelle se situe l'étude effectuée, au nord de la ville de Pointe-Noire.

La combinaison du sol, sableux et filtrant, et du climat n'est pas extrêmement favorable à la forêt dans cette zone [53]. Les 1200 mm de pluie annuels sont répartis sur 7 à 8 mois. La relative longueur de la saison sèche (plus de 4 mois) est néanmoins atténuée par son caractère frais et nuageux (ce qui limite l'évapotranspiration).

Deux sites ont été retenus : un écotone le long d'une bande de savane (site YOLI) et un autre dans une petite savane incluse comprenant un bosquet (site

¹⁵AT7023 : Western Congolian forest-savanna mosaic.

| Type de végétation | | Espèces caractéristiques |
|-----------------------|----------|---|
| Forêt | Arbres | <i>Aucoumea klaineana</i> (Okoumé) |
| | | <i>Staudtia gabonensis</i> (Niové) |
| | | <i>Coula edulis</i> |
| | | <i>Dichostemma glaucescens</i> |
| | | <i>Vitex pachyphylla</i> |
| Savane | Herbes | <i>Bulbostylis laniceps</i> |
| | | <i>Rhynchelytrum repens</i> |
| | | <i>Ctenium newtonii</i> |
| | | <i>Panicum maximum</i> |
| | | <i>Hyparrhenia diplandra</i> |
| | Arbustes | <i>Loudetia arundinacea</i> |
| | | <i>Imperata cylindrica</i> |
| | | <i>Annona senegalensis</i> |
| | | <i>Psorospermum febrifugum</i> |
| | | <i>Bridelia ferruginea</i> |
| Bosquets anthropiques | Palmier | <i>Elæis guineensis</i> (palmier à huile) |
| | Arbres | <i>Persea americana</i> (avocatier) |
| Bosquets naturels | Arbres | <i>Mangifera indica</i> (manguier) |
| | | <i>Xylopia aethiopica</i> |
| | | <i>Aucoumea klaineana</i> |
| | | <i>Macaranga spinosa</i> |
| | | <i>Macaranga barteri</i> |
| | | <i>Anthocleista schweinfurthii</i> |
| | | <i>Barteria nigriflora</i> |
| | | <i>Sacoglottis gabonensis</i> |

TAB. 6.1 – Espèces caractéristiques des différentes formations de la région du Kouilou.

YOSI). Des inventaires effectués par C. de Namur en 1997 et 2000 dans la même zone ont été également utilisés, pour comparaison.

Paysage : description et origine. Ces conditions relativement défavorables à la forêt expliquent sans doute le maintien des savanes côtières malgré la reconquête forestière de ces derniers siècles.

L'évolution passée et la dynamique actuelle se traduisent par l'intrication de zones de forêts et de savanes herbeuses très basses (« steppiques » selon Koechlin), parcourues de bosquets naturels ou anthropiques (voir ci-dessous). La table 6.1 résume les espèces caractéristiques de chaque formation.

Pratiques humaines. La zone littorale est parsemée de villages, vivant essentiellement de cultures sous forêt (agriculture sur brûlis) et de chasse. La proximité de la ville de Pointe-Noire encourage la chasse commerciale (vente de « viande de brousse ») et la production de charbon. La savane brûle régulièrement. La forêt est exploitée : okoumés, niovés...

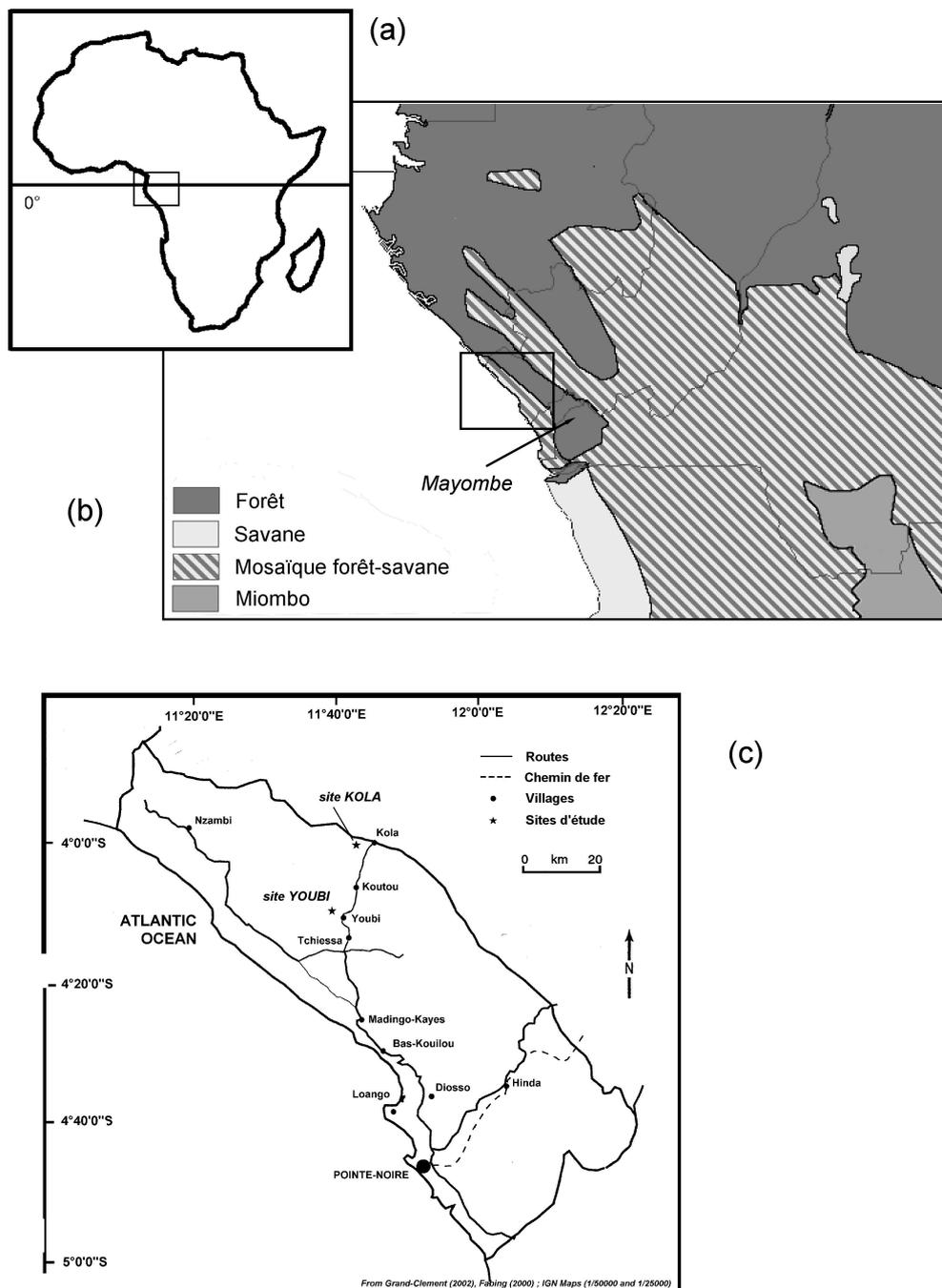


FIG. 6.3 – Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais. (a) Localisation en Afrique. (b) Ecosystèmes dans la région : l'interface forêt savane fait le lien entre la forêt du massif congolais au nord et, d'une part les savanes au sud-ouest, et d'autre part le miombo, une sorte de forêt claire (d'après [115]). (c) Localisation des sites d'études dans la région du Kouilou au Congo-Brazzaville (d'après Fabing [56]).

6.2.2 Collecte de données

Inventaires botaniques. Dans chaque site, un layon principal a été tracé perpendiculairement à l'écotone. Des layons parallèles au layon principal ont été ensuite disposés espacés de 10 mètres, puis des parcelles de $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ sont délimités par l'installation de layons perpendiculaires au layon principal. Sur le site YOLI la zone d'inventaire est de $150\text{ m} \times 20\text{ m}$ (soit 3000 m^2). La zone inventoriée sur le site YOSI est plus complexe. En plus d'une zone de $120\text{ m} \times 20\text{ m}$, il faut ajouter une zone adjacente de $80\text{ m} \times 40\text{ m}$ plus le bosquet : $40\text{ m} \times 40\text{ m}$, soit en tout 7200 m^2 .

Au total, la zone d'étude couvre donc plus d'un hectare. Sur cette surface, les arbres des plus de 5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DBH – *diametre at breast height* – à environ $1,30\text{ m}$ du sol) ont été cartographiés et leur DBH mesurés. En plus du bosquet du layon YOSI, 10 autres bosquets d'espèces forestières ont été inventoriés qualitativement (sans cartographie ni mesures de diamètres).

Indice foliaire. Le long du layon principal dans chacun des deux sites d'études l'indice foliaire a été mesuré tous les mètres. L'indice foliaire (LAI – *leaf area index*) est la surface de feuille cumulée par unité de surface au sol, c'est-à-dire le nombre moyen de feuilles au dessus d'un endroit donné. Typiquement, il varie entre 0 pour les ouverts à environ 8 pour les endroits les plus couverts. En effet, chaque feuille capte une partie de la lumière incidente. Ainsi, au-dessus de 8 feuilles, il n'y a quasiment plus de lumière, en tout cas pas suffisamment pour permettre la photosynthèse.

Cette atténuation de la lumière est modélisée par la loi de Beer-Lambert :

$$I = I_0 \exp(-k \cdot LAI). \quad (6.1)$$

La méthode utilisée pour évaluer le LAI utilise cette loi. Le LAI-L est un outil qui permet la mesure de l'intensité lumineuse à 2 mètres de hauteur [51]. En prenant les mesures lorsque le soleil est proche du zénith et en considérant des corrections simples pour tenir compte des variations dues au couvert nuageux. En considérant que le facteur de forme k vaut 0,88 (valeur moyenne pour la forêt intertropicale), on évalue le LAI en inversant l'équation (6.1).

6.2.3 Analyse des données

Analyse des inventaires botaniques. Tout d'abord, une carte de végétation est tracée où chaque individu est représenté par un cercle dont la surface dépend de la section du tronc de l'individu en question. Le plus simple est de considérer une simple proportionnalité entre les deux surfaces, mais cela conduit à de trop grandes différences de tailles et rend le schéma peu lisible. Une proportionnalité entre la surface du disque et le diamètre de l'individu donne une représentation plus claire.

Tous les mètres le long du layon différents indices sont évalués :

1. la densité locale d'arbres de plus de 5 cm de DBH, exprimée en nombre de tiges par hectare ;

2. la densité relative en certaines espèces caractéristiques, c'est-à-dire le rapport entre la densité locale de cette espèce et la densité locale totale ;
3. la surface terrière locale, c'est-à-dire la proportion de la surface occupée par les troncs, exprimée en m^2/ha ;
4. la surface terrière relative d'espèces caractéristiques définies de la même façon que la densité relative.

Les densités locales d'un indice en un point du transect sont définies comme la valeur de l'indice sur une portion du transect centrée sur ce point et divisée par la surface considérée. La longueur de la portion du transect est adaptée pour obtenir une évaluation robuste : ici 10 m. Des détails supplémentaires sur la méthode sont présentés en Annexe C. Utiliser les densités locales a un grand avantage par rapport aux méthodes habituelles de calcul sur des surfaces contiguës de $10 \times 20 m^2$ ou $20 \times 20 m^2$ car la transition entre forêt et savane s'effectue sur quelques dizaines de mètres seulement et la méthode classique donne trop peu d'informations.

Un autre indice est utilisé, le rapport ST/NI dérivé des précédents : le rapport entre la surface terrière locale d'une espèce donnée et de sa densité locale, chacune renormalisée par leur valeur intégrée sur tous le layon. Des valeurs inférieures à 1 indiquent que la surface terrière locale est assurée plutôt pas un grand nombre de petits individus. A l'inverse, des valeurs supérieures à 1 indiquent que peu de gros arbres contribuent à la surface terrière.

Indice de diversité. La diversité est évaluée par l'indice de Shannon-Wiener, dérivé de la définition de l'entropie de Shannon [81] :

$$H = - \sum_{j=1}^N f_j \ln(f_j), \quad (6.2)$$

où N est le nombre d'espèces différentes dans la parcelle et f_j est la fréquence de cette espèce (rapport entre le nombre d'individus de l'espèce considérée et le nombre total d'individus de la parcelle).

La diversité maximale H' serait atteinte avec le même cortège d'espèces s'il n'y avait qu'un représentant de chaque espèce :

$$H' = - \sum_{j=1}^N \frac{1}{N} \ln\left(\frac{1}{N}\right) = \ln\left(\frac{1}{N}\right). \quad (6.3)$$

L'équitabilité est définie comme le rapport entre la diversité et la diversité maximale :

$$E = \frac{H}{H'}. \quad (6.4)$$

Il est faible lorsque une espèce est dominante et proche de 1 sinon. Ces trois indices de diversité sont évalués sur des parcelles carrées contiguës de $20 m \times 20 m$.

Estimation de l'âge des okoumés. Du fait de son intérêt économique, l'okoumé est un arbre sur lequel beaucoup d'études ont été menées, en plantation comme en milieu naturel. En particulier, des évaluations de la croissance diamétrale des arbres dominants (ceux qui occupent l'étage supérieur de la canopée) sont disponibles [42, 86]. En effectuant une régression exponentielle des points donnés, on obtient une évaluation de la vitesse de croissance du diamètre ϕ en fonction de l'âge de l'arbre :

$$\frac{d\phi(t)}{dt} = \frac{\phi_{max}}{T} \exp\left(-\frac{t}{T}\right). \quad (6.5)$$

La relation entre le diamètre et l'âge de l'arbre est alors :

$$\phi(t) = \phi_{max} \left[1 - \exp\left(-\frac{t}{T}\right)\right]. \quad (6.6)$$

D'où, la relation entre l'âge et le diamètre :

$$t(\phi) = -T \ln\left(1 - \frac{\phi}{\phi_{max}}\right). \quad (6.7)$$

Dans l'équation (6.5), le paramètre ϕ_{max} est estimé à 100 cm [86] et le paramètre T est évalué pour des plantations et des parcelles naturelles. Considérer que les okoumés dominants ont un taux de croissance compris entre ces deux bornes est raisonnable. De toute façon, cela donne au moins le bon ordre de grandeur de la vitesse de progression.

| Données | ϕ_{max} | T | R^2 |
|-------------------------|--------------|----------------|-------------|
| Peuplement naturel [86] | 100 cm | 60 ± 2 ans | $< 10^{-3}$ |
| Plantation [42] | 100 cm | 40 ± 2 ans | $< 10^{-3}$ |

TAB. 6.2 – Paramètres des deux modèles extrêmes de croissance des okoumés (diamètre maximal et temps caractéristique de croissance) pour le peuplement naturel et en plantation avec leur taux de signification.

Un modèle simple de la progression du front est celui-ci : les okoumés s'installent à la lisière, la faisant progresser puis poussent. Dans ce modèle, un okoumé à l'intérieur de la forêt marque la position de la lisière au moment où il a germé. En inversant la relation (6.6) pour les okoumés dominants le long de la zone pionnière, on obtient une estimation de la position de la lisière dans le passé. Une régression linéaire permet d'obtenir une estimation de la vitesse de progression moyenne pendant les dernières décennies.

Détermination d'agrégats. Deux méthodes ont été utilisées pour déterminer l'agrégation des individus sur le layon YOSI. La première, basée sur une analogie avec la percolation, est décrite par Plotkin et coll. [91] et a été mise en œuvre avec l'aide de Guillaume Grégoire. Pour chaque arbre, on détermine ses voisins. Est appelé voisin un arbre qui est à une distance inférieure à une certaine distance r (r est un paramètre libre). Ensuite, l'algorithme de Hoshen et Koppelman [71] (cf. Annexe D) permet de trouver les groupes d'arbres (un groupe

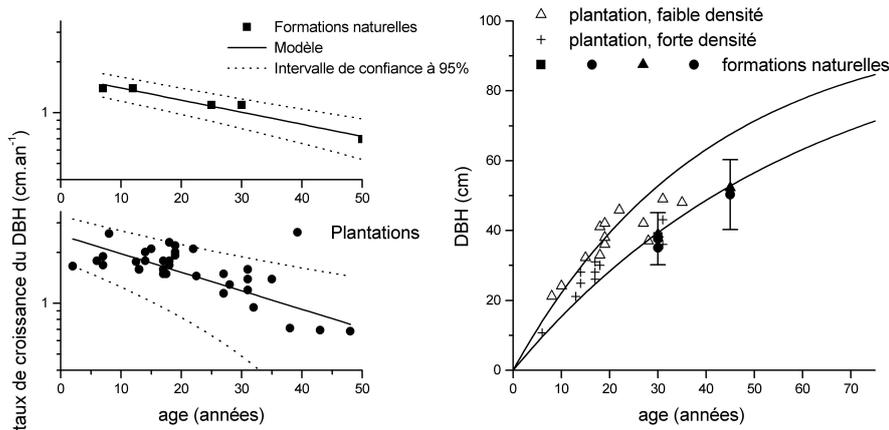


FIG. 6.4 – Modèle de croissance diamétral avec les intervalles de confiance à 95% des okoumés (a) dominants en peuplement naturel en utilisant les données de [86] (b) en plantation selon [42] (c) relation entre âge et diamètre des okoumés en peuplement naturel (1) [86], en plantation en basse (2) et haute densité (3) [42] et les courbes données par les modèles extrêmes.

étant défini comme un ensemble d'arbres dont chacun est le voisin d'au moins un autre arbre du groupe et dont aucun n'est voisin d'aucun arbre extérieur au groupe). Lorsque r est petit, tous les groupes sont réduits à un arbre : aucun n'a de voisin. Lorsque r est très grand, tous les arbres appartiennent au même groupe. Lorsque r croît à partir de 0, la taille moyenne des groupes, comme la taille du group d'effectif maximal, croît de 1 au nombre d'arbres considérés. Si la disposition des arbres n'est pas aléatoire uniforme mais agrégée, cette courbe laisse apparaître un plateau, correspondant à l'échelle d'agrégation. En prenant une valeur de r dans cette zone, on peut identifier les groupes d'arbres et en tracer la carte. Cette méthode a un paramètre libre : le diamètre minimal des arbres pris en compte. La valeur choisie pour ce paramètre est discutée plus tard.

L'autre méthode consiste simplement à rechercher les zones de plus forte surface terrière locale (évaluée sur des disques). Il existe une plage optimale pour la taille des disques (comme pour le paramètre r ci-dessus, voir Annexe C). Le paramètre libre est la limite entre les fortes et faibles surface terrière. On a choisi ici par cette « valeur de coupure », la valeur médiane de la surface terrière.

6.2.4 Mise en évidence de la coexistence de deux modes de progression

L'analyse des deux layons YOSI et YOLI fait apparaître deux structures très différentes qui dénotent une histoire de la végétation différente et qui se rapportent aux scénarios de progression mis en évidence par le modèle FORSAT.

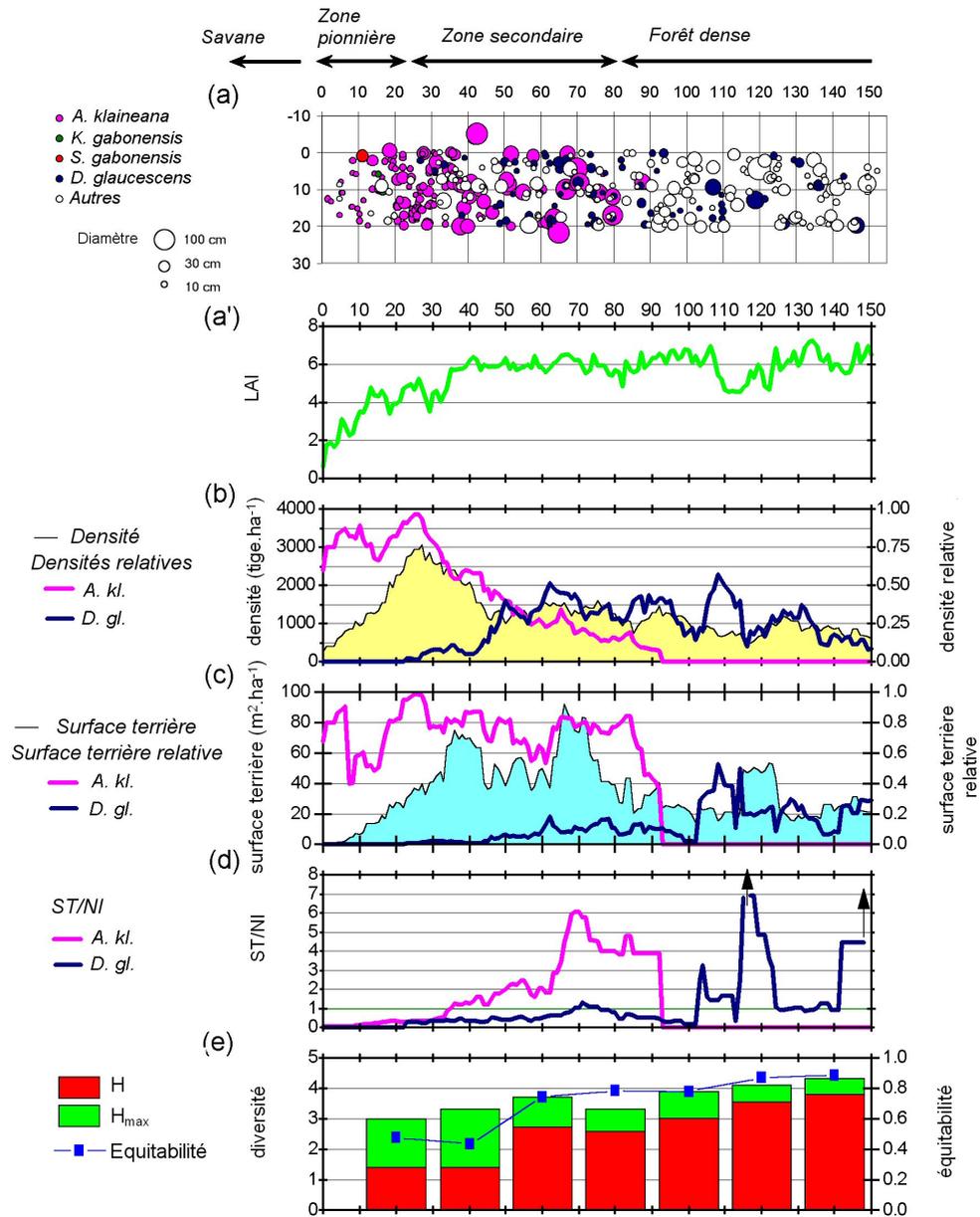


FIG. 6.5 – Layon YOLI. (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Klainedoxa gabonensis*, *Saccoglottis gabonensis* et *Dichostemma glaucescens* sont représentés en couleur. (a') Profil de LAI. (b) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative des espèces *Aucoumea klaineana* (okoumé) et *Dichostemma glaucescens*. (c) Surface terrière en m²/ha et surface terrière relative des okoumés et *D. glaucescens*. (d) Contribution des tiges à la surface terrière pour les okoumés et *D. glaucescens*. (e) Indice de diversité de Shannon et équitabilité.

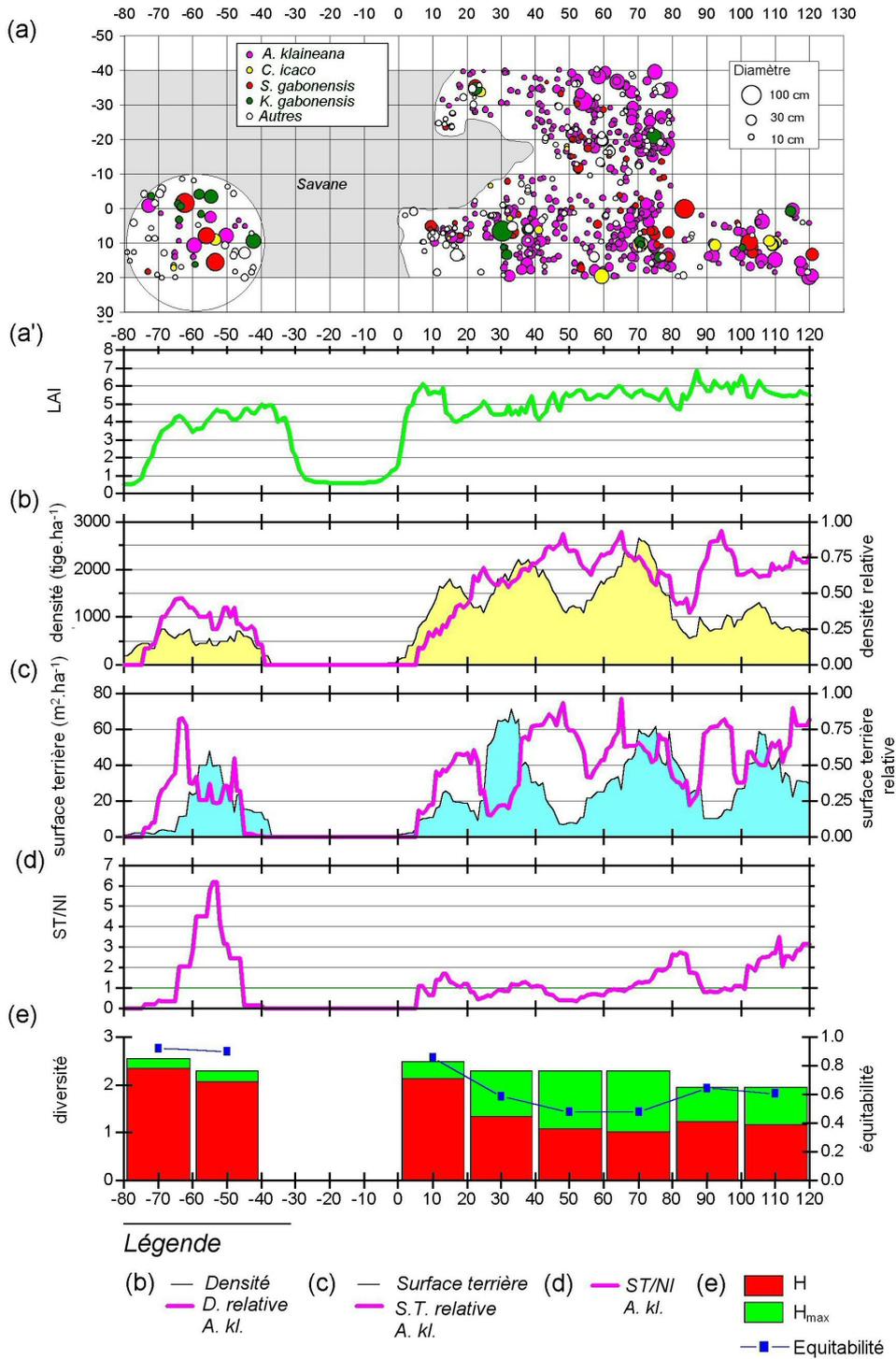


FIG. 6.6 – Layan YOSI. Les densités locales ont été évaluées le long de la première bande de 20 m de large (entre 0 et 20 m). (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Chrysobalanus icaco*, *Klainedoxa gabonensis* et *Saccoglottis gabonensis* sont représentés en couleur. (a') Profil de LAI le long du layon central. (b) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative des espèces *Aucoumea klaineana* (okoumé). (c) Surface terrière en m^2/ha et surface terrière relative des okoumés. (d) Contribution des tiges à la surface terrière pour les okoumés. (e) Indice de diversité de Shannon et équitabilité.

Layon YOLI : progression d'un front forestier. La figure 6.5 représente l'évolution des différents indices le long du layon YOLI. Trois zones apparaissent clairement à mesure qu'on progresse dans la forêt :

1. une zone pionnière, de 35 à 40 *m*, composée d'arbres d'espèces héliophiles de forêt. On y note une augmentation progressive du LAI, de la densité et de la surface terrière. La densité relative des okoumés est relativement constante et élevée, tandis que le rapport ST/NI des okoumés est croissant et inférieur à 1.
2. une zone secondaire, toujours dominée par les okoumés, comme le montre la valeur importante, quasiment constante de leur surface terrière relative. Par contre, il n'y a plus de régénération de cette population d'okoumés, comme le montre la décroissance progressive de leur densité relative et l'augmentation de l'équitabilité. Le profil de ST/NI des okoumés indique également que plus on s'enfonce dans le forêt, plus la surface terrière des okoumés est assuré par peu d'individus. La régénération dans cette zone est plutôt le fait d'espèces forestières qui supportent dans leur stade juvénile une ombre importante (le LAI est de 6). On y note en particulier une augmentation progressive de la densité relative des *Dichostemma glaucescens* caractéristiques de la forêt plus ancienne.
3. la forêt dense à *D. glaucescens*. La transition entre la zone secondaire et la zone mature est brutale : vers 95 *m* la surface terrière relative des okoumés passe de 80% à une valeur nulle très rapidement. Il est plausible que ce soit du au fait que les rares gros okoumés susceptibles d'être plus loin aient été exploités. Par contre, le LAI ne montre aucun changement : le remplacement de l'espèce dominante ne se traduit par aucune modification frappante de la structure de la forêt elle-même.

Les situations dans les autres layons inventoriés précédemment par C. de Namur sont tout à fait similaires à celui-ci (les figures sont présentées en Annexe F). Les vitesses de conquête forestière sur ces différents sites sont de l'ordre de 1 à 2 *m/an* (figure 6.7).

Layon YOSI : progression par coalescence de bosquets. Le mode de progression de la forêt sur le site YOSI est très différent (figure 6.6). Il n'y a pas d'entrée progressive en forêt comme pour le layon YOLI : le LAI augmente très rapidement vers des valeurs comprises entre 5 et 6. La densité et la surface terrière locales présentent quatre pics distincts. Les densité et surface terrière relatives des okoumés présentent également des pics, sensiblement décalés par rapport à ceux des indices précédents. Le rapprochement avec les mêmes indices observés pour le bosquet en savane est celui de quatre bosquets agrégés : les pics de densité et de surface terrière correspondent aux centres de bosquets. Leur centre n'est pas occupé par des okoumés mais par d'autres espèces. Les plus gros individus sont généralement de l'une des trois espèces suivantes : *Chryso-balanus icaco*, *Klainedoxa gabonensis* ou *Saccoglotis gabonensis*. Ces arbres ont les premières branches très bas et sont en train de dépérir : un port de savane qui montre qu'ils ont poussé en pleine lumière.

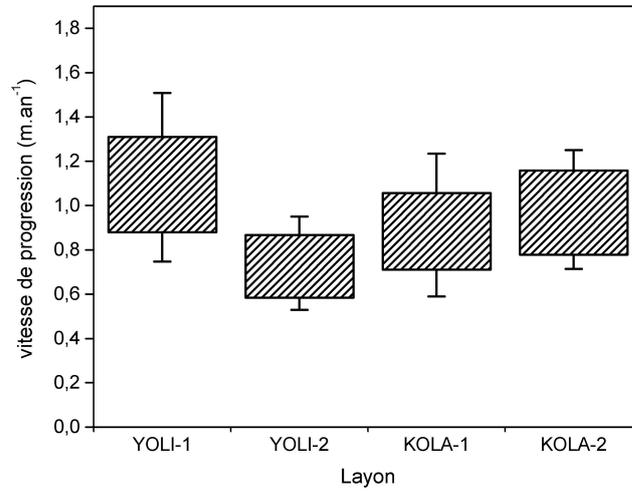


FIG. 6.7 – Evaluation de la vitesse de progression de la lisière dans le layon YOLI et dans les trois autres layons (YOLI2, KOLA1 et KOLA2) décrits dans l'Annexe F. Les boîtes représentent l'intervalle entre les valeurs estimées par les deux modèles de croissance. La borne supérieure de l'intervalle de confiance à 99% du modèle donnant la plus grande estimation et la borne inférieure de l'intervalle de confiance à 99% du modèle donnant la valeur la plus faible sont également indiqués.

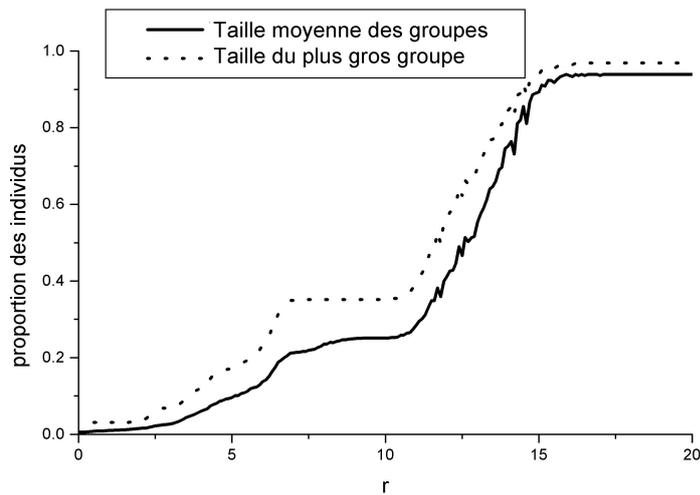


FIG. 6.8 – Evolution en fonction du rayon de voisinage r de la taille moyenne des groupes d'arbres et de la taille du groupe le plus gros. Il y a un plateau très net entre $r = 7 m$ et $r = 9 m$.

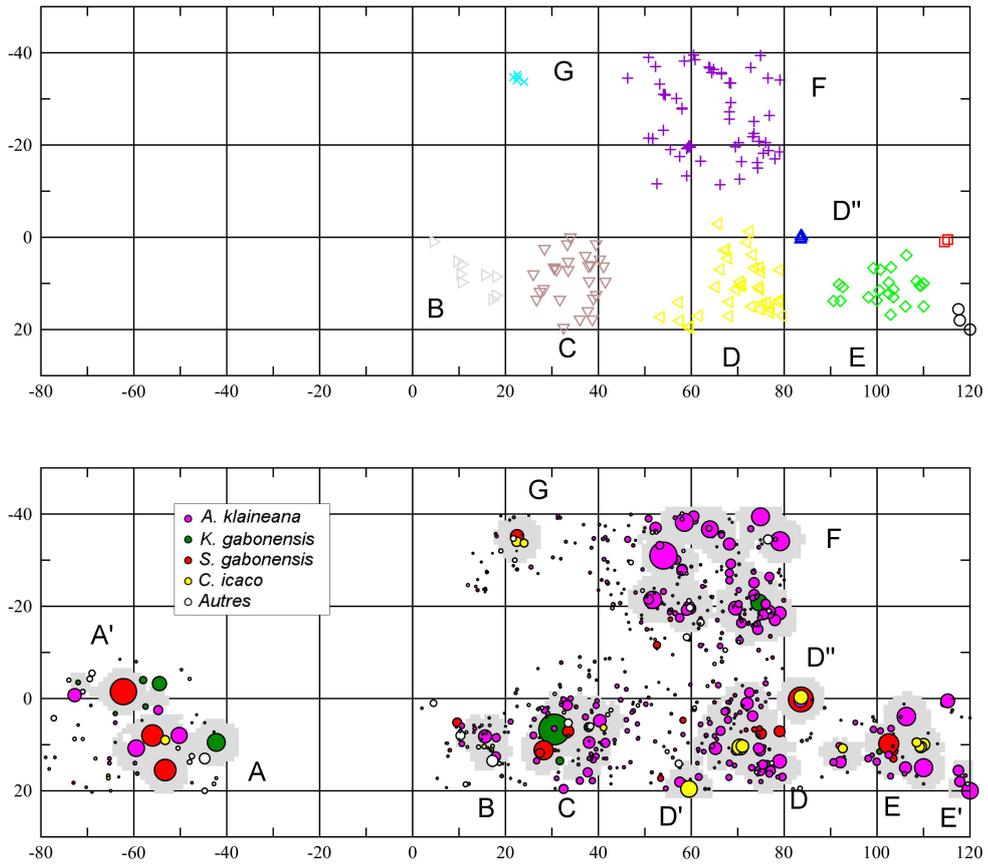


FIG. 6.9 – Cartographie de la zone d'étude YOSI. Haut : Groupes déterminés par l'algorithme de Hoshen et Kopelman en considérant un voisinage de $r = 7,50 m$. Bas : en gris; zones de plus forte surface terrière locale (supérieure à la valeur médiane), avec représentation des arbres par des cercles de diamètres proportionnels à la surface terrière des arbres.

Ces agrégats d'arbres apparaissent avec les deux méthodes de recherche. La relation entre taille des groupes d'arbres identifiés par la méthode HK et rayon de voisinage (figure 6.8) fait apparaître un plateau significatif si on considère les arbres dont le DBH est supérieur à 15 cm : la distribution des arbres dans la zone YOSI est bien agrégée.

La groupes identifiés pour une valeur de r correspondant au plateau correspondent très bien aux zones de plus fortes surface terrière locale 6.9. Ces zones de forte densité correspondent à des bosquets, avec une couronne d'okoumés ceinturant les arbres décrits par ailleurs. Le DBH minimal des arbres considérés est de $d = 15$ cm. En prenant en compte les arbres plus petit, le plateau n'est pas aussi net. En effet, depuis que ces bosquets se sont rejoints, le recrutement est homogène dans toute la zone et les plus petits arbres sont disposés de manière quasiment aléatoire dans l'espace, sans agrégation.

Le bosquet noté F est particulier. Il est plus grand que les autres, comprend des okoumés plus gros que les autres bosquets et il y a un « trou de densité » au milieu. Une explication plausible est que les arbres en son centre ont dépéri et disparu. Il s'agit certainement d'un bosquet plus ancien, dans un stade plus avancé, dont les arbres à l'origine ont déjà dépéri.

Bosquets en savane. Les plus petits bosquets sont organisés autour d'un arbuste de savane. On trouve sous cet arbuste des pousses d'espèces caractéristiques des tous premiers mètres des lisières. Pour les plus gros, l'arbuste de savane est surcimé par un ou deux arbres des espèces suivantes : *Chrysobalanus icaco*, *Klainedoxa gabonensis* ou *Saccoglottis gabonensis*. La lisière de ces bosquets est toujours occupée par les mêmes espèces de lisière. Ce n'est que dans le plus gros, en marge du layon YOSI, que l'on trouve des okoumés.

6.2.5 Mécanismes de progression de la forêt dans le Kouilou

La confrontation des résultats de terrain et des connaissances générées par le modèle FORSAT, notamment sur les conditions de changement de scénario de progression, permet de comprendre comment la progression de la forêt s'effectue et de reconstituer l'histoire de la végétation.

Sous-groupes fonctionnels de pionniers. L'observation de recrûs forestiers sur savane de différents types et à différents stades de développement permet de classer les pionniers en sous-groupes fonctionnels (les pionniers sont eux-mêmes un groupe fonctionnel). La table 6.3 reprend les principaux membres de chaque classe.

1. Les pionniers de lisière sont les arbres héliophiles qui sont véritablement au contact de la savane, en limite de la forêt ou à la lisière des bosquets. C'est le groupe le plus diversifié.
2. Les pionniers de bosquets sont les arbres qui ont la capacité de s'installer durablement en savane, qui grandissent assez pour créer autour d'eux un micro-environnement forestier qui va permettre l'installation du prochain groupe.

| Groupe | Espèces |
|-----------------------|------------------------------------|
| Arbustes de savane | <i>Psorospermum febrifugum</i> |
| | <i>Annona senegalensis</i> |
| | <i>Bridelia ferruginea</i> |
| Pionniers de lisière | <i>Maprounea membranacea</i> |
| | <i>Chaetocarpus africanus</i> |
| | <i>Hymenocardia ulmoides</i> |
| | <i>Xylopia aethiopica</i> |
| | <i>Anthocleista schweinfurthii</i> |
| | <i>Macaranga spinosa</i> |
| Pionniers de bosquets | <i>Cephaelis peduncularis</i> |
| | <i>Chrysobalanus icaco</i> |
| | <i>Sacoglottis gabonensis</i> |
| | <i>Klainedoxa gabonensis</i> |
| Pionniers longévifs | <i>Aucoumea klaineana</i> |

TAB. 6.3 – Groupes fonctionnels d’arbres et d’arbustes impliqués dans la conquête forestière (pionniers).

- Le dernier groupe, celui des pionniers longévifs, se réduit à l’okoumé. Il peut s’installer s’il bénéficie dans ses premiers stades d’un relatif ombrage (il ne germe pas en savane directement) et s’il peut ensuite accéder à la lumière rapidement. C’est lui qui marque l’installation de la forêt sur la savane, en survivant aux deux autres types de pionniers et en dominant rapidement l’étage supérieur de la forêt. Il est progressivement remplacé par d’autres espèces parce qu’il n’arrive pas à recruter sous sa propre ombre.

Progression de la lisière. La progression de la lisière fait simplement intervenir les sous-groupes fonctionnels des pionniers de lisière et longévifs. Les pionniers de lisière s’installent en marge de la zone de forêt, où ils bénéficient sans doute d’une relative protection contre les effets des feux courants de savane. Ils créent ainsi les conditions d’ombre et de fraîcheur nécessaire à la germination des okoumés, qui croissent et deviennent rapidement dominants.

Dans les zones étudiées, la vitesse de progression du front forestier a été estimée entre 1 et 2 mètres par an. Ces valeurs de progression sont compatibles avec les mesures obtenues par Schwartz et coll. [101] pour des layons d’autres savanes congolaises (de l’autre côté du massif du Mayombe) et de savanes du littoral gabonais. Elles sont également du même ordre de grandeur que les vitesses de progression déduites par Fabing [56] dans la région de Youbi en comparant des photos aériennes prises à quelques décennies d’intervalle (environ 1 mètre par an).

Il faut noter la différence entre les vitesses de progression calculées sur un transect particulier et celles déduites de la différence entre deux cartes de végétation entre deux intervalles de temps. Les deux sont en fait sujettes à caution. La première parce que les layons ne sont pas choisis au hasard (on prend des « beaux sites »). Ce qu’on mesure par la seconde méthode est en fait un ac-

croissement de surface divisé par la longueur des lisières. C'est assez hasardeux puisque la formation de bosquets en savane est un mode d'extension de la zone forestière bien plus rapide que la simple croissance de lisière. Si l'on garde ces réserves en têtes, les deux grandeurs donnent tout de même une idée du dynamisme de la zone forestière.

Formation de bosquets en savane. La formation de bosquets en savane est un phénomène complexe, qui fait intervenir les trois groupes fonctionnels pionniers et les arbustes de savane. C'est à l'abri de ces derniers que s'installent d'abord des espèces pionnières de lisière, sous l'effet combiné de deux facteurs. D'abord, les graines des arbustes de savanes sont similaires : petites, elles sont sans doute dispersées par les mêmes animaux. Ensuite, il est possible que l'arbuste de savane protège les pionniers de lisière des feux de savane. Puis s'installent les pionniers de bosquets. Assez rapidement, ils dominent le micro-bosquet, surciment les herbes et s'entourent d'une ceinture de pionniers de lisière. Ils gardent un port de savane, c'est-à-dire avec des premières branches basses et ne poussent pas très haut. Ensuite, le bosquet croît par extension radiale, par progression de sa lisière. Enfin, les okoumés peuvent s'installer, surciment les pionniers de bosquet, ce qui les fait dépérir.

Progression passée et présente de la lisière. L'étude des layons YOLI et YOSI a permis de mettre en évidence la coexistence ces dernières décennies dans une zone relativement limitée d'un scénario de simple progression de lisière (YOLI) et d'un scénario de coalescence de bosquets (YOSI). La petite taille et la proximité relative de ces bosquets indique même que la reforestation a dû être particulièrement rapide.

L'existence de bosquets en savane n'indique pas nécessairement que le scénario actuel de la savane soit par bosquets : même dans la savane stable, des bosquets forestiers peuvent apparaître, mais disparaissent finalement. Pour déterminer dans quel cas la région se trouve, il faudrait inventorier les bosquets et déterminer leur distribution en taille, sur le modèle de la figure 5.18 (page 99). En tout cas, même si l'afforestation s'effectue par coalescence de bosquets, la vitesse d'afforestation est singulièrement plus faible que celle qui a mené à la structure de la forêt sur le site YOSI. Si rien n'avait changé, la savane alentour devrait être parsemée de nombreux bosquets.

Il y a donc eu dans la zone de YOSI une intensification de la pression anthropique depuis quelques années qui n'a pas eu lieu à YOLI, où la progression semble régulière au cours du temps. Ce changement peut avoir été induit par l'ouverture d'une route forestière il y a quelques années. On touche alors une conséquence indirecte de l'exploitation forestière : si elle ne fait pas reculer la forêt (puisque'elle ne prélève que quelques gros arbres dans le massif), elle facilite l'accès à des zones de savane auparavant préservées, leur mise à feu et, par là, elle peut induire un ralentissement conséquent de la progression forestière.

Après les okoumés. La présence d'okoumés est donc le signal d'une reconquête forestière récente. Quel type de forêt s'installe après ces okoumés ? Dans

le layon YOLI, comme dans ceux présentés en Annexe F et ceux décrits par King et coll. [73] et Fuhr et coll. [59] la frange à okoumés laisse place à une forêt dense. La préparation de la transition est typique : les okoumés dominent toujours en surface terrière mais ne régénèrent plus, laissant les strates intermédiaires aux espèces de forêt. Lorsque les okoumés meurent finalement, ce sont ces espèces qui prennent naturellement le relais.

Néanmoins, de nombreuses observations [52, 53, 68, 112, 113] font état d'une succession de la forêt à okoumés vers une forêt claire à Marantaceae. Il s'agit d'une forêt d'un type très particulier. L'étage supérieur (20–30 m) est composé d'arbres de hauteurs moyennes très clairsemés. Il n'y a pas d'étage intermédiaire entre ces arbres de voûte et un sous bois extrêmement dense haut de 2 à 3 mètres composé d'herbacées de forêt (plantes de la famille des Marantaceae principalement, dont certaines lianescentes, et des Zingiberaceae). Il semble y avoir auto-entretien de cette formation. Les arbres étant clairsemés, la lumière disponible pour le couvert herbacé est important, ce qui permet le développement de ces espèces héliophiles. Plus le couvert est dense, plus la lumière disponible dans les 2 premiers mètres est rare. Cela empêche quasiment tout recrutement d'arbres de forêt et entretient la rareté des arbres.

La forêt à Marantaceae a même été suggérée comme la succession naturelle de la forêt à okoumés, comme un stade intermédiaire entre la forêt pionnière et la forêt dense [52, 113]. Pourtant, notre étude montre qu'il n'y a aucune incompatibilité à l'installation d'une forêt dense humide après un stade colonisateur à okoumé.

Il faut voir les choses en adoptant un point de vue différent : la forêt dense et la forêt clairsemée progressent toutes les deux sur la savane par le biais d'une bande d'okoumés. Les okoumés laissent la place à ce qu'il y a derrière (figure 6.10).

Le mode de progression des deux types de forêts est donc le même. Reste la question des possibilités de transition d'un type de forêt à l'autre. Selon les auteurs, la forêt à Marantaceae est un stade intermédiaire entre forêt pionnière et forêt mature [113], ou bien la forêt à Marantaceae serait une forme dégradée de la forêt mature [68] et pourrait même être un type bloquant de végétation [52].

Dans les sites YOLI et YOSI, des taches à Marantaceae sont présentes plus profondément en forêt. Elles semblent provenir d'une dégradation de la forêt suite à l'exploitation forestière. Il semble de toute façon que la création d'une zone à Marantaceae provienne d'un dérèglement de la succession.

Les forêts à Marantaceae, marqueurs d'une afforestation rapide ? Selon Doumenge [53], la progression rapide favorise la création de telles forêts. En l'admettant, la croissance par bosquets favoriserait l'apparition de taches de Marantaceae qui ensuite pourraient s'étendre (d'autant plus que les sources de graines de forêt mature sont loin et n'occupent pas le sous-bois : les *Dichostemma glaucescens* sont par exemple absents de la zone YOSI, alors qu'on en note à seulement quelques centaines de mètres de là).

Il existe des forêts à Marantaceae également dans le nord du Congo [52] et

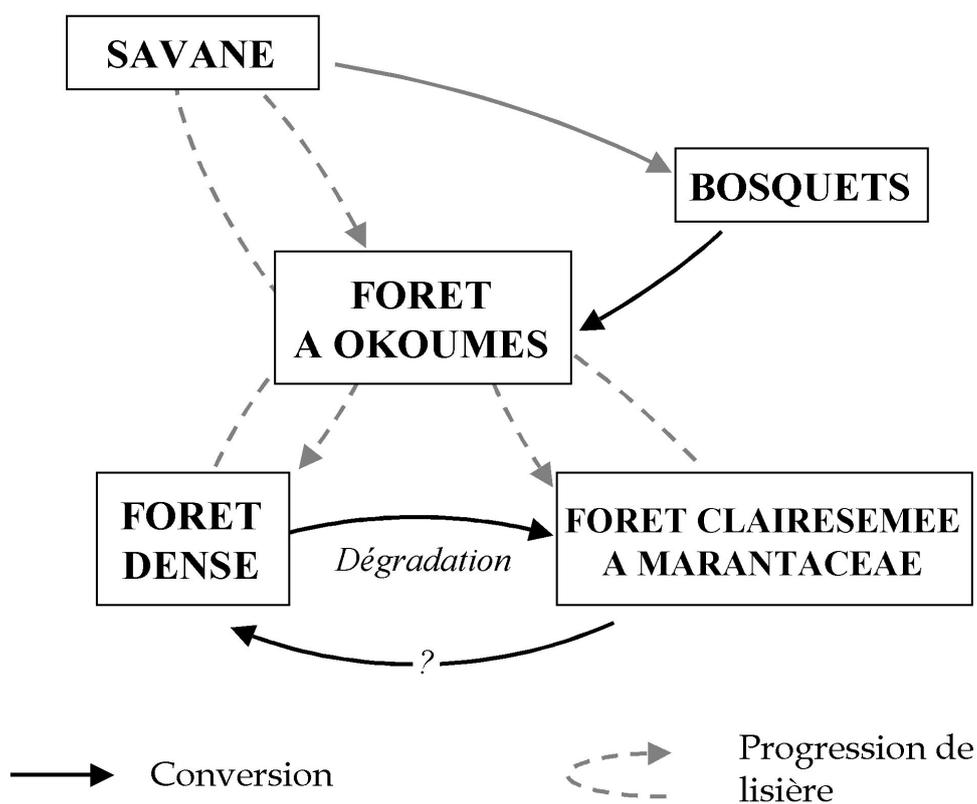


FIG. 6.10 – Schéma théorique de la succession forêt-savane dans la zone de répartition de l'okoumé. La forêt à okoumés est le stade pionnier de la forêt dense et de la forêt clairsemée à Marantaceae. Elle progresse par déplacement de la lisière et par essaimage de bosquets en savane, comme le suggère le modèle FORSAT. Les progressions relatives de la forêt dense et de la forêt clairsemée restent mal connues.

au Gabon, en particulier dans la réserve de la Lopé. Dans cette réserve, des études archéologiques ont permis de mettre en évidence un dépeuplement entre 1400 et 800 B.P. dans les zones aujourd'hui couvertes de grandes surfaces de forêt à Marantaceae. Le dépeuplement a dû engendrer un changement drastique du régime des feux de brousse qui a pu permettre à la forêt de progresser par bosquets, qui se seraient ensuite dégradés. Les forêts à Marantaceae de la Lopé seraient les zones reconquises rapidement durant cette phase de dépeuplement.

Vers quoi évoluent les forêts claires à Marantaceae ? S'agit-il d'une formation bloquante qui s'entretient ou d'une phase intermédiaire facultative entre savane et forêt dense, comme le soutient White [113] ? Si c'est le cas et en admettant l'installation des grandes étendues de forêt claires jusqu'à 800 BP, c'est une phase transitoire très longue, de plusieurs centaines d'années.

« **Reboisement** ». Aujourd'hui, des programmes de conversion rapide des savanes littorales en forêt à okoumés sont à l'étude, notamment dans la région de Youbi (par la Société Nationale de Reboisement et le Centre d'Etudes et de Recherches sur les Forêts Littorales). L'accélération de la régénération naturelle par bosquets pourrait être une piste intéressante.

Il faudrait néanmoins être très vigilant au devenir d'une telle forêt plantée, notamment sur les risques d'installation de zones à Marantaceae, difficilement valorisables.

6.3 Vers des applications prédictives

La figure 6.11 illustre les possibilités d'utilisation du modèle FORSAT pour prédire la dynamique future de l'interface forêt-savane. L'image satellite LANDSAT représente la végétation en 2000 autour de la savane incluse de Kandara (Est-Cameroun) [65, 116], où j'ai effectué une mission de terrain en novembre 2000 ¹⁶.

La conversion des données satellites en une carte de végétation utilisant les quatre états du modèle FORSAT est la première difficulté. Différencier la savane de la forêt est assez facile, mais délimiter les zones pionnières en marge de la forêt ou en savane est nettement plus délicat. Ici, la méthode utilisée pour cette illustration est très approximative, puisqu'elle se base sur des seuils sur la composante rouge de la figure 6.11.a.

Le deuxième problème concerne la calibration des données. Ici, le paramétrage du modèle a été fait en prenant des valeurs raisonnables mais peu précises. Finalement, cette simulation montre la fragilité du golfe de savane au nord de la savane incluse principale et de la petite savane incluse au sud-est de la zone.

Pour aller plus loin, des études de terrain seraient nécessaires, dédiées à :

1. la calibration entre les informations satellites et les états de végétation au sol (ce qui permettrait d'étendre cette connaissance à la zone écologiquement équivalente) ;

¹⁶Cette mission a été effectuée avec Marc Dubois, Christian de Namur, Annie Vincens et Joseph Youta Happi.

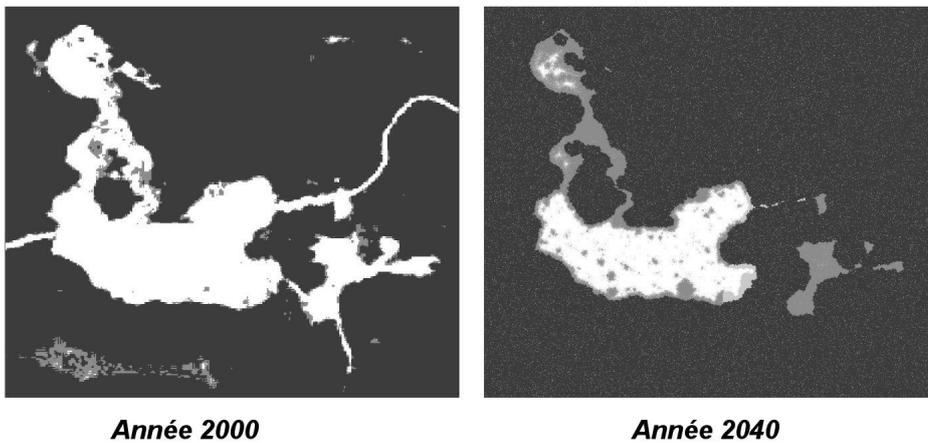
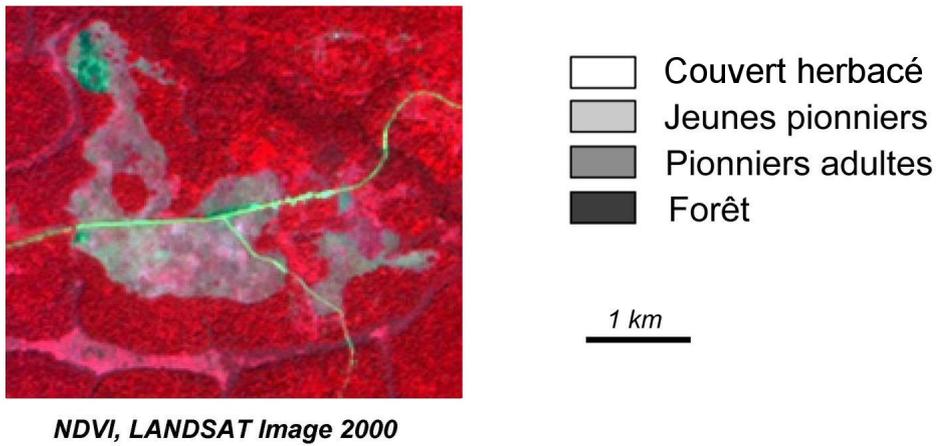


FIG. 6.11 – Exemple d'utilisation du modèle FORSAT à des fins prédictives. Ceci n'est qu'une illustration d'une utilisation possible du modèle : les paramètres n'ont pas été véritablement calibrés sur la situation réelle.

2. la détermination de la valeur d'un maximum de paramètres (courbe de dispersion locale, taux de mortalité, etc.), les autres pouvant être inférés par des calibration sur la dynamique passée.

Conclusion

Intérêt de la méthode. L'utilisation de modèles pour décrire ou prédire précisément le comportement d'un système écologique particulier est devenue relativement fréquente. Le travail effectué est sensiblement différent, tant dans son approche que dans ses objectifs. Il s'agit de construire un modèle à portée générale de la dynamique relative des forêts tropicales et des savanes dans les régions tropicales humides. L'analyse de ce modèle fournit au niveau global un éclairage théorique nouveau sur la répartition des écosystèmes tropicaux. Au niveau local, il donne un cadre d'interprétation des résultats des études de terrain. Cette approche est analogue à celle qui a conduit à considérer les modèles d'Ising comme un outil pour comprendre les phénomènes magnétiques ou le modèle SIR de Kermack et McKendrick pour comprendre le déroulement des épidémies. Elle fournit une explication générale du problème plutôt que la description ou la prévision de cas précis.

Le modèle FORSAT est un modèle minimal : il réunit les seuls ingrédients indispensables pour que le comportement émergent soit comparable avec les dynamiques réelles. Malgré sa simplicité, il est construit sur les connaissances actuelles des processus écologiques à l'oeuvre dans la zone de transgression. D'autre part, il incorpore les résultats exposés aux chapitre 3 et 4 sur le modélisation de la dispersion des graines (possibilité de découpler les composantes courte et longue distance) et de la progression du feu (possibilité de représenter la perturbation induite par un processus de percolation).

Répartition de la végétation. La grande originalité que permet le modèle FORSAT est de considérer savanes et forêt dans les régions tropicales humides comme deux phases d'un même système. L'état d'équilibre (savane ou forêt) est déterminé par la combinaison de facteurs environnementaux et anthropiques (représentés dans le modèle par un paramètre environnemental et la fréquence des feux).

Sous leurs actions conjuguées, le système subit une transition de phase de type van der Waals, analogue aux transitions liquide-gaz dans les fluides sous l'effet de la pression et de la température. Cela se traduit par trois caractéristiques. D'abord, le feu fréquent et régulier peut stabiliser la savane comme cela a été observé depuis de nombreuses années : la fréquence des feux nécessaire au maintien des savanes est d'autant plus élevé que les conditions climatiques et édaphiques sont propices à l'installation de la forêt. Ensuite, la transition continue pour les faibles valeurs du facteur environnemental et anthropique devient

discontinue dans les régions plus favorables. Cela signifie que les forêts claires ne peuvent exister que pour les conditions environnementales relativement difficiles, alors que pour les conditions plus favorables seules la forêt dense et la savane peuvent être en présence. La dernière caractéristique concerne la densité d'arbres dans les savanes : plus les conditions environnementales sont favorables à la forêt, plus l'intensité des perturbations anthropiques doit être importante pour maintenir les savanes et plus la densité maximale potentielle des savanes est faible. Ces résultats expliquent la présence de savanes herbeuses ou arbustives périforestières ou incluses dans les massifs forestiers puis de savanes plus arborées et de forêts claires selon un gradient latitudinal.

Dynamique de l'interface. La dynamique de la transition (l'évolution vers l'état d'équilibre) lorsque l'état initial est une savane et que la phase forêt est stable se fait par nucléation, croissance puis coalescence d'agrégats de forêt (bosquets). Les différentes formes de progression relevées par des études de terrain (progression ou régression de la lisière ; apparition, croissance et coalescence de bosquets en savane ; afforestation en masse) apparaissent comme des comportements émergents de la synthèse de quelques processus et de paramètres clefs : la succession selon le cycle sylvégénique, la dispersion à courte et longue distance des plantules de pionniers, l'intensité de la perturbation anthropique (feux de savane) et un paramètre environnemental représentant la capacité d'installation de la forêt.

Le taux d'apparition et de croissance des bosquets et donc la vitesse d'afforestation sont largement influencé par la composante proche de la courbe de dispersion des pionniers (qui inclut la dispersion des graines et leur possibilité de germer en milieu ouvert). C'est cette courbe qui détermine l'adaptation d'un arbre à sa fonction de pionnier. L'étude de terrain dans la région littorale du Congo montre d'ailleurs qu'à l'intérieur du cortège d'espèces pionnières il est possible de distinguer des groupes fonctionnels reliés à leur capacité de recrutement en savane : certains peuvent s'installer en pleine savane, d'autres à la lisière.

Perspectives. Pour reprendre les termes du paragraphe 1.1.2, le modèle FORSAT a rempli ses fonctions descriptives et explicatives. Dire que seulement quatre paramètres peuvent expliquer la grande variabilité des situations rencontrées ne revient pas à nier l'intérêt d'études de terrain précises et fouillées. Au contraire, pour quantifier ces paramètres, il faut mener des campagnes de terrain. La difficulté à faire tourner le modèle sur des cas concrets pour des études prédictives le montre bien d'ailleurs. Cela permet simplement d'avoir un cadre de travail dans lequel réunir les informations souvent disparates. Il met également en évidence la nécessité de réunir des chercheurs de différents horizons autour de cette problématique : ethnologues et botanistes pour quantifier l'intensité de la perturbation par le feu, par exemple ; ou encore botanistes et zoologues pour analyser la dispersion zoochore des pionniers.

Enfin, il serait intéressant d'analyser avec des outils similaires (notamment en adoptant le point de vue des transitions de phase) les transgression entre

différents stades de développement de forêt ou différents types de forêts, par exemple entre la forêt dense et la forêt clairsemée à Marantaceae dans le sud-ouest du massif congolais.

Troisième partie
Dynamique d'une épidémie
urbaine de dengue

Les activités humaines modernes conduisent à des changements globaux : évolution du climat, facilité des contacts, etc. L'un de leurs effets consiste en l'émergence de maladies : expansion géographique, augmentation de leur gravité. C'est par exemple le cas de la dengue, une maladie transmise par un moustique domestique.

Ce travail s'inscrit dans un projet de modélisation des mécanismes menant à l'émergence de cette maladie dans le but de proposer des moyens de lutte efficaces. Il ouvre des pistes qu'il faudra prolonger par la suite.

L'une des premières questions concerne la gravité de la maladie : les facteurs qui la déterminent sont mal connus et même controversés. Un modèle simple (chapitre 7) pourrait permettre d'en faire le tri.

L'autre question concerne la circulation du virus, la dynamique de l'épidémie. Avant de pouvoir décrire l'émergence, il faut déjà pouvoir décrire un épidémie. Un modèle simple basé sur l'homogénéité des contacts entre les populations d'hommes et de moustiques (chapitre 8) semble incapable de décrire la dynamique dans les cas les plus simples.

Plutôt que des contacts homogènes, il faut considérer que le comportement des hommes (structuration de la population) et des moustiques (territoire) induit un réseau de contacts entre ces deux populations (section 8.3). C'est dans ce réseau que l'épidémie se propage et sa structure l'influence de façon déterminante.

Chapitre 7

Description épidémiologique et clinique de la dengue

*Hobbes clearly proves that every creature
Lives in a state of war by nature ;
So, naturalists observe, a flea
Has smaller fleas that on him prey ;
And these have smaller still to bite 'em ;
And so proceed ad infinitum.¹⁷*

— Jonathan Swift (Poetry, a Rhapsody).

7.1 La dengue, maladie émergente

La dengue est une arbovirose humaine, c'est-à-dire une maladie causée par un virus et qui peut être transmise d'homme à homme par des arthropodes (*arthropod-borne virose*). Dans le cas de la dengue, ces arthropodes (les vecteurs de la maladie) sont des moustiques, principalement de l'espèce *Aedes aegypti*. Longtemps, la dengue a été connue comme un syndrome grippal bénin apparaissant sporadiquement, localement et avec des temps inter-épidémiques longs [138]. Après la seconde guerre mondiale, la circulation de la dengue a commencé à augmenter dans le Sud-Est asiatique, ce qui s'est accompagné de l'apparition de cas de plus en plus graves et mortels. Depuis 20 ans, le même scénario se déroule dans la région intertropicale américaine. Aujourd'hui, la moitié de la population mondiale vit dans des zones à risque. Entre 50 et 100 millions de gens sont malades chaque année [170]. 250 à 500 000 d'entre eux meurent de la forme la plus sévère [138]. L'expansion géographique des régions touchées

¹⁷Hobbes prouve clairement que chaque créature
Vit dans un état de guerre par nature ;
Et les naturalistes observent qu'une puce
a de plus petites puces qui se nourrissent d'elle ;
Et celles-ci en ont de plus petites encor pour les piquer ;
Et cela continue ainsi ad infinitum.

et l'augmentation des cas comme de la proportion des cas graves caractérise l'émergence de cette maladie.

La plupart des maladies émergentes (fièvre de la vallée du Rift, fièvre du West Nile, encéphalite japonaise, etc.) sont en fait des maladies animales (zoonoses) qui affectent les humains de façon occasionnelle, accidentelle et ne sont pas transmissibles d'homme à homme. La dengue est au contraire une maladie humaine. Il existe bien des formes animales touchant les primates, mais des études phylogénétiques [169] ont montré que les souches impliquées dans ces épidémies animales sont très éloignées de celles isolées lors des épidémies humaines actuelles. Pour la dengue, les hommes occupent la place centrale dans la propagation de l'épidémie et la dynamique spatiale est donc largement influencée par leurs mouvements et, plus généralement, leur comportement.

Différents facteurs sont à l'origine de l'émergence. L'expansion géographique est liée à la fois à l'extension de la zone de présence du moustique *A. aegypti* [141] (causée par l'abandon des mesures de démoustiquation, mais possiblement renforcée par les changements climatiques) et à l'augmentation des contacts entre hommes. D'autre part, l'augmentation de la proportion de cas graves semble liée à une évolution génétique du virus lui-même.

7.2 Caractéristiques de la dengue

Sérotypes de la dengue. Au niveau du virus, on peut distinguer quatre sérotypes, dénotés DEN-1 à DEN-4. L'infection par l'un des sérotypes semble conférer une immunité totale à ce sérotype et pour toute la vie. Par contre l'immunité croisée, c'est-à-dire à l'égard des autres sérotypes, dure quelques mois seulement [141].

Schéma de transmission du virus. Le principal vecteur de la maladie est le moustique *Aedes aegypti* [137, 141]. Ce moustique est associé de près aux habitations humaines et son développement est favorisé par les eaux stagnantes et donc les conditions d'hygiène précaires. D'autres moustiques (plus présents dans les zones rurales) semblent pouvoir également transmettre la maladie : *A. albopictus* et *A. polynesiensis* [161].

La figure 7.1 schématise la transmission du virus d'un homme à l'autre. Un moustique susceptible, non porteur du virus, pique un homme malade et ingère une certaine dose de virus. Il faut un certain temps pour que le virus se développe dans le moustique et passe de son système digestif à ses glandes salivaires : le temps d'incubation extrinsèque (de 8 à 14 jours). A partir de ce moment là, le moustique devient infectieux et lorsqu'il pique un homme non porteur du virus, il peut le lui transmettre. Il faut également un certain temps pour que le virus se développe à l'intérieur de l'organisme humain : la période d'incubation intrinsèque (de 3 à 14 jours [161]). A la fin de cette période, l'homme entre en phase de virémie, où les symptômes apparaissent et où le virus est transmissible au moustique. Cette phase de virémie a également une durée de quelques jours.

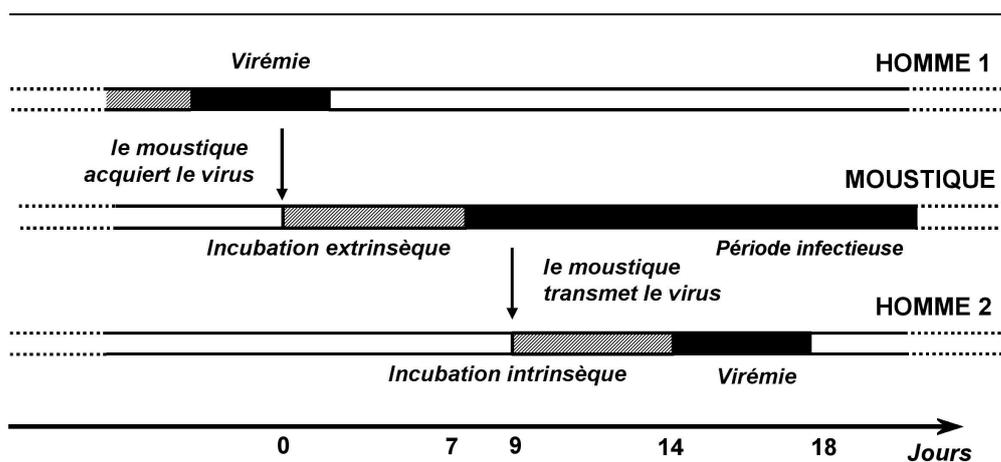


FIG. 7.1 – Schéma de transmission de la maladie d’une homme à une autre via un moustique. Les flèches représentent les repas de sang du moustique vecteur. La période d’incubation est le temps entre l’introduction du virus dans l’organisme et le moment où ce virus peut à son tour être transmis (période infectieuse ou de virémie). La période infectieuse dure le restant de la vie du moustique et quelques jours seulement chez l’homme. Le nombre de jours est indiqué à titre indicatif.

Niveaux de gravité de la dengue. Du point de vue médical, il existe quatre stades de la dengue [141, 146]. La forme asymptomatique (A) est détectable seulement lors d’une enquête sérologique a posteriori. La forme la plus connue, appelée *dengue fever* (DF), se caractérise par une fièvre importante accompagnée de douleurs à la tête, aux muscles, aux articulations. Le stade suivant est une fièvre hémorragique (*dengue hemorrhagic fever*, DHF). Le stade le plus grave est une fièvre hémorragique accompagnée d’un syndrome de choc (*dengue shock syndrom*, DSS). En général, les formes asymptomatiques et DF ne sont pas mortelles. En revanche, le taux de mortalité des stades suivants varient respectivement de 0,2% à 20% pour la DHF et jusqu’à 50% pour la DSS, selon que la maladie est traitée ou non [137].

Les enfants (personnes de moins de quinze ans environ [142]) et les personnes déjà infectées par un virus d’un sérotype différent [143] sont plus susceptibles de déclencher une forme grave de la maladie. Des facteurs génétiques semblent également jouer un rôle [146]. Par contre, les mécanismes par lesquels le virus induit des maladies de gravité variables restent mal définis. Une corrélation a bien pu être établie entre charge virale dans le corps et gravité de la maladie [168], et que la réponse immunitaire en réponse à une importante circulation du virus cause les hémorragies [124]. Ainsi, l’augmentation de la proportion de cas graves en seconde infection pourrait être due à une amplification de la réponse immunitaire dont les détails ne sont pas certains. De plus, il semble que des facteurs virologiques influencent également la gravité des maladies qui en résultent [147, 153], en particulier la capacité de se répliquer dans l’organisme humain. Des différences dans la structure de l’ARN viral ont d’ailleurs été trouvés entre les souches impliquées dans les DHF et ceux causant des DF seulement [147].

| Lieu et date de l'étude | Souche impliquée | # | #+ | % 1 ^e inf. | A | DF | DHF | DSS |
|-------------------------------|------------------|------|-----|-----------------------|-----|-------|-----|-----|
| Fortaleza (Brésil) [166] | DEN2 | 1341 | 44% | 16% | 41% | 59% | 0% | 0% |
| Rio de Janeiro (Brésil) [125] | DEN1,2 | 450 | 66% | 39% | 56% | 44% | 0% | 0% |
| Ribeirão Preto (Brésil) [162] | DEN1 | 196 | 36% | 64% | 33% | 77% | 0% | 0% |
| Araguaiana (Brésil) [167] | DEN2 | 400 | 28% | 100% | 26% | 73.9% | 0% | 0% |
| Bangkok (Thaïlande) [123] | DEN1,2,3,4 | 1757 | 6% | 46% | 87% | 6% | 7% | 0% |
| El Cerro (Cuba) [145] | DEN2 | 1295 | 23% | 34% | 69% | 29% | 2 | % |

TAB. 7.1 – Résumé de quelques études épidémiologiques. # : nombre de personnes sur lequel l'étude a été menée. #+ : proportion de patients séro-positifs. A,DF, DHF, DSS : proportion respective des formes asymptomatiques, fièvre, fièvre hémorragique et syndrome de choc parmi les personnes positives.

7.3 Modèle de la gravité de la maladie

La gravité de la maladie peut être considérée indépendamment de la dynamique de l'épidémie. En effet, rien n'indique que les formes graves soient associées à des transmissibilités accrues.

7.3.1 Description du modèle

Les mécanismes menant à une maladie de telle ou telle gravité ne sont pas bien connus (paragraphe 7.2). Les quelques études séro-épidémiologiques après des épidémies dans différents lieux montrent des disparités très importantes de répartition des différents stades (table 7.1). Il apparaît clairement que la différence de proportion de primo-infection ne suffit pas à expliquer ces disparités. Pour contre exemple, il suffit de considérer les épidémies brésiliennes d'Araguaiana et de Rio de Janeiro. Dans le premier cas, il n'y a que des primo-infections et 75% des personnes touchées ont déclaré une forme symptomatique (DF). Par contre, dans la seconde épidémie, il y a eu seulement 39% de primo-infections mais moins de la moitié de DF, le reste étant des formes asymptomatiques. D'autres facteurs doivent être pris en compte : certains propres au virus et d'autres propres à l'hôte.

Compte tenu de la pauvreté des données disponibles à ce jour, on ne peut que faire des suppositions qu'il faudra confronter plus tard aux nouvelles expériences. Pour l'instant, il s'est agi de simplifier ces hypothèses au maximum pour bâtir le modèle théorique minimal compatible avec les connaissances actuelles. La gravité de la maladie est représentée par une grandeur continue de l'ordre de quelques unités, notée G , correspondant par intervalles aux quatre stades cliniques de la dengue. Dans l'hypothèse où il y a une corrélation entre charge virale et gravité [168], cette grandeur pourrait être une fonction (le logarithme par exemple) de la charge virale.

Cette gravité est une variable aléatoire dont chaque infection est une réalisation. La loi de répartition f_G est supposée être une gaussienne d'écart-type σ et dont la valeur moyenne dépend :

1. d'un facteur de pathogénicité d propre à la souche en cause : certaines souches sont plus dangereuses que d'autres ;
2. d'un facteur de sensibilité g propre à l'hôte : âge ou caractéristiques génétiques ;

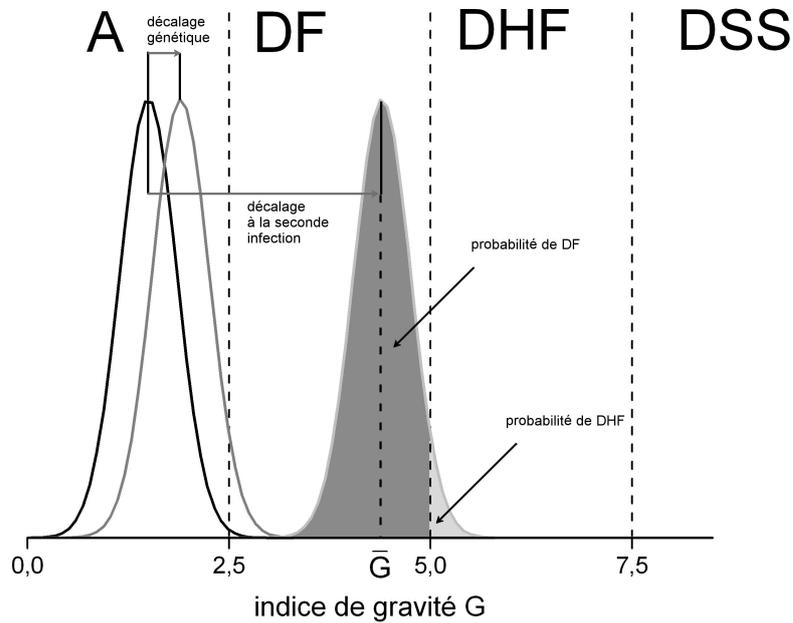


FIG. 7.2 – Détermination du stade de gravité de la dengue. La densité de probabilité de la gravité de la maladie dépend d'un facteur dépendant de la souche (pathogénicité) et par les caractéristiques de l'hôte (susceptibilité génétique, classe d'âge et son histoire immunitaire).

- de l'histoire immunitaire de l'hôte, c'est-à-dire du caractère primaire ($n = 1$) ou secondaire avec virus hétérologue ($n = 2$) de l'infection.

La formule retenue pour représenter la dépendance de la gravité moyenne en fonction de ces trois paramètres est :

$$\bar{G} = d \cdot n + g. \quad (7.1)$$

Alors, la variable aléatoire G a pour loi :

$$f(G) = \exp \left[- \left(\frac{G - \bar{G}}{\sigma} \right)^2 \right]. \quad (7.2)$$

La figure 7.2 illustre les décalages induits par ce modèle dans les proportions des différents stades cliniques.

7.3.2 Épidémies successives à Cuba

Des études séro-épidémiologiques ont été menées a posteriori des épidémies de dengue successives à Cuba de 1977, 1981 et 1997 [140, 144, 145]. Elles ont donné des estimations des proportions des différentes formes de dengue causées par le même virus, en première et seconde infection et selon les classes d'âge et d'ethnie (noirs, blancs, métis).

| | A | DF | DHF-DSS | DHF W/B |
|--------------------------|----------------------|---------------|-------------|---------|
| 1977 1 ^e inf. | 89% (89,1%) | 11% (10,9%) | 0% (0%) | |
| 1981 1 ^e inf. | 100% (96,7% + 3,3 %) | | 0% (0%) | |
| 1981 2 ^e inf. | 97,8% (0% + 97,2%) | | 2,2% (2,8%) | 3 (2,9) |
| 1997 1 ^e inf. | 97% (96,4%) | 5% (5,6%) | 0,015% (0%) | |
| 1997 2 ^e inf. | 0% (0%) | 95,5% (95,5%) | 4,5% (4,5%) | |

TAB. 7.2 – Distribution des différentes formes de dengue mesurées et simulées (entre parenthèses). A, DF, DHF/DSS : proportion des formes asymptomatiques, fièvre, fièvre hémorragique, et syndrome de choc parmi les personnes séropositives. DHF W/B : rapport des proportion de DHF pour les personnes blanches et noires.

| Paramètre | | Valeur |
|--|----------|--------|
| ecart-type de la loi | σ | 0,5 |
| Susceptibilité génétique des adultes noirs | g_1 | 0,8 |
| -- des adultes blancs | g_2 | 1,0 |
| -- des adultes métis | g_3 | 0,85 |
| -- des jeunes noirs | g_4 | 0,9 |
| -- des jeunes blancs | g_5 | 1,1 |
| -- des jeunes métis | g_6 | 1 |
| pathogénicité de la souche 1 | d_1 | 1,02 |
| pathogénicité de la souche 2 | d_2 | 0,73 |
| pathogénicité de la souche 3 | d_3 | 0,75 |
| décalage dû aux infections secondaires | n | 3,4 |

TAB. 7.3 – Paramètres pour la simulation de la distribution de la gravité de la maladie pour les épidémies successives à Cuba.

La prévalence est à peu près identique parmi ces classes : c'est la distribution des différents stades de la maladie qui diffère. En particulier, les personnes noires et les métisses ont plus souvent des formes asymptomatiques que les personnes blanches [145]. A l'inverse, les jeunes ont plus tendance à être atteints de formes graves [142]. Les données disponibles sont résumées dans la table 7.2. Les paramètres de la table 7.3 donnent les chiffres entre parenthèse de la table 7.2, qui sont très proches des chiffres réels.

Bien entendu, la correspondance de ces chiffres ne vaut pas preuve de la validité de l'approche présentée. En effet, le nombre de paramètres est grand par rapport au nombre de variables libres à comparer (11 contre 9). Pour une validation rigoureuse du modèle, il faudrait tester sur un grand nombre d'études séro-épidémiologiques. Ces études sont peu nombreuses et, bien souvent ne détaillent pas, comme dans les cas de Cuba, les classes à risque.

Le modèle de gravité de la maladie a donc essentiellement une fonction descriptive : il synthétise en un modèle minimal les connaissances et hypothèses sur le sujet. Un travail intéressant serait d'essayer de quantifier le décalage en gravité du aux infections secondaires avec un virus hétérologue. Actuellement, l'existence de ce décalage est très discuté et il semble que les travaux de laboratoire ne suffisent pas pour mettre un terme à la polémique. Le paramétrage

du modèle avec une grande quantité de données séro-épidémiologiques permettrait de tester l'hypothèse d'un décalage nul et d'apporter une réponse à cette question en suspens.

Chapitre 8

Modèle de la propagation d'une épidémie de dengue

Comment représenter la dynamique d'une épidémie dans une population ? Avant de prendre en compte la structuration de la population, il faut voir comment les approches classiques s'appliquent au cas de la dengue, ce qu'elles génèrent comme connaissances et pourquoi elles sont néanmoins insuffisantes.

8.1 Approche classique de la modélisation en épidémiologie

Ce paragraphe résume les principales caractéristiques de l'approche classique en épidémiologie, principalement axée sur la détermination du taux de reproduction de base R_0 [119] : le nombre moyen d'individus potentiellement infectés par un malade (qui deviendraient infectés s'ils étaient susceptibles au départ). Le nombre moyen de personnes réellement infectées par un malade est égal au produit du coefficient R_0 par la proportion d'individus susceptibles dans la population.

8.1.1 Modèles SIR

Hypothèses. Deux hypothèses sont centrales dans l'approche classique de la modélisation en épidémiologie. D'abord, il y a l'hypothèse que tout individu se comporte de la même façon quel que soit son état de santé (homogénéité de la population). Ensuite, on suppose que les contacts entre n'importe quelle paire d'individus sont indépendants des autres paires (mélange de la population, *independent mixing*).

Le modèle SIR considère le cas le plus simple : un individu susceptible (S) peut être infecté directement par un individu malade (I, infectieux). Il peut alors transmettre à son tour la maladie avant d'en guérir et d'y devenir résistant (R). Ce modèle peut être implémenté en adoptant différents points de vue.

Approche individu-centrée. La première approche consiste à considérer le devenir de chaque individu en relation avec le reste de la population. Chaque

individu peut être soit susceptible (état S), infectieux (état I), ou retiré du système (immunisés, ou mort, état R). Les lois sont :

1. Si un individu susceptible est en contact avec un individu infectieux, il devient à son tour infectieux.
2. Un individu infectieux devient, après une certaine période, immunisé.

Différentes modalités peuvent être choisies.

1. Dans le modèle de Reed Frost, la durée de l'infection est de 1 pas de temps et la probabilité que pendant ce pas de temps, un individu susceptible a une probabilité $1 - q$ d'être infecté par chaque infectieux.
2. Dans le modèle d'épidémie général [119], le temps est continu. Un individu infecté à une probabilité μ par unité de temps de quitter la période d'infection (la période d'infection est une variable aléatoire à distribution exponentielle). Pendant qu'il est infectieux, il contacte n'importe quel individu susceptible aux temps déterminés par des processus (indépendants) de Poisson de paramètre $\frac{\beta}{N}$, où N est l'effectif de la population.
3. Le modèle d'épidémie collectif (*collective epidemic model*) [160] est plus général : la durée d'infection est une variable aléatoire D et le nombre d'individus susceptibles qu'il contacte pendant cette période est une variable aléatoire R .

Approche agrégée stochastique. Les modèles agrégés (ou compartimentaux), au lieu de s'intéresser au devenir de chaque individu, donne les loi d'évolution des effectifs de chaque classe (S, I, R). On les appelle aussi modèles compartimentaux.

La plupart des modèles sont réductibles à une chaîne de Markov sur les nombres de susceptibles et d'infectieux (le nombres de réfractaires est contraint par la conservation du nombre de personnes total). La loi d'évolution est donnée alors par la liste de probabilités :

$$\Pr \{S_{t+1} = s', I_{t+1} = i' | S_t = s, I_t = i\}. \quad (8.1)$$

Le modèle de Reed Frost s'exprime alors par :

$$\Pr \{S_{t+1} = s - j, I_{t+1} = j | S_t = s, I_t = i\} = \binom{s}{j} q^{i(s-j)} (1 - q^i)^j. \quad (8.2)$$

Celui de l'épidémie générale s'exprime, en temps continu :

$$\begin{aligned} \Pr \{S_{t+dt} = s - 1, I_{t+dt} = i + 1 | S_t = s, I_t = i\} &= \frac{\beta}{N} s i dt + o(dt) \\ \Pr \{S_{t+dt} = s, I_{t+dt} = i - 1 | S_t = s, I_t = i\} &= \mu dt + o(dt). \end{aligned}$$

Approche agrégée déterministe. Lorsque les effectifs de chaque classe sont grands, les lois d'évolution stochastiques peuvent être approximées en utilisant le théorème limite central par des équations différentielles sur les différents effectifs. Anderson et May [119] proposent une revue exhaustive de ce type de

modèles, très utilisé dans la modélisation épidémiologique. Le modèle d'épidémie générale s'exprime alors par le système d'équations différentielles :

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{\beta}{N}si \quad (8.3a)$$

$$\frac{di}{dt} = \frac{\beta}{N}si - \mu i. \quad (8.3b)$$

8.1.2 Extension des modèles SIR

Des hypothèses supplémentaires peuvent être ensuite ajoutées sous réserve qu'elles respectent les hypothèses d'homogénéité de la population et des contacts. Chaque fois, on repartira du modèle d'épidémie générale dans sa forme agrégée déterministe du système (8.3), sachant qu'il est évidemment possible de combiner les différentes hypothèses supplémentaires ou de les inclure dans les autres formulations du modèle.

Rôle de la démographie. Le modèle d'épidémie générale suppose que la population reste constante au cours du temps. Les processus démographiques (naissance et mort naturelle) peuvent être pris en compte. Pour les modèles agrégés stochastiques, cela mène à l'inclusion dans le système (8.3) :

$$\frac{ds}{dt} = f(s + i + r) - \delta s - \frac{\beta}{N}si \quad (8.4a)$$

$$\frac{di}{dt} = \frac{\beta}{N}si - (\delta + \mu) i, \quad (8.4b)$$

où f est la fonction représentant le taux de croissance de la population (en supposant que tout le monde naît sain) et δ est le taux de mortalité de base (en dehors des effets de la maladie).

Modèle SEIR. Il est également possible de prendre en compte un stade intermédiaire entre susceptible et infectieux (modèles SEIR). Lorsque un individu susceptible est contacté par un individu infectieux, il entre dans une période d'incubation (état E) au terme de laquelle il devient infectieux. Le système (8.3) devient alors :

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{\beta}{N}si \quad (8.5a)$$

$$\frac{de}{dt} = \frac{\beta}{N}si - \gamma e \quad (8.5b)$$

$$\frac{di}{dt} = \gamma e - \mu i \quad (8.5c)$$

si l'on suppose que le temps d'incubation suit également une distribution exponentielle de paramètre γ .

| Modèle | Valeur de R_0 |
|--------------------------------|--|
| SIR ou SEIR | $\frac{\beta}{\mu}$ |
| SIR avec mortalité naturelle | $\frac{\beta}{\mu} \frac{\mu}{\mu+\delta} = \frac{\beta}{\mu+\delta}$ (I) ou $\frac{\beta}{\mu} \exp(-\mu L)$ (II) |
| SEIR avec mortalité naturelle | $\left(\frac{\beta}{\mu+\delta}\right) \left(\frac{\gamma}{\gamma+\delta}\right)$ (I) ou $\left(\frac{\beta}{\mu}\right) \exp[-(\gamma + \mu)L]$ (II) |
| S(E)IR avec vecteur | $\frac{N_v}{N_h} \frac{\beta\beta'}{\mu_h\mu_v}$ |
| SEIR avec vecteur et mortalité | $\frac{N_v}{N_h} \frac{\beta\beta'}{\mu_h\mu_v} \left(\frac{\gamma_h}{\gamma_h+\mu_h}\right) \left(\frac{\gamma_v}{\gamma_v+\mu_v}\right)$ (A) ou $\frac{N_v}{N_h} \frac{\beta\beta'}{\mu_h\mu_v} \exp(-\delta_h\tau_h - \delta_v\tau_v)$ (B) |

TAB. 8.1 – Taux de reproduction de base R_0 pour différents type de modèles épidémiologiques [119]. I : distribution exponentielle des temps de vie de paramètre δ (comme dans les modèles présentés). II : temps de vie fixe de durée L . (A) : distribution exponentielle des temps de vie (paramètres δ_h pour les hôtes, δ_v pour les vecteurs) et des temps d'incubation (paramètres γ_h et γ_v). (B) : distribution exponentielle des temps de vie et temps d'incubation fixe (τ_h pour les hôtes, τ_v pour les vecteurs).

Maladies à vecteurs. Les maladies vectorielles, comme la dengue, font intervenir deux populations : les transmissions ne se font pas directement d'hôte à hôte comme précédemment mais via un vecteur. L'hypothèse de mélange homogène revient à considérer que les deux populations sont parfaitement mélangées : chaque hôte est équivalent du point de vue des vecteurs et vice versa. En notant x_h les grandeurs associées aux hôtes et x_v celles associées aux vecteurs, le système (8.3) est modifié comme suit :

$$\frac{ds_h}{dt} = -\frac{\beta}{N_h} s_h i_v \quad (8.6a)$$

$$\frac{di_h}{dt} = \frac{\beta}{N_h} s_h i_v - \mu_h i_h \quad (8.6b)$$

$$\frac{ds_v}{dt} = -\frac{\beta'}{N_h} s_v i_h \quad (8.6c)$$

$$\frac{di_v}{dt} = \frac{\beta'}{N_h} s_v i_h - \mu_v i_v \quad (8.6d)$$

où β est le taux de contact entre les hôtes sains et les vecteurs infectieux et β' celui entre les hôtes infectieux et les vecteurs sains.

Taux de reproduction de base. La détermination du taux de reproduction de base R_0 est centrale dans l'approche classique. Le tableau 8.1 donne la valeur de R_0 dans les différents cas des paragraphes précédents en fonction des paramètres.

8.1.3 Les modèles existants de la dynamique d'une épidémie de dengue

Les modèles existants de la propagation d'une épidémie de dengue sont différents, dans leur approche comme dans leurs objectifs. Néanmoins, deux

hypothèses fortes leur sont communes. La première concerne l'homogénéité des deux populations et des contacts entre elles : ces modèles sont classiques (au sens du paragraphe 8.1). La seconde suppose l'arrivée d'un virus au début de simulation sur une population vierge. Ainsi, les infections successives ne sont pas prises en compte.

Modèles agrégés déterministes. La première application du formalisme compartimental à la dengue semble avoir été faite par Newton et Reiter [156]. Dans leur étude, ils considèrent deux systèmes d'équations différentiels, le premier pour les hôtes (les hommes) et le second pour les vecteurs (les moustiques). Chaque système modélise les processus démographiques (naissance, mort) et immunologiques de chaque population. Les deux systèmes sont couplés linéairement. D'autres modèles [128–131, 154] ont été développés dans le même cadre, même s'ils varient dans leur détail (voir tableau 8.2).

Modèle individu-centré. Un modèle a été développé dans un autre cadre, celui de Focks et coll. [133–135]. Il s'agit encore de deux modèles couplés, pour les hôtes et les vecteurs. Le modèle de dynamique de la population des vecteurs *Aedes aegypti* est le plus détaillé. Les « traits d'histoire de vie » (stades de développement) de chaque moustique sont représentés de façon très détaillée [134, 135], en prenant en compte de nombreux paramètres, à la fois entomologiques et environnementaux (conditions d'hygiène, climat). Le module représentant l'hôte humain est également individu-centré [133], mais beaucoup plus simple : il ne prend en compte que les statuts immunitaires classiques : susceptible, infecté, infectieux, résistant.

Modèles non dynamiques. En plus des modèles précédents, il convient de citer le modèle de Ferguson et coll. [132], bien qu'il ne soit pas un modèle du déroulement d'une épidémie mais plutôt de l'évolution des caractéristiques immunologiques d'une population où différentes souches de dengue sont endémiques.

8.2 Modèle 0-D de la propagation d'une épidémie de dengue

Le modèle de base (modèle 0-D) de la dynamique de la dengue est un modèle en temps discret avec les hypothèses d'homogénéité de la population et des contacts. Le schéma du modèle est représenté par la figure 8.1 et les paramètres sont repris dans la table 8.3

8.2.1 Vecteurs

Cycle gonotrophique et cycle viral. La partie du modèle concernant les vecteurs consiste plus à modéliser les piqûres de ces moustiques que la dynamique de la population elle-même. Les modèles classiques représentent cette population par des modèles SEI. Ils négligent en le faisant deux paramètres

| Modèle | Hôtes | Vecteurs | Objectif |
|------------------------------|--|---------------------------------|---|
| Newton & Reiter [156] | SEIR | SEI | Effet de l'utilisation d'insecticides pendant l'épidémie |
| Miorelli & Adami [154] | | SEI avec compétition larvaire | |
| Esteva & Vargas [128, 129] | SIR | SI | Evaluation du R_0 |
| Esteva & Vargas [130] | | SI ₁ EI ₂ | |
| Feng <i>et al.</i> [131] | SEIR avec infections multiples | SI | Etude de la compétition et de la coexistence de deux souches |
| Ferguson <i>et al.</i> [132] | SI avec classes d'âge et plusieurs souches | – | Recherche du meilleur modèle d'interaction des souches (comparaison avec des données de seroprévalence) |
| Focks <i>et al.</i> [133] | IC | IC | Effet du contrôle vectoriel |

TAB. 8.2 – Caractéristiques des modèles dynamiques de dengue existants. La plupart utilisent des modèles compartimentaux, décrivant l'évolution temporelle des effectifs des classes relatives à leur état de santé : S (sain), E (incubant), I (infectieux), R (immunisé). Le dernier modèle utilise des modèles individu-centrés pour les hôtes comme pour les vecteurs.

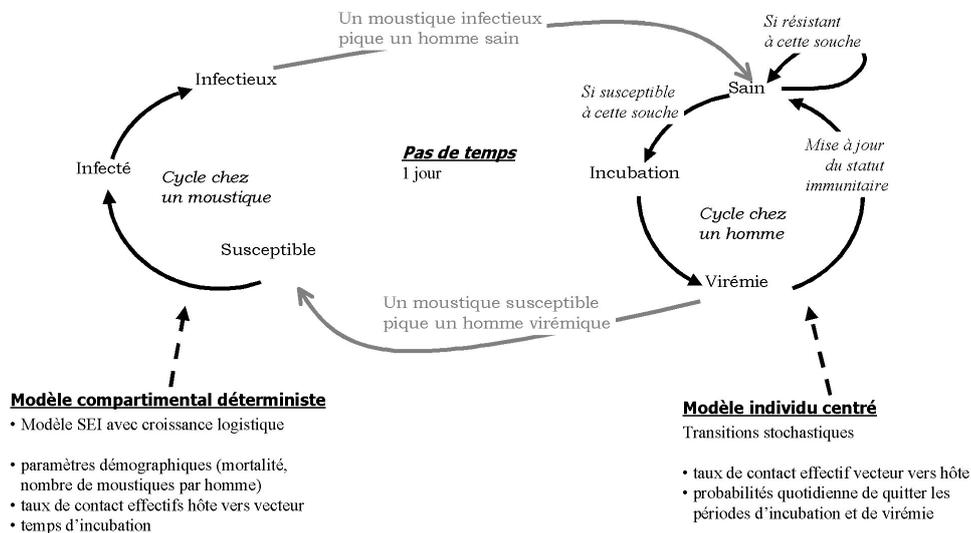


FIG. 8.1 – Schéma récapitulatif du modèle de base de la dengue. L'hypothèse d'homogénéité des contacts correspond au fait que chaque individu d'une population est équivalent pour l'autre population.

| Acteur | Paramètre | Notation | (a) | (b) | (c) |
|---------|---|-----------------------|------------------------------|---------|------|
| Hôte | probabilité de quitter l'IIP | p_{IIP} | $IIP =$ quelques jours | 0,1–0,6 | 0,22 |
| | probabilité de quitter la période de virémie | p_v | $dur3 -$ $-5jours$ | 0,1–0,6 | 0,2 |
| | probabilité de mourir | p_m | – | 0 | 0 |
| | taux de contact avec les vecteurs infectieux | $c_{v \rightarrow h}$ | 0,4–0,9 | 0,1–0,9 | 0,8 |
| | susceptibilité environnementale | γ | – | – | 1 |
| Vecteur | nombre par hôte | k | 0,3–3 | 1–10 | 30* |
| | durée de l'EIP | t_{EIP} | 7–12 | 4–9 | 6 |
| | survie quotidienne | s | 0,7– 0,96 | 0,1–0,9 | 0,8 |
| | proportion de transmission verti- cale | v | – | 0 | 0 |
| | taux de contact avec les hôtes vi- rémiques | $c_{h \rightarrow v}$ | 0,4–0,9 | 0,1–0,9 | 0,9 |

TAB. 8.3 – Paramètres du modèle DENGUE avec leur notation. (a) plages de valeurs selon la littérature [151], (b) plages de valeurs utilisées pour l'étude de sensibilité, (c) valeurs utilisées pour la simulation de l'épidémie de l'île de Pâques (* pour les maisons infestées, 0 sinon).

importants : le fait que seules les femelles piquent et qu'elles ne piquent pas n'importe quand mais selon un cycle précis, le cycle gonotrophique ou cycle d'ovulation. En effet, les repas sanguins servent à permettre la maturation des œufs des femelles. L'intervalle entre deux repas sanguins comprend la digestion du sang, la maturation des œufs, la recherche d'un lieu de ponte, la ponte puis la recherche d'un hôte pour le nouveau repas.

Si l'un des repas sanguins est pris sur un hôte infectieux, le virus ingéré peut passer des glandes salivaires au système digestif d'où il peut alors être inoculé à un hôte lors d'un prochain repas. Le temps d'incubation est le temps mis pour ce passage. C'est la concomitance de ces deux cycles qui détermine le taux de piqûres.

Des individus à une population. La solution la plus immédiate serait de considérer dans le modèle de dengue un modèle individu-centré pour les moustiques. Dans l'optique d'une modélisation à l'échelle d'une ville, cette solution apparaît trop coûteuse en temps de calcul. Dans quelle mesure est-il possible de réduire la population de moustiques réelle, avec ses cycles d'ovulation, à une population de vecteurs SEI équivalente? La comparaison des sorties d'un modèle individu-centré (IC) simple et du modèle SEI permet de donner une première idée de la réponse.

Le pas de temps du modèle IC est l'heure. Chaque individu a d'abord une probabilité horaire de mourir. Il est alors remplacé par un individu jeune, assurant un effectif constant. Après la phase de jeunesse (durée fixe T_j), le moustique entre dans la phase de recherche, avec une probabilité horaire p_r de trouver une

hôte à piquer. Lorsque il le trouve, si le moustique est sain et l'hôte infectieux, le moustique a une probabilité p_{inf} d'entrer dans la phase d'incubation de durée fixe t_{EIP} . Une fois le repas sanguin pris, le moustique entre dans la phase gravide (durée fixe T_{gr}) puis retourne dans la phase de recherche. La sortie du modèle est le nombre de piqûres infectieuses par jour.

Ce modèle pourrait être couplé à un modèle de la dengue chez l'homme. Pour simplifier, que la proportion d'hôtes infectieux est supposée fixe.

Le modèle SEI est alors :

$$\frac{ds(t)}{dt} = \frac{K - s(t)}{L} - \beta I s(t) \quad (8.7a)$$

$$\frac{de(t)}{dt} = \beta I s(t) - \exp\left(-\frac{t_{EIP}}{L}\right) \beta I s(t - t_{EIP}) - \frac{e(t)}{L} \quad (8.7b)$$

$$\frac{di(t)}{dt} = \exp\left(-\frac{t_{EIP}}{L}\right) \beta I s(t - t_{EIP}) - \frac{i(t)}{L}. \quad (8.7c)$$

En considérant I fixe, le nombre de piqûres infectieuses γi converge vers une valeur limite γi_∞ qui dépend de la proportion d'hôtes infectieux, de la façon suivante :

$$\frac{1}{\gamma i_\infty} = \frac{1}{A} \left(B \frac{1}{I} + 1 \right), \quad (8.8)$$

où :

$$A = \gamma K \exp\left(-\frac{t_{EIP}}{L}\right) \text{ et } B = \frac{1}{\beta L}. \quad (8.9)$$

La figure 8.2 montre la compatibilité des sorties du modèle IC avec la forme de l'équation (8.8).

Les paramètres temporels (durée de vie L et temps d'incubation t_{EIP}) doivent être identiques dans les deux modèles pour assurer l'identité des dynamiques. Il est donc possible d'évaluer les paramètres γK et β en inversant les deux relations précédentes :

$$\beta = \frac{1}{LB} \text{ et } \gamma K = A \exp\left(\frac{t_{EIP}}{L}\right). \quad (8.10)$$

Du point de vue statique, il est donc possible de trouver une population de vecteurs SEI équivalente à la population réelle de moustiques avec ses cycles d'ovulation. Du point de vue dynamique, le modèle individu-centré n'est pas assez élaboré pour pouvoir tirer quelque conclusion sur la capacité du système (8.7) à représenter la dynamique du modèle individu-centré. Etant basés sur les mêmes hypothèses (population strictement constante, temps d'incubation fixe, durée de vie et temps entre deux contacts suivant une loi exponentielle), ils ont nécessairement le même comportement dynamique (cela a été vérifié mais n'est pas montré ici).

Module vecteur du modèle dengue Les vecteurs sont donc représentés par un modèle compartimental classique. Les sous-populations sont les moustiques susceptibles (d'effectif V_s), les infectés (V_i) et les infectieux (V_v). La mortalité

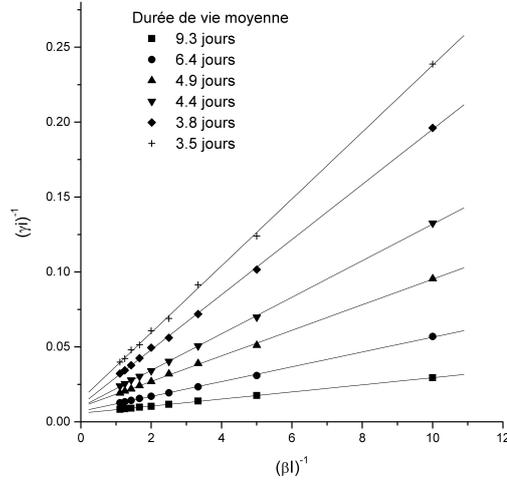


FIG. 8.2 – Régression des variables du modèle individu centré par l'équation (8.8).

m est la même pour tous les stades et le terme de naissance est du type logistique avec une capacité de charge proportionnelle au nombre totale d'hôtes kH (chaque hôte permet la vie de k vecteurs). Le taux de transmission verticale de la maladie (naissance de moustiques infectieux directement) est v . Le taux de passage du compartiment susceptibles vers le compartiment infecté est :

$$c_{h \rightarrow v} \frac{H_v(t)}{H} V_s(t) \tag{8.11}$$

Le nombre de piqûres par jour est supposé proportionnel au nombre de moustiques, ici au nombre de moustiques sains. La proportion de piqûres sur des hôtes virémiques est simplement la proportion d'hôtes virémiques dans la population. Le produit des deux donne le nombre de piqûres de moustiques sains menant à l'infection. Les moustiques passent un temps déterminé (le temps d'incubation) dans le stade infecté avant de rejoindre le stade infectieux. Pendant ce temps t_{EIP} , une proportion $(1 - m)^{t_{EIP}}$ de moustiques infectés au départ sont encore vivants et passent donc dans le dernier compartiment. Les équations aux différences qui en résultent sont :

$$\begin{aligned} \Delta V_s(t) &= -mV_s(t) + e[V_s(t) + V_i(t) + (1-v)V_v(t)] \left(1 - \left(1 - \frac{m}{e}\right) \frac{V_v}{kH}\right) \\ &\quad - c_{h \rightarrow v} \frac{H_v(t)}{H} V_s(t) \end{aligned} \quad (8.13)$$

$$\Delta V_i(t) = -mV_i(t) + c_{h \rightarrow v} \frac{H_v}{H} V_s(t) \quad (8.14)$$

$$- (1-m)^{t_{EIP}} c_{h \rightarrow v} \frac{H_v(t-t_{EIP})}{H} V_s(t-t_{EIP}) \quad (8.15)$$

$$\Delta V_v(t) = -mV_v(t) + eV_v(t) \left(1 - \frac{V_v}{kH}\right) \quad (8.16)$$

$$+ (1-m)^{t_{EIP}} c_{h \rightarrow v} \frac{H_v(t-t_{EIP})}{H} V_s(t-t_{EIP}) \quad (8.17)$$

8.2.2 Hôtes

La population des hôtes est représentée par un modèle individu-centré. Le statut immunitaire de chaque hôte évolue quotidiennement selon le même algorithme. Ce cycle est adapté du traditionnel susceptible, infecté, virémique et les transitions sont stochastiques. La probabilité d'infection est calculée de la même manière que le taux de passage susceptible infecté pour le vecteur : il y a en moyenne $c_{v \rightarrow h} V_v$ piqûres et chaque homme a une probabilité $c_{v \rightarrow h} \frac{V_v}{H}$ d'être piqué par un moustique infectieux. Si l'hôte a déjà été confronté au moustique, il reste dans l'état sain. Par contre, si c'est la première fois qu'il est confronté à ce virus, il passe dans l'état infecté. Alors, il a une probabilité quotidienne p_{IIP} d'entrer dans la phase de virémie, puis une probabilité p_v de guérir.

8.2.3 Résultats

Grandeurs caractéristiques. La courbe épidémiologique (l'évolution du nombre de cas au cours du temps) est la caractéristique principale de la dynamique d'une épidémie. Néanmoins, des grandeurs agrégées sont également utilisées pour rendre compte de l'importance de l'épidémie (figure 8.3) :

1. la prévalence finale, c'est-à-dire la proportion de la population susceptible finalement atteinte par la maladie ;
2. la hauteur du pic épidémique : le nombre maximal de malades par jour ;
3. le jour du pic : le jour où il y a le maximum de malades ;
4. la durée de ce pic, définie par exemple comme l'intervalle de temps pendant lequel il y a par jour un nombre de malades au moins égal à 10% de la hauteur du pic ;
5. la durée de l'épidémie : l'intervalle de temps entre la déclaration du premier malade et celle du dernier.

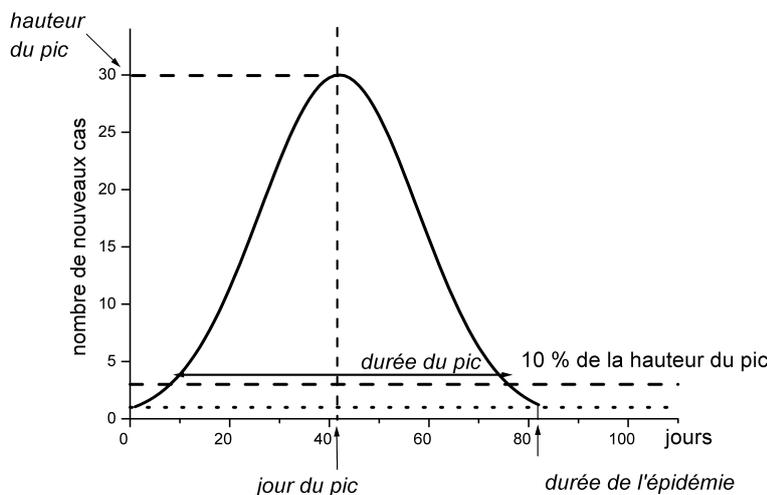


FIG. 8.3 – Caractéristiques d'un pic épidémique utilisées dans ce chapitre.

Comparaison avec un système SEIR classique. Le choix d'un modèle individu-centré pour les hôtes plutôt qu'une formulation en équations différentielles est seulement guidé par l'objectif d'utiliser ce modèle dans le cadre de spatialisation où il sera nécessaire de traiter des petites populations d'hôtes (voir chapitre suivant). Pour une population homogène suffisamment importante, la seule différence entre la formulation en équations différentielles et celle individu-centrée est la présence d'un bruit dans la courbe épidémiologique des hôtes (figure 8.4).

Contraintes du modèle. Malgré le nombre important de paramètres, il apparaît que le modèle est largement contraint. La figure 8.5 représente cette contrainte. Chaque point correspond à une des 1000 simulations avec des jeux de paramètres différents, pris dans la plage indiquée dans la table 8.3. Les différentes caractéristiques des courbes épidémiologiques apparaissent fortement corrélées.

Quels sont les paramètres qui sont les plus sensibles, c'est-à-dire dont la variation provoquée le plus de changements dans le déroulement d'une épidémie? La première grandeur à considérer est la probabilité de déclenchement d'une épidémie lors de l'arrivée d'un individu infectieux. Celle-ci est évaluée par la fréquence des épidémies déclenchées avec un jeu de paramètres donnés sur 15 essais. La table 8.4 donne les coefficients d'une régression linéaire multiple par rapport aux différents paramètres ramenés à leur valeur moyenne et classés par ordre décroissant d'influence. De loin, c'est le taux de survie des moustiques qui influe le plus sur le déclenchement ou non d'une épidémie. Ensuite, il y a deux temps : le temps de virémie, c'est-à-dire le temps pendant lequel un hôte peut contaminer un vecteur, et le temps d'incubation extrinsèque (plus il est long, plus le vecteur a de chances de disparaître avant d'entrer dans la phase infectieuse). Enfin, il y a trois paramètres liés à la fréquence des contacts : le

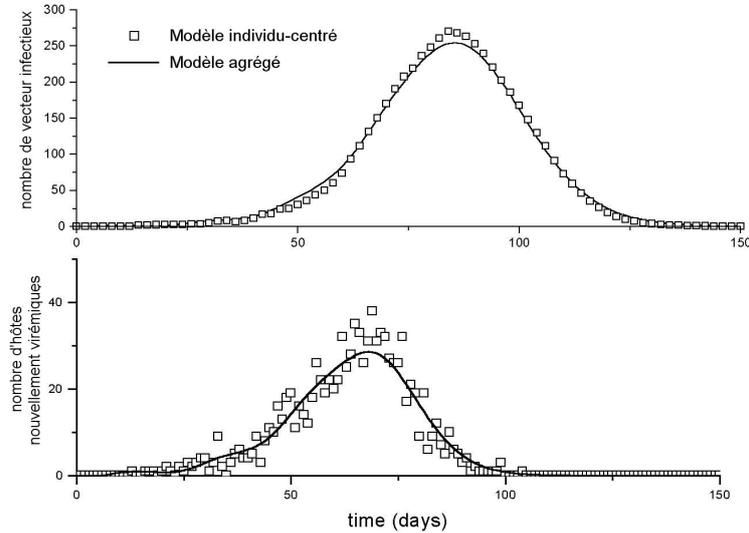


FIG. 8.4 – Evolution du nombre de vecteurs infectieux (haut) et du nombre d’hôtes déclarant la maladie (bas) en utilisant un modèle SEIR pour les deux populations et une formulation en équation différentielles pour les deux (trait) et une formulation individu-centrée pour les hôtes (carrés).

| Paramètre | Coefficient | Signif. |
|-----------------------|-------------|----------|
| s | -0,70 | < 0,0001 |
| t_{EIP}^{-1} | 0,21 | < 0,0001 |
| p_v | -0,18 | < 0,0001 |
| k | 0,11 | < 0,0001 |
| $c_{v \rightarrow h}$ | 0,10 | < 0,0001 |
| $c_{h \rightarrow v}$ | 0,09 | < 0,0001 |
| | R^2 | Signif. |
| | 0,74 | < 0,0001 |

TAB. 8.4 – Coefficients de la régression multiple de la probabilité de déclenchement d’une épidémie, (évaluée avec 15 répliques pour chacun des 1000 jeux de paramètres). Seuls les paramètres significatifs sont donnés. Signif. : degré de signification.

| | Signif. test | Param. | Coef. | Signif. param |
|----------------|--------------|-----------------------|--------|---------------|
| Durée du pic | < 0,0001 | s | 177 | < 0,0001 |
| | | k | 0,80 | < 0,01 |
| Jour du pic | < 0,0001 | s | 128 | < 0,0001 |
| | | k | 0,85 | < 0,0001 |
| Hauteur du pic | < 0,0001 | s | 91,5 | < 0,0001 |
| | | k | 1,60 | < 0,0001 |
| | | t_{EIP} | -3,15 | < 0,0001 |
| | | $c_{h \rightarrow v}$ | 28,0 | < 0,0001 |
| | | $c_{v \rightarrow h}$ | 29,2 | < 0,0001 |
| Prévalence | < 0,0001 | s | 1,54 | < 0,0001 |
| | | k | 0,019 | < 0,0001 |
| | | t_{EIP} | -0,035 | < 0,0001 |
| | | $c_{h \rightarrow v}$ | 0,31 | < 0,0001 |
| | | $c_{v \rightarrow h}$ | 0,26 | < 0,0001 |

TAB. 8.5 – Analyse de sensibilité des quatre caractéristiques de l'épidémie par rapport aux paramètres du modèles. Seuls les paramètres significatifs sont indiqués. Signif. test : degré de signification du modèle linéaire. Param. : paramètre. Coéf : coefficient du paramètre dans la régression linéaire. Signif. param. degré de signification du paramètre.

nombre de moustiques et le taux de contact.

La table 8.5 représente les coefficients de la régression linéaire entre les caractéristiques de l'épidémie et les différents paramètres. Clairement, la survie du moustique est encore le paramètre le plus sensible.

Comparaison avec des données expérimentales. En avril 2002 s'est déroulée sur l'île de Pâques la première épidémie de dengue. C'est un cas intéressant, puisque la population (environ 4000 habitants) est essentiellement regroupée dans un village et que les malades ont été dénombrés au jour le jour [117]. La souche responsable était du sérotype 1 [159] et provenait sans doute de Polynésie Française. On peut évaluer le taux d'asymptomatiques entre 30% et 70% des personnes infectées [148]. En considérant ces chiffres, on peut évaluer les grandeurs caractéristiques de l'épidémie définie au paragraphe 8.2.3.

Or ces grandeurs sont clairement en dehors du nuage de points représentant les sorties du modèles 0-D. Cela signifie qu'il n'est pas possible avec le modèle 0-D de représenter l'épidémie de dengue de l'île de Pâques et que même dans ce cas simple, les hypothèses du modèle sont mises en défaut.

8.2.4 Conclusion

Le modèle simple décrit ci-dessus n'est pas réaliste. Le simple fait qu'il soit complètement incompatible avec le cas de l'île de Pâques vient le rappeler. Néanmoins, les analyses de sensibilités des paramètres donnent des indications intéressantes sur la hiérarchie des facteurs pouvant provoquer une épidémie conséquente. Ce sont les facteurs liés aux vecteurs qui apparaissent les plus significatifs : leur survie d'abord, leur nombre ensuite. Cela est confirmé par

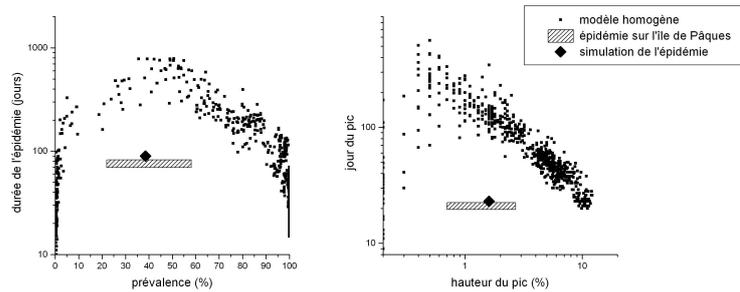


FIG. 8.5 – Lien entre les caractéristiques des pics épidémiques pour 1000 jeux de paramètres différents du modèle de base. Gauche : relation entre prévalence finale et durée de l'épidémie. Droite : relation entre jour et hauteur du pic. Les barres correspondent aux plages de valeurs de ces mêmes grandeurs évaluées pour l'épidémie de dengue sur l'île de Pâques au début 2002 [117]. Les points représentent les caractéristiques de la courbe modélisée en incluant l'hétérogénéité spatiale (voir paragraphe 8.3.3).

l'efficacité des mesures de lutte vectorielle avant et pendant la maladie. Mais c'est également assez inquiétant, si l'on considère les changements climatiques prévus au cours des prochaines décennies. Une augmentation de l'humidité et un réchauffement des zones tropicales impliqueraient bien sûr une extension de la zone de présence d'*Aedes aegypti* mais également une augmentation de la population et de la durée de vie dans les zones où il est déjà présent. Cela risque de mener à une extension géographique de la dengue (confirmant son émergence) mais peut-être surtout une intensification de son occurrence dans les zones où elle est déjà connue.

8.3 Diffusion d'une épidémie dans un réseau de contacts

Hétérogénéité des contacts. Depuis longtemps, les modélisateurs ont compris que l'hypothèse d'homogénéité des contacts ne pouvait pas s'appliquer à la plupart des cas et réduisaient les modèles épidémiologiques à leur fonction descriptive. Si l'on veut aller plus loin, il faut prendre en compte l'hétérogénéité de la population, la structure de ses contacts. De plus, les facteurs de risques environnementaux peuvent varier fortement sur de faibles distances [164, 165]. Dans le cas particulier de la dengue, des études à l'échelle de la ville ont montré d'importantes hétérogénéités des conditions d'hygiène et, par conséquent, de la densité de moustiques [117] et de séroprévalence [120]. La structure d'une population (des contacts entre les individus de cette population) peut avoir une influence importante sur la propagation d'une épidémie. La première structure qui vient à l'esprit est la structure géographique : villages, quartiers, etc. Ensuite, il y a la structure sociale : famille, amis, travail, etc.

8.3.1 Incorporation de l'hétérogénéité dans les modèles compartimentaux

Modèles compartimentaux de l'hétérogénéité. La méthode d'abord employée pour modéliser la propagation d'une épidémie dans une population structurée spatialement ou socialement a consisté à tenter d'incorporer cette hétérogénéité dans les modèles compartimentaux classiques [121]. Les modèles agrégés classiques sont le fruit d'une simplification de la réalité : la propagation d'une maladie n'est pas influencée par la structure des contacts entre les individus. Les raffinements de ces modèles essaient de corriger cette sur-simplification.

En premier lieu, cela a consisté à diviser la population hétérogène en sous-populations homogènes [152]. Les taux de contacts entre les groupes sont définis spécifiquement. Ces sous-populations peuvent être soit des groupes sociologiques ou peuvent correspondre à des lieux particuliers (villes, villages, etc.).

Les modèles où l'espace est spécifiquement décrit. Les modèles de réseau (*lattice models*) considèrent un espace régulièrement pavé. A l'intérieur de chaque pavé, les contacts sont supposés homogènes et des taux de contacts sont définis entre pavés voisins. En faisant tendre la taille du pavé vers 0, on obtient une description continue de l'espace. On suit alors les densités locales de chaque stade et les contacts sont gérés comme des processus de diffusion [163].

Réseau de contacts. Récemment, on a considéré qu'une grande partie des maladies humaines se propageaient dans un réseau : tout le monde n'est pas en contact avec tout le monde, mais il existe un réseau de contacts définissant les relations entre les personnes [136, 149]. La nature et les propriétés de ce réseau déterminent la possibilité d'extension d'une épidémie (la propagation initiale) comme sa dynamique à long terme [139, 155, 157].

Une méthode alternative à la « dé-simplification » des modèles agrégés classiques consiste donc à décrire ce réseau de contacts et y faire se propager l'épidémie. Il n'est évidemment pas possible de décrire les contacts entre les individus d'une population dans toute leur complexité. Il faut les considérer de façon statistique et c'est déjà une simplification importante.

Décrire le réseau de contacts, c'est écrire la probabilité par unité de temps d'un contact à risque entre chaque couple de deux individus. La notion de contact à risque dépend du type de maladie considérée : simple conversation pour les maladies à transmission aériennes (coqueluche, grippe), rapport sexuel pour les MST (maladies sexuellement transmissibles), exposition au même vecteur, etc. Ce réseau de contacts doit être défini en dehors de la maladie elle-même : c'est l'espace dans lequel va se dérouler l'épidémie.

Concernant la transmission de l'agent infectieux, deux caractéristiques sont à prendre en compte : la durée de la phase infectieuse et le taux de transmission de l'agent lors de contacts à risque.

Cela ressemble beaucoup au modèle de propagation de feu décrit dans le chapitre 3. Dans ce dernier, les individus sont les cellules de l'espace discrétisé. La structure du réseau de contact est simple (figure 8.6.a : une cellule est en contact permanent seulement avec chacune de ses quatre voisines. Le temps de rémanence du feu suit une loi binomiale de paramètre p : à chaque unité de

temps, la cellule a une probabilité p de quitter la « phase infectieuse ». Le taux de transmission, c'est à dire la probabilité d'activer un contact, est égal à q .

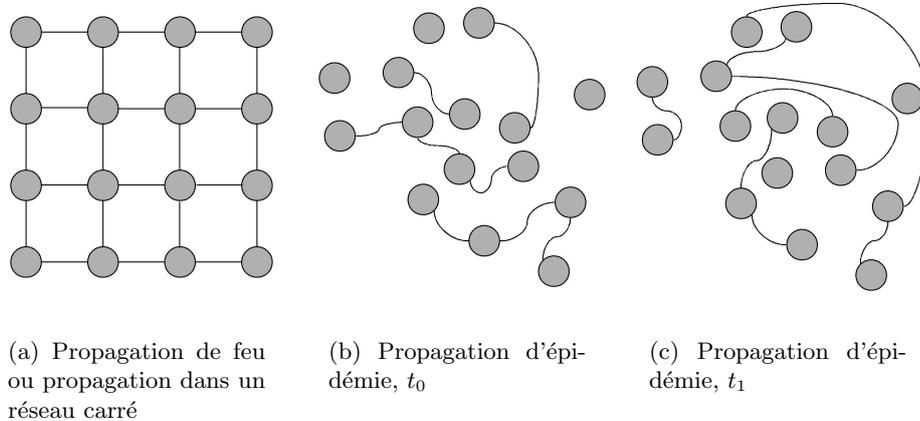


FIG. 8.6 – Représentation du réseau de contact (a) pour le modèle de propagation de feu du chapitre 3 : les « individus » (cellules, représentés par des ronds gris) sont disposées en réseau carré et chacun est en contact permanent avec ses plus proches voisins ; (b) pour le modèle général de propagation d'épidémie : les individus entrent en contact avec chacun des autres avec une probabilité donnée par la définition du réseau ; (c) à un autre moment, les liens ont changé : il s'agit d'une autre configuration, d'une autre réalisation de la définition probabilité du réseau.

Dans le cas général, deux caractéristiques diffèrent. D'abord, les contacts peuvent se lier entre n'importe quel couple d'individus. Il n'y a donc plus d'organisation de l'espace en réseau carré. Ensuite, les contacts ne sont pas permanents : à chaque pas de temps les liens changent (figure 8.6.b et c). A chaque pas de temps, on tire une autre réalisation du réseau, qui garde ses propriétés statistiques.

Graphes aléatoires. Un graphe aléatoire est la représentation mathématique d'un réseau de contacts. Il est défini par la donnée de deux ensembles $G = (P, E)$. P est l'ensemble des N individus du système (ou nœuds, ou points) et E est l'ensemble des liens (ou lignes, ou contacts) qui relient deux éléments de P . La théorie des graphes aléatoires a été impulsée par Erdős et Renyi au tournant des années 1960.

Définir un réseau de contact, c'est considérer E comme une variable aléatoire et en donner la loi de distribution. A chaque pas de temps, le graphe change : il est une réalisation particulière du graphe défini de façon probabiliste.

Etude heuristique. Le cadre défini plus haut entre dans la catégorie des modèles de percolation : un lien est fermé entre deux individus s'il s'établit un contact infectieux entre eux pendant que l'un est dans la phase infectieuse. La particularité réside dans le fait que le réseau, c'est-à-dire les liens entre les individus, change à chaque pas de temps.

Comme pour tous les modèles de percolation il existe un seuil de connectivité qui sépare la possibilité de contagion à un grand nombre d'individus (de l'ordre de grandeur du nombre d'individus susceptibles). Ce seuil sépare une région épidémique et d'extinction. Plus on est loin du seuil, plus les « routes » entre deux individus sont redondantes et donc plus les distances entre deux individus sont courtes. Donc, plus on est loin du seuil, plus le nombre d'individus atteint est grand et plus l'épidémie est courte. Suffisamment loin du seuil, on retombe sur les hypothèses de mélange homogène de la population.

C'est lorsque on est proche du seuil que les effets de la structure des contacts entre individus peuvent se faire le plus sentir.

8.3.2 Réseaux statiques de contacts classiques

Réseaux statiques de contacts. Les caractéristiques statiques de l'épidémie sont celles auxquelles on s'intéresse d'abord. C'est par exemple la probabilité qu'un agent mène à une épidémie, c'est-à-dire à ce que le nombre d'individus contaminés soit de l'ordre de grandeur du nombre d'individus susceptibles. Ce peut être également le nombre moyen d'individus touchés.

Comme pour le modèle de feu, il est alors possible de considérer un réseau statique de contacts pour ces problèmes. Plutôt que la probabilité par unité de temps d'établir un contact à risque entre deux individus, il convient de regarder la probabilité d'établir un contact au cours de la phase infectieuse.

La dynamique sur ces réseaux statiques n'est donc pas un modèle de la dynamique de l'épidémie mais plutôt une méthode de résolution dynamique du problème statique.

Mélange homogène : graphe aléatoire de Erdős-Renyi. Le premier article d'Erdős et Renyi [127] définit ce qui est appelé aujourd'hui le graphe aléatoire d'Erdős et Renyi (*Erdős-Renyi random graph*). Dans le cadre du modèle épidémique, il peut être décrit ainsi. Tous les individus sont équivalents et chacun est en contact avec tous les autres. La probabilité d'établir un lien entre deux quelconques d'entre eux est identique et égale à la probabilité p d'établir un contact au cours de la phase infectieuse. C'est une représentation de l'hypothèse d'homogénéité des contacts.

La percolation dans un graphe d'Erdős-Renyi est une percolation dans un espace à I dimensions. Dès que I est supérieur à la dimension critique ($d_c = 6$), la valeur critique du paramètre p est :

$$p_c = \frac{1}{I}. \quad (8.18)$$

En dessous de cette valeur, il y a beaucoup de petits agrégats (leur nombre est de l'ordre de $I - n$). Au-dessus de la valeur critique, le graphe est dominé par un amas géant, dont l'effectif est de l'ordre du nombre total d'individus I .

Modèle de petit monde. Les modèles de petit monde (*small world*) ont été mis en place pour représenter à la fois le fait qu'il y a une tendance à l'agrégation locale des contacts (on se rencontre plus entre voisins, etc.) et des possibilités

de contacts à longue distance, avec des fréquences plus faibles. Ces modèles sont bâtis sur le même principe même s'ils peuvent différer dans leur détail. On a une collection de I individus, chacun lié à ses voisins (selon la définition du voisinage adopté). Ensuite, la création de liens à longue distance peut se faire de différentes façons. La plus simple correspond au modèle de Watts-Strogatz : chaque lien de voisinage est supprimé avec une probabilité p et remplacé entre deux noeuds choisis au hasard. Ainsi, pour $p = 1$, on retombe sur le graphe aléatoire d'Erdős-Rényi [122, 150].

« **Scale-free networks** ». Dans les deux réseaux précédemment décrits, la probabilité qu'un noeud soit lié à k autres noeuds (k est le degré du noeud) décroît exponentiellement pour les grandes valeurs de k . Or, dans beaucoup de réseaux réels, la distribution des degrés décroît en loi de puissance. C'est ce que représentent les *scale-free networks* [158]. Le nombre k de contacts de chaque individu est une variable aléatoire de loi déterminée (loi de puissance, etc.). Les k contacts de l'individu sont choisis au hasard dans toute la population. Il n'y a donc pas, au contraire des modèles de petit monde, d'agrégation locale.

8.3.3 Propagation de la dengue dans le réseau

Emergence d'un réseau de contact Le contact à risque entre deux individus est assuré par la piqûre d'un moustique. Plutôt que d'essayer de définir directement des probabilités de contact, le réseau de contacts émerge du comportement des agents du modèles : hôtes, vecteurs, virus. L'émergence de réseaux à partir d'interaction élémentaires a par exemple été étudiée par Davidsen et coll. [126].

Le modèle représente la propagation de l'épidémie à l'échelle d'un village ou d'un quartier. L'espace est séparé en deux niveaux hiérarchiques. Le niveau le plus petit correspond à une maisonnée. Les vecteurs considérés sont les seuls *Aedes aegypti*, dont on considère que leur territoire se limite à une maisonnée. L'hypothèse de mélange homogène des populations est supposée vraie à l'intérieur de chaque maison.

Le deuxième niveau est l'espace de simulation entier : village, quartier. Les contacts dans ce niveau s'effectuent par le mouvement des hôtes d'une maison à une autre où ils peuvent se faire piquer. La probabilité quotidienne π de passage d'une maison à une autre pour chaque hôte quantifie le degré d'hétérogénéité.

Simulations. Deux types de simulations ont été effectuées. Les premières considèrent l'impact du changement de la densité de vecteurs sous l'hypothèse d'homogénéité des contacts entre les deux populations. C'est finalement le même principe que celui décrit au chapitre 8, mais abordé avec un point de vue différent. Du point de vue statique, deux grandeurs sont intéressantes ici : la taille moyenne de l'amas (la prévalence de l'épidémie) et la longueur du chemin moyen (le nombre moyen de liens qui séparent deux noeuds au hasard).

Dans le deuxième type de simulation, l'impact de la nature du réseau sur la circulation de la dengue est évalué en fonction de la possibilité d'établir des contacts entre les maisons.

Effet de la densité de moustiques. La figure 8.7 représente la durée de l'épidémie et la prévalence pour le système homogène avec différentes valeurs du nombre de vecteurs par hôte. On a une transition qui s'apparente à la transition de la percolation dans un graphe d'ER. A gauche du seuil (ici égal à $k_c \simeq 0,15$), on a une augmentation similaire de la prévalence (la taille de l'amas moyen) et de la durée de l'épidémie (la distance maximale entre un point donné et les autres points de l'amas), ce qui se traduit par un nombre moyen de malades par jour faible et constant : il n'y a pas vraiment de pic épidémique, mais une circulation à bas bruit pendant plus ou moins longtemps selon la proximité du seuil. De l'autre côté du seuil, l'augmentation de la prévalence s'accompagne d'une diminution de la durée de l'épidémie : l'amas grandit et sa compacité également. Il y a un pic épidémique et le nombre moyen de malades par jours pendant l'épidémie croît linéairement avec le logarithme du nombre de vecteurs par hôte.

Cette transition de percolation est compréhensible. Dans le cas homogène, chaque hôte est potentiellement en contact avec chaque autre. Plus il y a de vecteurs, plus le nombre de contacts effectivement établis est important. Le problème ainsi posé est analogue à celui de la tolérance des réseaux à l'erreur dans le cas le plus simple [118]. Sur un réseau, on supprime une fraction $1 - f$ des liens, avec des règles définies. Dans le cas basique, chaque lien existant est supprimé avec la même probabilité. Ici, on a un réseaux de contacts entre individus, qui représentent pour chaque individus les contacts qu'il a pu avoir pendant une période infectieuse. Une fraction f de ces contacts permettent la transmission de la maladie.

Effet de la structuration de la population. Ici, on se place dans le cas hétérogène et on fait varier le taux de passage d'une maison à une autre, c'est-à-dire le taux de mélange de la population. La figure 8.8 représente différentes courbes épidémiologiques résultant de ces changements. Il apparaît que les changements des valeurs de la probabilité de mouvement induit trois types de changements par rapport au cas où cette probabilité vaut 1. En diminuant la probabilité, on a d'abord des pics similaires, mais avec des phases pré- et post-épidémiques allongées. En diminuant encore, il y a un étalement de l'épidémie. Enfin, pour les valeurs les plus faibles, l'épidémie est contenue. Lorsque on représente les mêmes caractéristiques que dans le cas homogène, la première partie de la courbe est similaire : l'augmentation de la probabilité de mouvement induit une transition de type percolation dans le réseau de contacts défini. La fin des courbes présente une saturation : pour les valeurs élevées de la probabilité de mouvement, la structure de la population en maisons n'a plus d'incidence et tout se passe comme si on avait des contacts homogènes entre hôtes et vecteurs.

Illustration : simulation de l'épidémie de l'île de Pâques. La comparaison des caractéristiques de l'épidémie de l'île de Pâques en 2002 et de celles des épidémies simulées par le modèle avec contacts homogènes a montré que ce modèle n'arrivait pas à représenter le déroulement d'une épidémie, même dans un cas aussi simple où la population, concentrée en un seul village, était

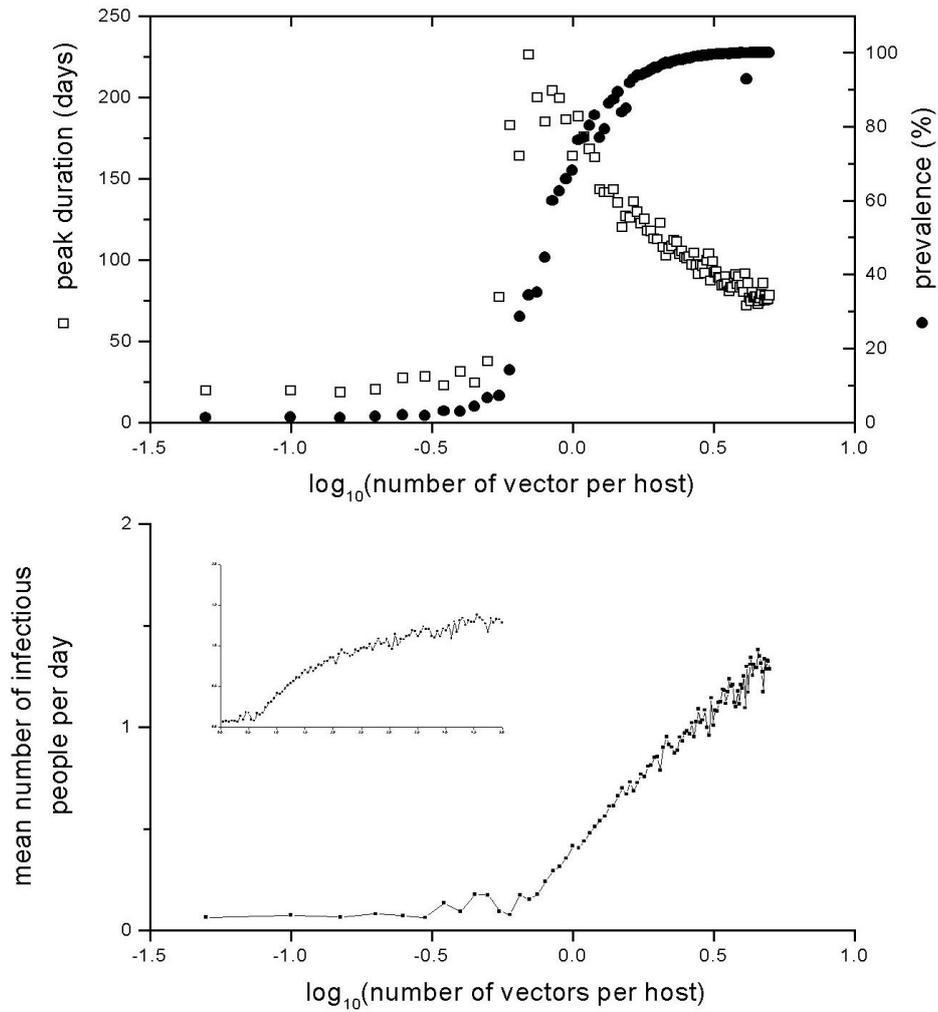


FIG. 8.7 – (a) Evolution de la durée de l'épidémie (carrés) et de la prévalence (ronds) en fonction du nombre de vecteurs par hôtes. (b) Evolution du nombre moyen de malades par jour en fonction du nombre de vecteurs par hôte en échelle log-linéaire (encart : en échelle linéaire).

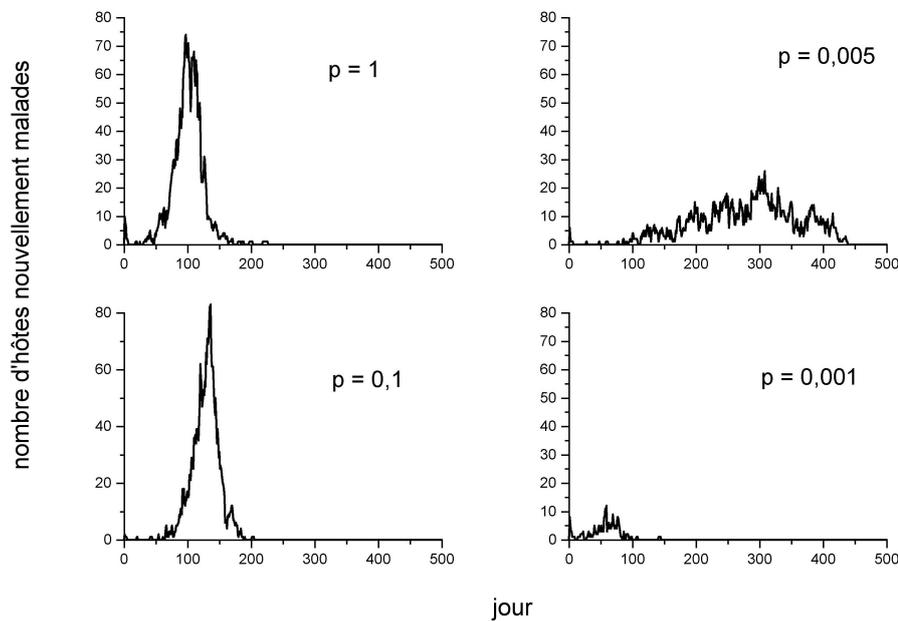


FIG. 8.8 – Courbes épidémiologiques pour différentes valeurs du taux de contact entre maisons.

initialement totalement susceptible. Les figures 8.5 (page 164) et 8.10 montrent à l'inverse que le modèle spatialisé permet de retrouver des caractéristiques et une courbe épidémiologiques proches de celles de l'épidémie réelle.

Pour cela, deux niveaux d'hétérogénéité ont été considérés. Le village a été découpé en 6 quartiers de 60 maisons de 10 personnes (soit une population totale de 3600 personnes) où les contacts intra-quartiers ($\pi = 0,5$) sont privilégiés par rapport aux contacts inter-quartiers ($\pi = 0,05$). Les 5% de maisons infestées [117] sont concentrées dans un des quartiers et les paramètres prennent les valeurs indiquées dans la dernière colonne du tableau 8.3 page 157.

Cette courbe est simplement illustrative : d'une part, les valeurs des paramètres utilisées ne proviennent d'aucune étude précise et, d'autre part, d'autres paramètres peuvent intervenir. La variabilité climatique saisonnière pourrait notamment induire une évolution des paramètres au cours de l'épidémie et expliquer la longue phase pré-épidémique.

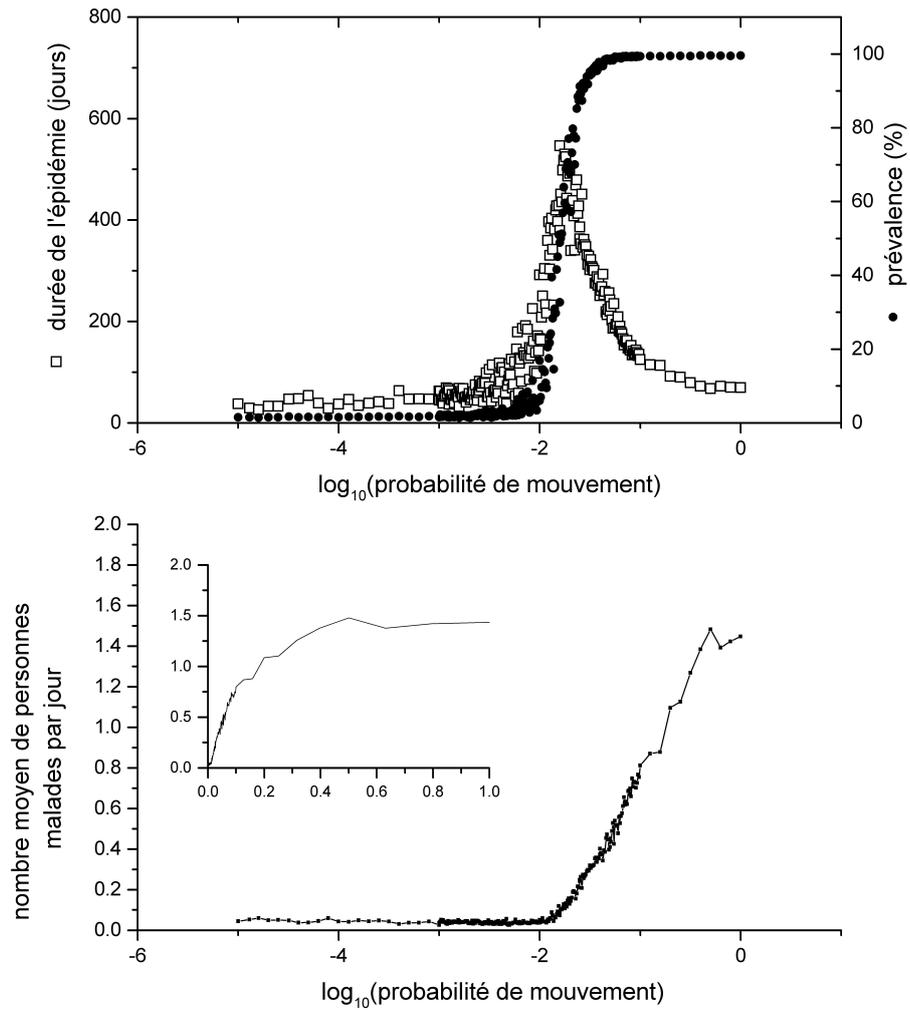


FIG. 8.9 – (a) Evolution de la durée de l'épidémie (carrés) et de la prévalence (ronds) en fonction du taux de mélange de la population. (b) Evolution de nombre moyen de malades par jour en fonction du taux de mélange de la population en échelle log-linéaire (insert : en échelle linéaire).

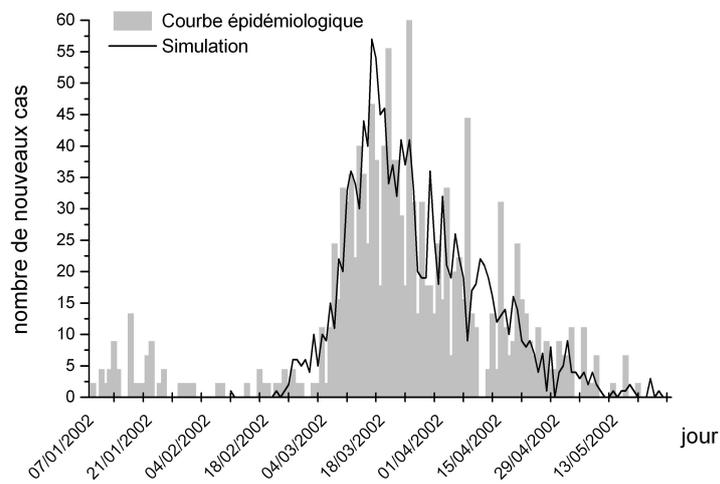


FIG. 8.10 – Courbe épidémiologique de l'île de Pâques en supposant une proportion d'asymptomatiques de 55% et courbe simulée en introduisant une hétérogénéité des contacts à deux niveaux.

Conclusion

Méthode. Le travail effectué sur les mécanismes de la propagation d'une épidémie urbaine de dengue est plus succinct que celui concernant la dynamique de l'interface forêt-savane. C'est une certaine unité des méthodes employées pour aborder les deux problèmes, dérivées des outils classiques de la physique statistique, qui justifie la présence de cette partie dans ce mémoire. Ainsi, le modèle d'épidémie est de la même classe que le modèle de propagation de feu du chapitre 3 et les changements qualitatifs de comportement du système considéré sont des transitions de phase.

Apport du modèle. Mon travail a consisté dans ce programme à évaluer les effets des différents paramètres non seulement sur les possibilités de déclenchements de l'épidémie mais aussi sur la manière dont elle se développe dans le temps.

Lorsque les contacts entre les populations d'hôtes et de vecteurs sont homogènes, le déclenchement d'une épidémie est influencé par deux types de facteurs :

1. les facteurs qui jouent sur les taux de contacts entre personnes et moustiques : durée de la période virémique, densité des vecteurs et probabilité de contacts ;
2. les facteurs influençant l'efficacité de ces contacts, la capacité des moustiques à transmettre le virus qu'ils ont ingéré : la compétition entre la durée de vie des moustiques et le temps d'incubation extrinsèque.

Lorsque les contacts sont hétérogènes et que l'on prend en compte une structure simple des populations, les possibilités de contacts en dehors du voisinage proche deviennent prépondérantes pour l'occurrence et le déroulement de l'épidémie.

Perspectives. Le travail de modélisation de la dengue s'inscrit dans le cadre plus large d'un effort de construction d'un modèle prédictif des risques d'épidémies. Il paraît bien modeste comparé à l'ambition de décrire l'émergence de la dengue. Il pose en fait plus de questions aux chercheurs de terrain qu'il ne leur apporte de réponse. Peut-on disposer d'études séro-épidémiologiques fouillées pour mieux valider le modèle de gravité et éventuellement tester les hypothèses sur les facteurs déterminants : infection secondaire, facteurs génétiques, virulence du virus, etc. ? A quelle échelle peut-on considérer les contacts entre les populations de vecteurs et d'hôtes homogènes ? Peut-on disposer de courbes épidémiologiques précises pour essayer de le déterminer ? Des informations du

terrain nombreuses et précises sont nécessaires pour dépasser le stade descriptif dans lequel la modèle est actuellement.

Bibliographie

Références

Par souci de clarté, les références sont classées selon les parties du mémoire où elles sont appelées.

J'ai évité autant que possible de faire références à des articles ou des ouvrages que je n'avais pas lus mais qui étaient cités dans d'autres documents. C'est malheureusement parfois nécessaire : ces références sont signalées par un astérisque devant le titre.

Modèles

- [1] N. BOCCARA, 2004. *Modeling Complex Systems*. Springer, New York.
- [2] N. BOCCARA, O. ROBLIN et M. ROGER, 1994. Automata network predator-prey model with pursuit and evasion. *Physical Review E*, 50(6) : 4531–4541.
- [3] J. BONITZER, 1993. *Les Chemins de la Science*. Editions sociales, Paris.
- [4] J. CHAVE, 2000. Spatio-temporal dynamics of the tropical forest. *Annales de Physique*, 26 : 1–189.
- [5] P. COQUILLARD et D.R.C. HILL, 1997. *Modélisation et Simulations D'écosystèmes. Des Modèles Déterministes Aux Simulations À Événements Discrets*. Masson, Paris.
- [6] M. GILLMAN et R. HAILS, 1997. *An Introduction to ecological modelling. Putting practice into theory*. Blackwell Science, Oxford.
- [7] C. GODIN et Y. CARAGLIO, 1998. A multiscale model for plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*, 191 : 1–46.
- [8] N.J. GOTELLI, 1998. *A primer of ecology*. Sinauer Associate, Inc, Sunderland.
- [9] J.B.S. HALDANE, 1930. **Enzymes*. Longmans, London.
- [10] F. HALLÉ, R.A.A. OLDEMAN et P.B. TOMLINSON, 1978. *Tropical Trees and Forests - An architectural analysis*. Springer-Verlag, New York.
- [11] C.S. HOLLING, 1965. **The functional response of predators and prey density and its role in mimicry and population regulation*. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 45 : 3–60.
- [12] C.B. HUFFAKER, 1958. **Experimental studies on predation : dispersion factors and predator-prey interactions*. *Hilgardia*, 27 : 343–383.

-
- [13] S.E. JORGENSEN, 1994. *Fundamentals of ecological modelling*. Elsevier, Amsterdam.
- [14] M. KIMURA, 1953. *'Stepping stone' model of population. *Annual Report of the National Institute of Genetics, Japan*, 3 : 62–63.
- [15] M. KOT, 2001. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge university Press, Cambridge.
- [16] P.H. LESLIE et J.C. GOWER, 1960. *The properties of a stochastic model for the predator–prey type of interaction between two species. *Biometrika*, 47 : 219–234.
- [17] R. LEVINS, 1966. *The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54 : 421–431.
- [18] R. LEVINS, 1969. *Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15 : 237–240.
- [19] A. LINDENMAYER, 1968. *Mathematical models for cellular interaction in development i. filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18 : 280–289.
- [20] A.J. LOTKA, 1927. *Fluctuations in the abundance of species considered mathematically (with comment by V. Volterra). *Nature*, 119 : 12–13.
- [21] A. PAVÉ, 1994. *Modélisation en biologie et en écologie*. Aléas, Lyon.
- [22] H. POINCARÉ, 1908. *Science et Méthode*. Flammarion, Paris.
- [23] E. RENSHAW, 1990. **Modelling biological populations in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [24] M.L. ROSENZWEIG et R.H. MACARTHUR, 1963. *Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist*, 97 : 209–223.
- [25] J.T. TANNER, 1975. *The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. *Ecology*, 56 : 855–867.
- [26] V. VOLTERRA, 1926. *Fluctuations in the abundance of species considered mathematically. *Nature*, 118 : 558–560.
- [27] V. VOLTERRA, 1931. **Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte Pour la Vie*. Gauthier-Villars, Paris.

Interface forêt-savane

- [28] F. ACHARD, H.D. EVA, H.-J. STIBIG, P. MAYAUX, J. GALLEGO, T. RICHARDS et J.-P. MALINGREAU, 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297(5583) : 999–1002.
- [29] E. ADJANOHOUN, 1964. *Végétation des savanes et des roches découverts en Côte d'Ivoire*, volume mém. 7. ORSTOM, Paris. 178 p.
- [30] G. ALBINET, G. SEARBY et D. STAUFFER, 1986. Fire propagation in a 2-D random medium. *Le Journal de Physique*, 47 : 1–7.

-
- [31] F.A. ALBINI, 1976. Estimating wildfire behaviour and effects. Rapport technique General Technical Report INT-30, USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. 92 p.
- [32] A.M. ALENCAR, J.S. ANDRADE JR. et L.S. LUCENA, 1997. Self-organized percolation. *Phys. Rev. E*, 56(3) : R2379–R2382.
- [33] S.E. ALM et R. PARVIAINEN, 2002. Lower and upper bounds for the time constant of first-passage percolation. *Combinatorics, Probability and Computing*, 11 : 433–445.
- [34] A. AUBRÉVILLE, 1949. *Climats, forêts et désertification de l’Afrique tropicale*. Société d’Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales. 351 p.
- [35] A. AUBRÉVILLE, 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 11 : 16–84.
- [36] J.M. AVENARD, 1969. *Reflexions sur l’état de la recherche concernant les problèmes posés par les contacts forêts-savanes. Essai de mise au point et bibliographie*. ORSTOM, Paris. 154 p.
- [37] A. BACHMANN, 2001. Collection of derivatives of the Rothermel model. http://www.geo.unizh.ch/gis/research/edmg/fire/unc/roth_deriv.pdf.
- [38] P. BAK, C. TANG et K. WIESENFELD, 1987. Self organised criticality : An explanation of $1/f$ noise. *Physical Review Letters*.
- [39] J.H. BALBI, P.A. SANTONI et J.L. DUPUY, 1999. Dynamic modelling of fire spread across a fuel bed. *International Journal of Wildland Fire*, 9(4) : 275–284.
- [40] S.G. BERJAK et J.W. HEARNE, 2002. An improved cellular automaton model for simulating fire in a spatially heterogeneous savanna system. *Ecological Modelling*, 148 : 133–151.
- [41] J. BROOKMAN-AMISSAH, J.B. HALL, M.D. SWAINE et J.Y. ATTAKORAH, 1980. A re-assessment of a fire protection experiment in north-eastern ghana savanna. *Journal of Applied Ecology*, 17 : 85–99.
- [42] F. BRUNCK, F. GRISON et H.F. MAÎTRE, 1990. *L’okoumé Aucoumea klaineana (Pierre)*. CTFT, Nogent-sur-Marne.
- [43] G. CALDARELLI, R. FRONDONI, A. GABRIELLI, M. MONTUORI, R. RETZLAFF et C. RICOTTA, 2001. Percolation in real wildfires. *Europhysics Letters*, 56(4) : 510–516.
- [44] CANTY et Associates LLC, 2004. Weatherbase. <http://www.weatherbase.com>.
- [45] S. M. CARRIÈRE, P. LETOURMY et D.B. MCKEY, 2002. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 18 : 375–396.
- [46] F.S.A. CAVALCANTE, A.A. MOREIRA, U.M.S. COSTA et J.S. ANDRADE JR., 2002. Self-organized percolation growth in regular and disordered lattices. *Physica A*, 311 : 313–319.

-
- [47] J. CAVELIER, T.M. AIDE, C. SANTOS, A.M. EUSSE et J.M. DUPUY, 1998. The savannization of moist forests in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Journal of Biogeography*, 25 : 901–912.
- [48] J.S. CLARK, 1998. Why trees migrate so fast : confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, 152 : 204–224.
- [49] J.S. CLARK, M. LEWIS et L. HORVATH, 2001. Invasion by extremes : Population spread with variation in dispersal and reproduction. *American Naturalist*, 57 : 537–554.
- [50] J.S. CLARK, M. SILMAN, R. KERN, E. MACKLIN et J. HILLERISLAMBERS, 1999. Seed dispersal near and far : generalized patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80 : 1475–1494.
- [51] L. COURNAC, M.A. DUBOIS, J. CHAVE et B. RIÉRA, 2002. Fast determination of light availability and leaf area index in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18 : 295–302.
- [52] H. de FORESTA, 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. du Congo). II. Apports de la botanique forestière. Dans R. LANFRANCHI et D. SCHWARTZ, éditeurs. *Paysages Quaternaires de L’Afrique Centrale Atlantique*, pages 326–335, Paris. ORSTOM.
- [53] C. DOUMENGE, 1992. *La réserve de Conkouati, Congo : le secteur Sud-Ouest*. IUCN, Gland. 231 p.
- [54] E. DOUNIAS, 2000. La diversité des agriculteurs itinérantes sur brûlis. Dans S. BASHUCHET, éditeur. *Les Peuples des forêts tropicales d’aujourd’hui. Volume II. Une approche thématique*, pages 65–105, Bruxelles. APFT-ULB.
- [55] B. DROSSEL et F. SCHWABL, 1992. Self-organized critical forest-fire model. *Physical Review Letters*, 69 : 1629–1632.
- [56] A. FABING, 2000. *Bilan spatial et structurel de l’antagonisme pression anthropique/dynamique forestière naturelle en zone de forte croissance urbaine. Le cas de Pointe Noire et sa région (Rep. du Congo)*. Thèse de doctorat, Université de Strasbourg.
- [57] J. FENNIGAN, 2000. Turbulence in plant canopies. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 32 : 519–571.
- [58] P.G.H. FROST et F. ROBERTSON, 1987. The ecological effects of fire in savannas. Dans B.H. WALKER, éditeur. *Determinants of tropical savannas*, pages 93–140, Oxford. The International Union of Biological Sciences, IRL Press. safnet.umd.edu/products/pdfs/Frost_Robertsn_1985.pdf.
- [59] M. FUHR, R. NASI et M.A. DELÈGUE, 2001. Vegetation structure, floristic composition and growth characteristics of *Aucoumea klaineana* Pierre stands as influenced by stand age and thinning. *Forest Ecology and Management*, 140 : 117–132.
- [60] P.A. FURLEY, J. PROCTOR et J.A. RATTER, éditeurs, 1992. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman and Hall, New York.
- [61] J. R. GARRATT, 1992. *The atmospheric boundary layer*. Cambridge Atmospheric and Space Science Series. Cambridge University Press.

-
- [62] P.P. GONÇALVES, 1997. Structure and scale of forest fires patterns. Seminário de revisão de Projectos de Doutoramento, grupo de Análise de Sistemas Ambientais, FCT/UNL, May 26, 1997.
- [63] H.R. GRAU et T.T. VEBLER, 2000. Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems on north-western Argentina. *Journal of Biogeography*, 27 : 1107–1121.
- [64] D.F. GREENE et E.A. JOHNSON, 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, 70 : 339–347.
- [65] B. GUILLET, G. ACHOUDONG, J. YOUTA HAPPI, V. KAMGANG KABEYENE BEYALA, J. BONVALLOT, B. RIÉRA, A. MARIOTTI et D. SCHWARTZ, 2001. Agreement between floristic and soil organic carbon isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, ^{14}C) indicators of forest invasion of savannas during the last century in Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 17 : 809–932.
- [66] W.W. HARGROVE, R.H. GARDNER, M.G. TURNER, W.H. ROMME et D.G. DESPAIN, 2000. Simulating fire patterns in heterogeneous landscapes. *Ecological Modelling*, 135 : 243–263.
- [67] D.T. HAYDON, J.K. FRIAR et E.R. PIANKA, 2000. Fire-driven dynamics mosaics in the Great Victoria Desert, Australia. *Landscape Ecology*, 15.
- [68] P. HECKETSWEILER et J. MOKOKO IKONGA, 1991. *La Reserve de Conkouati, Congo : le Secteur Sud-Est*. UICN, Gland.
- [69] W.A. HOFFMANN, B. ORTHEN et P.K. Vargas do NASCIMENTO, 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 17 : 720–726.
- [70] B. HOPKINS, 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. Dans FURLEY et al. [60], pages 37–62.
- [71] J. HOSHEN et R. KOPELMAN, 1976. Percolation and cluster distribution. i. cluster multiple labeling technique and critical concentration algorithm. *Physical Review B*, 1 : 3438–3445.
- [72] M. KELLMAN et K. MIYANISHI, 1982. Forest seedlings establishment in Neotropical savannas : observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*, 9 : 193–206.
- [73] J. KING, J.B. MOUTSINGA et G. DOUFOULON, 1997. Conversion of anthropogenic savanna to production forest through fire protection of the forest-savanna edge in Gabon, Central Africa. *Forest Ecology and Management*, 94 : 233–247.
- [74] S. KONATÉ, X. LE ROUX, D. TESSIER et M. LEPAGE, 1999. Influence of larger termitaria on soil characteristics, soil water regime, and tree leaf shedding pattern in a West African savanna. *Plant and Soil*, 206 : 47–60.
- [75] M. KOT, M.A. LEWIS et P. van den DRIESSCHE, 1995. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77 : 2027–2042.
- [76] C. LE COEUR, J.P. AMAT et L. DORIZE, 1996. *Eléments de géographie physique*. Bréal, Paris.
- [77] M. LEROUX, 2000. *La dynamique du temps et du climat*. Masson-Dunod, Paris, 2ème édition édition.

- [78] R. LETOUZEY, 1968. *Etude phytogéographique du Cameroun*. Edit. P. Lechevalier, Paris.
- [79] D. LOUPPE, N. OUATTARA et A. COULIBALY, 1995. Effet des feux de brousse sur la végétation. *Bois et Forêts des Tropiques*, 245 : 59–74.
- [80] U. LÜTTGE, 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer Verlag, New York.
- [81] A.E. MAGURRAN, 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- [82] A.G. MCARTHUR, 1967. *Fire behaviour in eucalypt forest. Rapport technique Leaflet 107, Forest Research Institute, Forestry & Timber Bureau, Canberra. 25 p.
- [83] J.C. MENAUT, J. J. GIGNOUX, J. CLOBERT et C. PRADO, 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Côte d'Ivoire : modeling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of Biogeography*, 17 : 471–481.
- [84] Y. MONNIER, 1968. *Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Cote d' Ivoire*. Etudes Eburneenes, Abidjan.
- [85] A.G. MOREIRA, 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, 27 : 1021–1029.
- [86] R. NASI, 1997. Les peuplements d'okoumés au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 251 : 5–27.
- [87] R. NATHAN, 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 : 481–483.
- [88] R. NATHAN et H.C. MULLER-LANDAU, 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15 : 278–283.
- [89] R.A.A. OLDEMAN, 1990. *Forests : elements of sylvology. Springer Verlag, New York.
- [90] S.M. PANFIL, 2001. *Late Holocene forest and savanna diversity and dynamics across an Amazonian ecotone*. Thèse de doctorat, University of Athens, Georgia.
- [91] J. PLOTKIN, J. CHAVE et P.S. ASHTON, 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *American Naturalist*, 160 : 629–644.
- [92] J.P. PUYRAVAUD, C. DUFOUR et A. ARAVAJY, 2003. Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography*, 30 : 1067–1080.
- [93] F. RAWITSCHER, 1948. The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern brazil. *Journal of Ecology*, 36 : 237–268.
- [94] A.M. REYNOLDS et J.E. COHEN, 2002. Stochastic simulation of heavy-particle trajectories in turbulent flows. *Physics of fluids*, 14 : 342–351.
- [95] G. RIOU, 1990. *L'eau et les sols dans les géosystèmes tropicaux*. Masson, Paris.

-
- [96] R.C. ROTHERMEL. *A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels. General Technical Report INT-115, USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- [97] J. RUNGE et M. NEUMER, 2000. Dynamique du paysage entre 1955 et 1990 à la limite forêt-savane dans le nord du Zaïre, par l'étude de photographies aériennes et de données LANDSAT-TM. Dans SERVANT et SERVANT-VILDARY [104], pages 311–317.
- [98] B. SAPOVAL, M. ROSSO et J.F. GOUYET, 1985. The fractal nature of a diffusion front and the relation to percolation. *Journal de Physique Lettres*, 46 : L149–L156.
- [99] A. SCHMITZ, A.O. FALL et S. ROUCHICHE, 1996. Contrôle et utilisation du feu en zones arides et subhumides africaines. Rapport technique, FAO. <http://www.fao.org/docrep/T0748F/t0748f00.htm>.
- [100] R. SCHNELL, 1977. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Gauthier-Villars, Paris. 2 volumes.
- [101] D. SCHWARTZ, H. de FORESTA, A. MARIOTTI, J. BALESDENT, J.P. MASSIMBA et C. GIRARDIN, 1996. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe : a pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia*, 106 : 516–524.
- [102] M. SERVANT, 2000. Diversité actuelle de la forêt tropicale et changements passés du climat : le programme écosystèmes et paléoécosystèmes des forêts intertropicales (ecofit). bilan et perspectives. Dans SERVANT et SERVANT-VILDARY [104], pages 13–18.
- [103] M SERVANT, J MALEY, B TURCQ, M-L ABSY, P BRENAÇ, M FOURNIER et M-P LEDRU, 1993. Tropical forest changes during the late quaternary in african and south american lowlands. *Global and Planetary Change*, 7 : 25–40.
- [104] M. SERVANT et S. SERVANT-VILDARY, éditeurs, 2000. *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Paris. UNESCO.
- [105] L. SIMON, 1998. *Les paysages végétaux*. Armand Colin, Paris.
- [106] M.D. SWAINE, W.D. HAWTHORNE et T.K. ORGLE, 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, 24 : 166–172.
- [107] D.J. THOMSON, 1987. Criteria for the selection of stochastic models of particle trajectories in turbulent flows. *Journal of Fluid Mechanics*, 180 : 529–556.
- [108] A. TOKOVININ, S. BAUMONT et J. VASQUEZ, 2003. Statistics of turbulence profile at Cerro Tololo. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 340 : 52–58.
- [109] L. TRABAUD, 1989. *Les feux de forêts. Mécanismes, comportement et environnement*. France Sélections, Aubervilliers.
- [110] C.G. TRAPNELL, 1959. Ecological results of woodland burning experiment in northern Rhodesia. *Journal of Ecology*, 47 : 129–168.

- [111] A. VINCENS, H. ELENGA, I. REYNAUD-FARRERA, D. SCHWARTZ, A. ALEXANDRE, J. BERTAUX, A. MARIOTTI, L. MARTIN, J.D. MEUNIER, F. NGUESTOP, M. SERVANT, S. SERVANT-VILDARY et D. WIRRMANN, 1999. Forests response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years B.P. and inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*, 26 : 879–885.
- [112] L.J.T. WHITE, 1995. Etude de la végétation - rapport final. Rapport technique, Ecofac-Gabon/ Agreco. 132 p.
- [113] L.J.T. WHITE et R. OSLISLY, 2000. L'okoumé (*Aucoumea klaineana*) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale. Dans SERVANT et SERVANT-VILDARY [104], pages 325–338.
- [114] J.D. WILSON, 2000. Trajectory models for heavy particles in atmospheric turbulence : comparison with observations. *Journal of Applied Meteorology*, 39 : 1894–1912.
- [115] World WILDLIFE FUND, 2001. Terrestrial ecoregions of the world. <http://www.nationalgeographic.com/wildworld/terrestrial.html>.
- [116] J. YOUTA HAPPI, 1998. *Arbres Contre Graminées : La Lente Invasion de la Savane Par la Forêt Au Centre-Cameroun*. Thèse de doctorat, Université Paris IV.

Dengue

- [117] X. AGUILERA, A. OLEA, J. MORA et K. ABARCA, 2002. Brote de dengue en Isla de Pascua. *El Vigia. Boletín de vigilancia en Salud Publica de Chile*, 16 : 37–38.
- [118] R. ALBERT, H. JEONG et A.L. BARABÁSI, 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406 : 378–392.
- [119] R.M. ANDERSON et R.M. MAY, 1991. *Infectious Diseases of Humans : Dynamics and Control*. Oxford University Press. 312 p.
- [120] A. BOHRA et H. ADRIANASOLO, 2001. Application of GIS in modelling of dengue risk based on socio-cultural data : case of Jalor, Rajasthan, India. Dans *Paper Presented at the 22nd Asian Conference on Remote Sensing, 5–9 November 2001, Singapore*.
- [121] B. BOLKER, 1997. Heterogeneity of mixing and spatio-temporal models : advances and open problems. RSS Epidemics Workshop, <http://www.ma.hw.ac.uk/epi/skye97/heterog.ps>.
- [122] M. BOOTS et A. SASAKI, 1999. 'Small Worlds' and the evolution of virulence : infection occurs locally and at a distance. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266 : 1933–1938.
- [123] D.S. BURKE, A. NISALAK, D.E. JOHNSON et R.M. SCOTT, 1988. A prospective study of dengue infections in Bangkok. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 38(1) : 172–180.

-
- [124] U.C. CHATURVEDI, R. AGARWAL, E.A. ELBISHBISHI et A.S. MUSTAFA, 1990. Cytokine cascade in dengue hemorrhagic fever : implications for pathogenesis. *FEMS Immunology and Medical Microbiology*, 28(3) : 183–188.
- [125] R.V. da CUNHA, M. DIAS, R.M. NOGUEIRA, N. CHAGAS, M.P. MIAGOSTOVICHN et H.G.U. SCHATZMAYR, 1995. Secondary dengue infection in schoolchildren in a dengue endemic area in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo*, 37(6) : 517–521.
- [126] J. DAVIDSEN, H. EBEL et S. BORNHOLDT, 2002. Emergence of a small world from local interactions : modeling acquaintance networks. *Physical Review Letters*, 88 : 128701.
- [127] P. ERDÖS et A. RENYI, 1959. *On random graphs. *Publicationes Mathematicae*, 6 : 290–297.
- [128] L. ESTEVA et C. VARGAS, 1998. Analysis of a dengue-disease transmission model. *Mathematical Bioscience*, 150(2) : 131–151.
- [129] L. ESTEVA et C. VARGAS, 1999. A model for dengue disease with variable human population. *Journal of Mathematical Biology*, 38(3) : 220–240.
- [130] L. ESTEVA et C. VARGAS, 2000. Influence of vertical and mechanical transmission on the dynamics of dengue disease. *Mathematical Bioscience*, 167(1) : 51–64.
- [131] Z. FENG et J.X. VELASCO-HERNÁNDEZ, 1997. Competitive exclusion in a vector-host model for the dengue fever. *Journal of Mathematical Biology*, 35(5) : 523–544.
- [132] N.M. FERGUSON, C.A. DONNELLY et R.M. ANDERSON, 1999. Transmission dynamics and epidemiology of dengue : insights from age-stratified sero-prevalence surveys. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biology*, 354 : 757–768.
- [133] D.A. FOCKS, E. DANIELS, D.G. HAILE et J.E. KEESLING, 1995. A simulation model of the epidemiology of urban dengue fever : literature analysis, model development, preliminary validation, and samples of simulation results. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 53(5) : 489–506.
- [134] D.A. FOCKS, D.G. HAILE, E. DANIELS et G.A. MOUNT, 1995. Dynamic life table model for *Aedes Aegypti* (L.) (Diptera : Culicidae). Analysis of the literature and model development. *Journal of Medical Entomology*, 30 : 1003–1017.
- [135] D.A. FOCKS, D.G. HAILE, E. DANIELS et G.A. MOUNT, 1995. Dynamic life table model for *Aedes Aegypti* (L.) (Diptera : Culicidae). Simulation results and validation. *Journal of Medical Entomology*, 30 : 1018–1028.
- [136] S.R. FRIEDMAN et S. ARAL, 2001. Social networks, risk-potential networks, health, and disease. *Journal of Urban Health*, 78 : 411–418.
- [137] R.V. GIBBONS et D.W. VAUGHN, 2002. Dengue : an escalating problem. *British Medical Journal*, 324 : 1563–1566.

-
- [138] D.J. GUBLER, 2002. Epidemic dengue/dengue hemorrhagic fever as a public health, social and economic problem in the 21st century. *TRENDS in Microbiology*, 10(2) : 100–103.
- [139] S. GUPTA, R.M. ANDERSON et R.M. MAY, 1989. Networks of sexual contacts : implications for the pattern of spread of HIV. *AIDS*, 3 : 1–11.
- [140] M.G. GUZMÁN, G.KOURÍ, L. VALDES, J. BRAVO, M. ALVAREZ, S. VELASQUEZ, I. DELGADO et S.B. HALSTEAD, 2000. Epidemiologic studies in dengue in Santiago de Cuba, 1997. *American Journal of Epidemiology*, 152(9) : 793–799.
- [141] M.G. GUZMÁN et G. KOURÍ, 2002. Dengue : an update. *Lancet Infectious Diseases*, 2 : 33–42.
- [142] M.G. GUZMÁN, G. KOURÍ, J. BRAVO, L. VALDES et S.B. HALSTEAD, 2002. Effect of age on outcome of secondary dengue 2 infections. *International Journal of Infectious Disease*, 6 : 118–124.
- [143] M.G. GUZMÁN, G. KOURÍ, L. VALDES, J. BRAVO, S. VAZQUEZ et S.B. HALSTEAD, 2002. Enhanced severity of secondary Dengue-2 infections : death rates in 1981 and 1997 Cuban outbreaks. *Revista Panamericana De Salud Pública*, 11(4) : 223–227.
- [144] M.G. GUZMÁN, G.P. KOURÍ, J. BRAVO, M. CALUNGA, M. SOLER, S. VASQUEZ et C. VENERO, 1984. Dengue hemorrhagic fever in Cuba, 1981. i. serological confirmation of clinical diagnosis. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 78 : 235–238.
- [145] M.G. GUZMÁN, G.P. KOURÍ, J. BRAVO, M. SOLER, S. VASQUEZ, C. VENERO et L. MORIER, 1990. Dengue hemorrhagic fever in Cuba, 1981 : a retrospective seroepidemiological study. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 42 : 179–184.
- [146] S.B. HALSTEAD, 1993. Pathophysiology and pathogenesis of dengue hemorrhagic fever. Dans WHO, éditeur. *Monograph on Dengue/Dengue Hemorrhagic Fever*, volume 22, India.
- [147] E.C. HOLMES et S.S. BURCH, 2000. The causes and consequences of genetic variation in dengue virus. *Trends in Microbiology*, 8(2) : 74–77.
- [148] B. HUBERT, 2001. Epidémie de dengue 1 en Polynésie Française. Rapport technique. www.spc.org.nc/phs/ROSSP/Epidemies/Rapports/Dengue2001-PolynesieFrancaise.pdf.
- [149] A.S. KLOVDAHL, 2001. Networks and pathogens. *Sexually Transmitted Diseases*, 28 : 25–28.
- [150] M. KUPERMAN et G. ABRAMSON, 2001. Small world effects in an epidemiological model. *Physical Review Letters*, 86(13) : 2909–2912.
- [151] P.M. LUZ, C.T. CODEÇO, E. MASSAD et C.J. STRUCHINER, 2003. Uncertainties regarding dengue modeling in rio de janiero, brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98 : 871–878.
- [152] R.M. MAY et R.M. ANDERSON, 1984. Spatial heterogeneity and the design of immunization programs. *Mathematical Bioscience*, 72 : 83–111.

-
- [153] W.J.H. MCBRIDE et H. BIELEFELDT-OHMANN, 2000. Dengue viral infections ; pathogenesis and epidemiology. *Microbes and Infection*, 2(9) : 1041–1050.
- [154] A. MIORELLI et A. ADAMI, 1999. A model of the transmission of dengue fever with larval competition and the insecticide application on control of the vector. Dans WORLD SCIENTIFIC AND ENGINEERING SOCIETY PRESS, éditeur. *International multiconference on circuits, systems, communications and computers, 3, catenas, computers and computational engineering in control*, pages 369–374.
- [155] M.E.J. NEWMAN, 2002. Spread of epidemic disease on networks. *Physical Review E*, 66 : 013128.
- [156] E.A.C. NEWTON et P. REITER, 1992. A model of the transmission of dengue fever with an evaluation of the impact of ultra-low volume (ULV) insecticide applications on dengue epidemics. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 47(6) : 709–720.
- [157] R. PASTOR-SATORRAS et A. VESPIGNANI, 2001. Epidemic dynamics and endemic states in complex networks. *Physical Review E*, 63 : 066117.
- [158] R. PASTOR-SATORRAS et A. VESPIGNANI, 2001. Epidemic spreading in scale-free networks. *Physical Review Letters*, 86 : 3200–3203.
- [159] C. PERRET, K. ABARCA, J. OVALLE, P. FERRER, P. GODOY, A. OLEA, X. AGUILERA et M. FERRÉS, 2003. Dengue-1 virus isolation during first dengue fever outbreak on Easter Island, Chile. *Emerging Infectious Diseases*, 9 : 1465–1467.
- [160] P. PICARD et C. LEFÈVRE, 1990. A unified analysis of the final state and severity distribution in collective Reed-Frost epidemic processes. *Advances in Applied Probability*, 22 : 269–294.
- [161] J.G. RIGAU-PEREZ, G.G. CLARK and D.J. GUBLER, P. REITER et E.J., 1998. Dengue and Dengue Haemorrhagic Fever. *Lancet*, 32(9132) : 971–977.
- [162] E.M.S. RODRIGUES, A.L. DAL-FABBRO, R. SALOMÃO, I.B. FERREIRA, I.M. ROCCO et B.A. LOPES DA FONSECA, 2002. Epidemiologia da infecção pela dengue em Ribeirão Preto, SP, Brasil. *Revista de Saúde Pública*, 36 : 160–165.
- [163] L.A. RVACHEV et I.M. LONGINI, 1985. A mathematical model for the global spread of influenza. *Mathematical Bioscience*, 75 : 3–22.
- [164] L. SATTENSPIEL et K. DIETZ, 1995. A structured epidemic model incorporating geographic mobility among regions. *Mathematical Bioscience*, 128 : 71–91.
- [165] L. SATTENSPIEL et C. POWELL, 1993. Geographic spread of measles on the island of Dominica. *Human Biology*, 2 : 107–129.
- [166] P.F. VASCONSELOS, J.W. LIMA, A.P. da ROSA, M.J. TIMBO, E.S. da ROSA, H.R. LIM, S.G. RODRIGUES et J.F. da ROSA, 1998. [dengue epidemic in Fortaleza, Caera : randomized seroepidemiological survey]. *Revista Saúde Publica*, 32(5) : 447–454.

- [167] P.F. VASCONSELOS, E.S. Travassos da ROSA, J.F. Travassos da ROSA, R.B. de FREITAS, N. DEGALLIER, S.G. RODRIGUES et A.P. Travassos da ROSA, 1993. [outbreak of classical fever of dengue caused by serotype 2 in araguaiana, tocantins, brazil]. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical Rev Inst Med Trop Sao Paulo*, 35.
- [168] D.W. VAUGHN, S. GREEN, S. KALAYANAROOJ, B.L. INNIS, S. NIMMANITYA, S. SUNTAYAKORN, T.P. ENDY, B. RAENGSAKULRACH, A.L. ROTHMAN, F.A. ENNIS et A. NISALAK, 2000. Dengue viremia titer, antibody response pattern, and virus serotype correlate with disease severity. *Journal of Infectious Diseases*, 181(1) : 1–9.
- [169] E. WANG, H. NI, R. XU, A.D.T. BARRETT, S.J. WATAWICH, D.J. GUBLER et S.C. WEAVER, 2000. Evolutionary relationship of epidemic/endemic and sylvatic dengue viruses. *Journal of Virology*, 74(7) : 3227–3234.
- [170] WHO, 1998. Dengue and dengue haemorrhagic fever. Dans *WHO Fact Sheet*, Geneva. 117 p.

Bibliographie thématique sur la dynamique du contact forêt–savane

La liste ci-dessous comporte les articles que j'ai utilisés pour me familiariser avec le problème de la dynamique de l'interface forêt–savane. Il s'agit donc d'une sélection. Le premier critère a été l'accessibilité des documents : beaucoup de documents en littérature grise restent malheureusement quasiment introuvables. Le deuxième est la pertinence du contenu pour mon étude. Il manque en particulier beaucoup d'articles relativement anciens (antérieurs aux années 1970) : ils comportent souvent des descriptions passionnantes des zones de transition, mais malheureusement rarement de données chiffrées. Néanmoins, une bibliographie complète des articles antérieurs à 1969 et traitant du sujet est disponible dans :

J.M. AVENARD, 1969. *Reflexions sur l'état de la recherche concernant les problèmes posés par les contacts forêts-savanes. Essai de mise au point et bibliographie.* ORSTOM, Paris. 154 p. qui reste un ouvrage de référence.

1 Evolution des limites forêt savane lors de l'holocène

M SERVANT, J MALEY, B TURCQ, M-L ABSY, P BRENAC, M FOURNIER et M-P LEDRU, 1993. Tropical forest changes during the late quaternary in African and South American lowlands. *Global and Planetary Change*, 7:25–40.

1.1 Afrique

A. VINCENS, H. ELENGA, I. REYNAUD-FARRERA, D. SCHWARTZ, A. ALEXANDRE, J. BERTAUX, A. MARIOTTI, L. MARTIN, J.D. MEUNIER, F. NGUESTOP, M. SERVANT, S. SERVANT-VILDARY et D. WIRRMANN, 1999. Forests response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years B.P. and inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*, 26:879–885.

J. MALEY, 2001. La destruction catastrophique des forêts d'Afrique Centrale survenue il y a environ 2500 ans BP exerce encore une influence majeure sur la

dynamique et la répartition actuelle des formations végétales. *Systematics and Geography of Plants*, 71:777–796.

Cameroun

F.V. NGUETSOP, M. SERVANT et S. SERVANT VILDARY, 1998. Paléolimnologie et paléoclimatologie de l'ouest Cameroun au cours des 5000 dernières années, à partir de l'étude des diatomées du lac Ossa. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Sciences de la terre et des planètes*, 327:39–45.

Centrafrique

J. RÜNGE, 2002. Holocene landscape history and palaeohydrology evidenced by stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) analysis of alluvial sediments in the Mbari Valley ($5^\circ\text{N}/23^\circ\text{E}$), Central African Republic. *Catena*, 48:67–87.

Congo

R. DESCHAMPS, R. LANFRANCHI, A. LE COCQ et D. SCHWARTZ, 1988. Reconstitution d'environnements quaternaires par l'étude de macrorestes végétaux (pays Bateke, R.P. du Congo). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66:33–44.

A. VINCENS, D. SCHWARTZ, J. BERTAUX H. ELENGA et C. DE NAMUR, 1998. Late Holocene climatic changes in western Equatorial Africa inferred from pollen lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research*, 50:34–45.

H. ELENGA, A. VINCENS, D. SCHWARTZ, A. FABING, J. BERTAUX, D. WIRRMANN, L. MARTIN et M. SERVANT, 2001. Le marais estuarien de la Songolo (sud Congo) à l'Holocène moyen et récent. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 172:359–366.

1.2 Amérique

H. HOOGIEMSTRA et T. van der HAMMEN, 1998. Neogene and quaternary development of the intertropical rain forest : the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews*, 44:146–183.

F.E. MAYLE, R. BURBRIDGE et T.J. KILLEEN, 2000. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, 290:2290–2294.

Colombie

M. WILLE, H. HOOGIEMSTRA, B. VAN GEEL, H. BEHLING, A. de JONG et K. van der BORG, 2003. Submillenium-scale migrations of the rainforest-savanna boundary in Colombia : ^{14}C wiggle-matching and pollen analysis of core Las Margaritas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193:201–223.

Brésil

T. DESJARDINS, A. CARNEIRO FILHO, A. MARIOTTI, A. CHAUVEL et C. GIRARDIN, 1996. Changes of the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia

during the Holocene revealed y stable isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia*, 109:749–756.

P. A. COLINVAUX, P. E. DE OLIVEIRA, J. E. MORENO, M. C. MILLER et M. B. BUSH, 1996. A long pollen record from lowland Amazonia : forest and cooling in glacial times. *Science*, 274:85–88.

2 Etude de la dynamique forêt savane dans le passé récent

2.1 Généralités

I BACKÉUS, 1992. Distribution and vegetation dynamics of humid savannas in Africa and Asia. *Journal of Vegetation Science*, 3:345–356.

P.A. FURLEY, J. PROCTOR et J.A. RATTER, éditeurs, 1992. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman and Hall, New York.

B. HOPKINS, 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. Dans FURLEY et coll., eds. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, Chapman and Hall, New York, pages 37–62.

2.2 Afrique

L.J.T. WHITE et R. OSLISLY, 2000. L'okoumé (*Aucoumea klaineana*) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale. Dans M. SERVANT et S. SERVANT-VILDARY, éditeurs. *Dynamique à Long Terme Des Écosystèmes Forestiers Intertropicaux*, UNESCO, Paris, pages 325–338.

D. SCHWARTZ, H. ELENGA, A. VINCENS, J. BERTAUX, A. MARIOTTI, G. ACHOUDONG, A. ALEXANDRE, C. BELINGARD, C. GIRARDIN, B. GUILLET, J. MALEY, C. de NAMUR, I. REYNAUD-FERRARA et J. YOUTA HAPPI, 2000. Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique Centrale Atlantique (Cameroun, Gabon, Congo) : approche au échelles millénaires et séculaires. Dans M. SERVANT et S. SERVANT-VILDARY, éditeurs. *Dynamique à Long Terme Des Écosystèmes Forestiers Intertropicaux*, UNESCO, Paris, pages 325–338.

Cameroun

B GUILLET, G. ACHOUDONG, J. YOUTA HAPPI, V. KAMGANG KABEYENE BEYALA, J. BONVALLOT, B. RIÉRA, A. MARIOTTI et D. SCHWARTZ, 2001. Agreement between floristic and soil organic carbon isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, ^{14}C) indicators of forest invasion of savannas during the last century in Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 17:809–932.

J. YOUTA HAPPI, 1998. *Arbres Contre Graminées : La Lente Invasion de la Savane Par la Forêt Au Centre-Cameroun*. Thèse de doctorat, Université Paris IV.

Centrafrique

Y. BOULVERT, 1990. Avancée et recul de la forêt centrafricaine. Changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux. Dans R. LANFRANCHI et D. SCHWARTZ, éditeurs. *Paysages Quaternaires de L'Afrique Centrale Atlantique*, ORSTOM, Paris, pages 353–366.

Congo

A. FABING, 2000. *Bilan spatial et structurel de l'antagonisme pression anthropique/dynamique forestière naturelle en zone de forte croissance urbaine. Le cas de Pointe Noire et sa région (Rep. du Congo)*. Thèse de doctorat, Université de Strasbourg.

H. de FORESTA, 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. du Congo). II. Apports de la botanique forestière. Dans R. LANFRANCHI et D. SCHWARTZ, éditeurs. *Paysages Quaternaires de L'Afrique Centrale Atlantique*, ORSTOM, Paris, pages 326–335.

D. SCHWARTZ, H. de FORESTA, A. MARIOTTI, J. BALESSENT, J.P. MASSIMBA et C. GIRARDIN, 1996. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe : a pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia*, 106:516–524.

Togo

K.A. GUELLY, B. ROUSSEL et M. GUYOT, 2003. Installation d'un couvert forestier dans les jachères de savanes au Sud-Ouest Togo. *Bois et Forêts des Tropiques*, 235:37–48.

Côte d'Ivoire

A. AUBRÉVILLE, 1953. Les expériences de reconstitution de la savanes boisée en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques*, 32:4–10.

E. ADJANOHOUN, 1964. *Végétation des savanes et des roches découverts en Côte d'Ivoire*, volume mém. 7. ORSTOM, Paris. 178 p.

J.M. DAUGET et J.C. MENAUT, 1992. Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savane boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto. *Candollea*, 47(2):621–630.

L. GAUTIER, 1990. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea*, 45(2):627–641.

Zone de lisière cultivée : R. SPICHIGER et C. PAMARD, 1973. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire : étude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays Baoulé. *Candollea*, 28:21–37.

Gabon

M.A. DELEGUE et M. FUHR, 1997. Volet « dynamique des lisières forêt-savane ». Bilan 1993-1996. Rapport technique, Projet « Aménagement forestier

en zone de savanes côtières du Gabon ». 33 p.

M. FUHR, M.A. DELÈGUE, R. NASI et J.-M. MINKOUÉ, 1998. *Dynamique et croissance de l'okoumé en zone côtière de Gabon*, volume 16 de *Série FORAFRI*. CIRAD, Montpellier.

M. FUHR, R. NASI et M.A. DELÈGUE, 2001. Vegetation structure, floristic composition and growth characteristics of *Aucoumea klaineana* Pierre stands as influenced by stand age and thinning. *Forest Ecology and Management*, 140:117–132.

M. FUHR, R. NASI et J.M. MINKOUÉ, 1998. Les peuplements d'okoumés éclaircis au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 256:5–20.

M.A. DELÈGUE, M. FUHR, D. SCHWARTZ, A. MARIOTTI et R. NASI, 2001. Recent origin of a large part of the forest cover in the Gabon coastal area based on stable carbon isotope data. *Oecologia*, 129:106–113.

R. NASI, 1997. Les peuplements d'okoumés au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 251:5–27.

L.J.T. WHITE, 1995. Etude de la végétation - rapport final. Rapport technique, Ecofac-Gabon/ Agreco. 132 p.

J. BIRAUD, 1954. Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'okoumés au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 35:5–9.

Nigeria

J.O. ADEJUWON, 1971. Savanna patches within forest areas in Western Nigeria : a study of the dynamics of forest savanna boundary. *Bulletin de l'IFAN, série A*, XXXIII(2):327–344.

2.3 Amérique

Colombie

J. CAVELIER, T.M. AIDE, C. SANTOS, A.M. EUSSE et J.M. DUPUY, 1998. The savannization of moist forests in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Journal of Biogeography*, 25:901–912.

Belize

M. KELLMAN et K. MIYANISHI, 1982. Forest seedlings establishment in Neotropical savannas : observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*, 9:193–206.

Venezuela

H. FÖLSTER, N. DEZZEO et J.A. PRIESS, 2001. Soil–vegetation relationship in base-deficient premontane forest–savanna mosaic of the Venezuelan Guayana. *Geoderma*, 104:95–113.

Argentine

H.R. GRAU et T.T. VEBLEN, 2000. Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems on north-western Argentina. *Journal of Biogeography*, 27:1107–1121.

Bolivie

D.K. KENNARD, 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest : patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18:53–66.

S.M. PANFIL, 2001. *Late Holocene forest and savanna diversity and dynamics across an Amazonian ecotone*. Thèse de doctorat, University of Athens, Georgia.

Brésil

M.J. EDEN et D.F.M. MCGREGOR, 1992. Dynamics of the forest-savanna boundary in the Rio Branco - Rupunami region of norther Amazonia. Dans FURLEY et coll., eds. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, Chapman and Hall, New York, pages 77–89.

2.4 Asie

Inde

A. MARIOTTI et E. PETTERSCHMITT, 1994. Forest savanna ecotone dynamics in India as revealed by carbon isotope ratios of soil organic matter. *Oecologia*, 97:475–480.

J.P. PUYRAVAUD, C. DUFOUR et A. ARAVAJY, 2003. Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography*, 30:1067–1080.

J.P. PUYRAVAUD, J.P. PASCAL et C. DUFOUR, 1994. Ecotone structure as an indicator of changing forest-savanna boundaries (Linganamakki region, southern India). *Journal of Biogeography*, 21:581–594.

3 Feux

3.1 Feux dans la zone de transition

J. BIDDULPH et M. KELLMAN, 1998. Fuels and fire at savanna gallery forest boundaries in southeastern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 14:445–461.

D.R. CAHOON, B.J. STOCKS, J.S. LEVINE, W.R. COFER et K.P. O'NEILL, 1992. Seasonal distribution of african savanna fires. *Nature*, 359:812–815.

M.A. COCHRANE et W.F. LAURANCE, 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:311–325.

M.A. COCHRANE et M.D. SCHULZE, 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon : effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica*, 31:2–16.

H.D. EVA et E.F. LAMBIN, 2000. Fires and land-cover change in the tropics : a remote sensing analysis at the landscape scale. *Journal of Biogeography*, 27:765–776.

D. GILLON, 1983. The fire problem in tropical savannas. Dans F. BOULIERE, éditeur. *Tropical savannas*, numéro 13 dans *Ecosystems of the world*, Elsevier, Amsterdam, pages 617–624.

G. Hees de NEGREIROS, D. SANDBERG, E. ALVARADO, T. HINCKLEY, D.C. NEPSTAD et M. PEREIRA, 1996. Fire along the transition between the Amazon forest and the cerrado ecosystems. Conference on Fire and Forest Meteorology, October 27-31,1996 in Lorne, <http://www.fs.fed.us/pnw/fera/publications/fulltext/brasfire.pdf>.

Y. MONNIER, 1981. *La poussière et la cendre*. Agence de Coopération culturelle et technique, Paris. 252 p.

N. PREECE, 2002. Aboriginal fires in monsoonal australia from historical accounts. *Journal of Biogeography*, 29:321–336.

P. STOTT, 1986. The spatial pattern of dry season fires in the savanna forests of Thailand. *Journal of Biogeography*, 13:345–358.

3.2 Expériences écologiques forêt savane

Côte d’Ivoire

E. ADJANOHOUN, 1964. *Végétation des savanes et des roches découverts en Côte d’Ivoire*, volume mém. 7. ORSTOM, Paris. 178 p.

J.M. DAUGET et J.C. MENAUT, 1992. Evolution sur 20 ans d’une parcelle de savane boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto. *Candollea*, 47(2):621–630.

D. LOUPPE, N. OUATTARA et A. COULIBALY, 1995. Effet des feux de brousse sur la végétation. *Bois et Forêts des Tropiques*, 245:59–74.

Ghana

J. BROOKMAN-AMISSAH, J.B. HALL, M.D. SWAINE et J.Y. ATTAKORAH, 1980. A re-assessment of a fire protection experiment in north-eastern ghana savanna. *Journal of Applied Ecology*, 17:85–99.

Brésil

A.G. MOREIRA, 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, 27:1021–1029.

Bibliographie concernant la dispersion des graines par le vent

Les références de cette section se rapportent à la dispersion de particules lourdes par le vent, principalement aux graines et aux pollens. Il ne s'agit pas d'une liste exhaustive, mais plutôt d'une sélection d'articles pour une introduction au problème et une revue des méthodes utilisées (résumées au paragraphe 4.1.3)

M. ANDERSEN, 1991. Mechanistic models for the seed shadows of wind-dispersed plants. *American Naturalist*, 137:476–497.

M.L. CAIN, B.G. MILLIGAN et A.E. STRAND, 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87:1217–1227.

J.S. CLARK, 1998. Why trees migrate so fast : Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, 152:204–224.

J.S. CLARK, M.A. LEWIS et L. HORVATH, 2001. Invasion by extremes : population spread with variation in dispersal and reproduction. *American Naturalist*, 157:537–554.

J.S. CLARK, M. SILMAN, R. KERN, E. MACKLIN et J. HILLERISLAMBERS, 1999. Seed dispersal near and far : patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80:1475–1494.

D.F. GREENE et E.A. JOHNSON, 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, 70:339–347.

D.F. GREENE et E.A. JOHNSON, 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology*, 77:595–609.

S.I. HIGGINS et D.M. RICHARDSON, 1999. Predicting plant migration rates in a changing world : the role of long-distance dispersal. *American Naturalist*, 153:464–475.

T. HOVESTADT, S. MESSNER et H.J. POETHKE, 2001. Evolution of reduced dispersal mortality and 'fat-tailed' dispersal kernels in autocorrelated landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 268:385–391.

E. JONGEJANS et P. SCHIPPERS, 1999. Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos*, 87:362–37.

M. KOT, M.A. LEWIS et P. VAN DEN DRIESSCHE, 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77:2027–2042.

G.R. MATLACK, 1987. Diaspore size, shape and fall behaviour in wind-dispersed plant species. *American Journal of Botany*, 74:1150–1160.

R. NATHAN, H.S. HORN, J. CHAVE et S. A. LEVIN, 2001. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. Dans D.J. LEVEY, W.R. SILVA et M. GALETTI, éditeurs. *Seed Dispersal and Frugivory : Ecology, Evolution and Conservation*, Oxfordshire, UK. CAB International Press. http://www.edb.ups-tlse.fr/equipe1/chave/Frugivory_chapter.pdf.

R. NATHAN et H.C. MULLER-LANDAU, 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:278–285.

R. NATHAN, U.N. SAFRIEL et I. NOY-MEIR, 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology*, 82:374–388.

M. NURMINIEMI, J. TUFTO, N. NILSSON et O. ROGNLI, 1998. Spatial models of pollen dispersal in the forage grass meadow fescue. <http://citeseer.nj.nec.com/nurminiemi97spatial.html>.

M. NURMINIEMI, J. TUFTO, N. NILSSON et O. ROGNLI, 1998. Spatial models of pollen dispersal in the forage grass meadow fescue. *Evolutionary Ecology*, 12:487–502. <http://citeseer.nj.nec.com/nurminiemi97spatial.html>.

A. OKUBO et S.A. LEVIN, 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollens. *Ecology*, 70:329–338.

R.J. PAKEMAN, 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography*, 28:795–800.

E. PARADIS, S.R. BAILLIE et W.J. SUTHERLAND, 2002. Modeling large-scale dispersal distances. *Ecological Modelling*, 151:279–292.

J. POWELL et N. ZIMMERMANN, 2002. Multi-scale analysis of active seed dispersal contributes to resolving reid's paradox. <http://www.math.usu.edu/~powell/reids11.pdf>.

I.C. PRENTICE, 1985. Pollen representation, source area, and basin size : toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*, 23:76–86.

A.M. REYNOLDS et J.E. COHEN, 2002. Stochastic simulation of heavy-particle trajectories in turbulent flows. *Physics of Fluids*, 14:342–351.

H.P. SPIJKERBOER, J.E. BENIERS, D. JASPERS, H.J. SCHOUTEN, J. GOU-DRIAN, R. RABBINGE et W. van der WERF, 2002. Ability of the gaussian plume model to predict and describe spore dispersal over a potato crop. *Ecological Modelling*, 155:1–18.

D. STOYAN et S. WAGNER, 2001. Estimating the fruit dispersion of anemochorous forest trees. *Ecological Modelling*, 145:35–47.

J. TUFTO, S. ENGEN et K. HINDAR, 1997. Stochastic dispersal processes in plant populations. *Theoretical Population Biology*, 52:16–26. <http://citeseer.nj.nec.com/tufto97stochastic.html>.

J.D. WILSON, 2000. Trajectory models for heavy particles in atmospheric turbulence : Comparison with observations. *Journal of Applied Meteorology*, 39:1894–1912.

Liste des publications

C. FAVIER, A. FABING, J. CHAVE, D. SCHWARTZ, M. A. DUBOIS, 2004. Modelling forest-savanna mosaic dynamics in man-influenced environments : effects of fire, climate and soil heterogeneity. *Ecological Modelling*, 171:85–102.

C. FAVIER, C. DE NAMUR, M. A. DUBOIS. Forest edge progression strategies in littoral Congo, Central Atlantic Africa. *Journal of Biogeography*, sous presse.

C. FAVIER. Percolation model of fire dynamics. soumis à ***.

C. FAVIER, G. GRÉGOIRE, C. DE NAMUR, M. A. DUBOIS. Continuous description of vegetation transects. soumis à *Journal of Vegetation Science*.

C. FAVIER, M. A. DUBOIS. Mathematical Modelling of Forest-Savanna Ecotone in Africa. *Proceedings of the 13th European Simulation Symposium (ESS'2001)*. *Science of Computer Simulation, October 18-20, 2001, Marseille*.

M. A. DUBOIS, C. FAVIER. Mathematical Modelling of Rift Valley Fever in Senegal. *Proceedings of the 13th European Simulation Symposium (ESS'2001)*. *Science of Computer Simulation, October 18-20, 2001, Marseille*.

Annexes

Annexe A

Modèles stochastiques lagrangiens de flots turbulents

Le principe de l'approche lagrangienne est d'isoler une « particule » de fluide et d'en suivre le mouvement au cours du temps. Le fluide est vu comme une collection de ces particules et, en connaissant leur position et vitesse à l'état initial et en les suivant au cours du temps, on décrit ainsi l'évolution du fluide. Cette approche s'oppose à la vision eulérienne, qui décrit l'évolution des caractéristiques du fluide en un endroit fixe.

Simuler un fluide lagrangien peut passer par suivre un grande quantités de particules liées les unes aux autres par des interactions définies. Ces simulations numériques totales (DNS pour *Direct Numerical Simulations*) [5] nécessitent des temps de calcul énormes.

Une autre approche est de ne regarder qu'une seule particule et de représenter de façon statistique l'influence du reste du fluide sur cette particule.

A.1 Principaux résultats de la turbulence lagrangienne

Il n'est pas question ici de donner plus qu'un aperçu rapide des principales caractéristiques statistiques des grandeurs lagrangiennes. Les justifications théoriques, comme les détails des méthodes numériques ou expérimentales sont à voir ailleurs.

Vitesse du fluide. En commençant par la grandeur sans doute la plus immédiate, la vitesse, il apparaît que la vitesse est un processus stationnaire, c'est-à-dire les lois de probabilité pour chaque instant sont égales et que la loi de probabilité conjointe pour deux instants est invariante pour toute translation dans le temps. De plus la fonction de répartition de la vitesse est gaussienne autour d'une valeur moyenne :

$$f(u) \propto \exp \left[-\frac{(u - \bar{u})^2}{2\sigma_u^2} \right], \quad (\text{A.1})$$

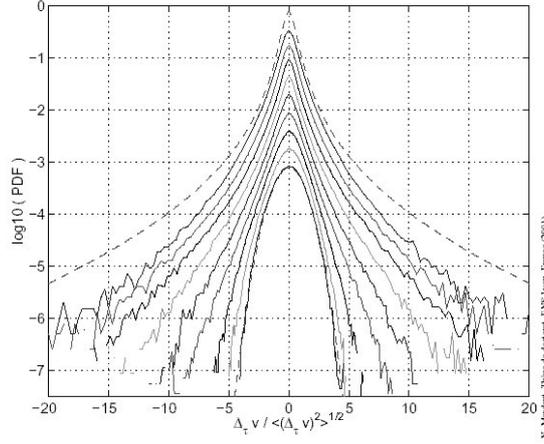


FIG. A.1 – Distribution de probabilité des incréments de vitesses dans un écoulement turbulent (normalisées à leur écart-type) : pour les intervalles de temps très courts, la distribution est à des ailes très larges et converge vers une gaussienne lorsque les intervalles de temps augmentent. Tiré de Mordant [3]

et l'auto-corrélation décroît exponentiellement :

$$\langle u(t) u(t + \tau) \rangle \propto \exp\left(-\frac{t}{T_L}\right). \quad (\text{A.2})$$

Intermittence. Ce n'est en fait pas si simple : les incréments de vitesse sont également stationnaires. A la limite des temps courts, la densité de probabilité des accélérations lagrangiennes est loin d'être une gaussienne : les ailes sont très larges. Par conséquent les densités de probabilités des incréments de vitesse :

$$\Delta_\tau u = u(t + \tau) - u(t) = \int_t^{t+\tau} a(t') dt' \quad (\text{A.3})$$

présentent également des ailes larges qui convergent vers une distribution gaussienne lorsque l'incrément de temps augmente (pour une faible résolution temporelle). Beck [2] propose pour la densité de probabilité des accélérations une forme :

$$f(a) = \frac{1}{(1 + a^2)^{\frac{3}{2}}}. \quad (\text{A.4})$$

Pour aller encore plus loin, bien qu'il y ait une décorrélation rapide de l'accélération, il semble que la décorrélation des valeurs absolues de cette accélération soit beaucoup plus lente (décroissance logarithmique) :

$$\langle |a(t)| |a(t + \tau)| \rangle \propto \ln\left(-\frac{t}{T_L}\right). \quad (\text{A.5})$$

A.2 Modèles stochastiques lagrangiens

Modèle stochastique pour la vitesse. Si on s'arrête au niveau de description de la vitesse, il suffit de chercher un processus stochastique qui converge vers une distribution normale avec une corrélation exponentiellement décroissante. C'est le processus d'Ornstein-Uhlenbeck :

$$dx = udt \quad (\text{A.6a})$$

$$du = -\frac{u}{T_L}dt + 2\frac{\sigma_u}{\sqrt{T_L}}dW. \quad (\text{A.6b})$$

Modèle stochastique pour l'accélération Un modèle pour reproduire une densité de probabilité de l'accélération de la forme $(1 + a^2)^{-\frac{3}{2}}$ avec une décroissance exponentielle de l'auto-corrélation est le suivant :

$$dx = udt \quad (\text{A.7a})$$

$$du = adt \quad (\text{A.7b})$$

$$da = \left(-a - \frac{1}{2}(1 + a^2)\right)u\frac{dt}{T_L} + \sqrt{\frac{1 + a^2}{T_L}}dW. \quad (\text{A.7c})$$

Modèle stochastique pour le taux de dissipation de l'énergie. Enfin, pour reproduire les décroissances lentes sous-jacentes, un modèle possible pour avoir le même comportement est le suivant :

$$dx = udt \quad (\text{A.8a})$$

$$du = -\frac{u}{T_L}dt + \sqrt{C_0\varepsilon}dW. \quad (\text{A.8b})$$

en considérant que le taux de dissipation d'énergie ε est lui-même une variable aléatoire bien particulière.

$$\varepsilon = \langle \varepsilon \rangle \exp(\chi) \quad (\text{A.9})$$

où χ est une variables aléatoire gaussienne avec une fonction de corrélation qui décroît logarithmiquement :

$$\langle |\chi(t)| |\chi(t + \tau)| \rangle \propto \ln\left(-\frac{t}{T_L}\right). \quad (\text{A.10})$$

Un moyen de résoudre numériquement le système d'équations qui en découlent est le MRW (*Multifractal Random Walk*) de Bacry et coll. [1].

Les résultats de ces auteurs montrent que les incréments de vitesse ont les bonnes caractéristiques. Le problème est que le modèle en question n'est pas un modèle itératif : il n'est pas possible de déterminer les termes de ε les uns à la suite des autres.

Pour la dispersion des graines, le but recherché n'étant pas d'aboutir réellement à une courbe de dispersion mais de tester les limites de la modélisation, le modèle le plus simple s'est révélé suffisant.

Bibliographie

- [1] E. BACRY, J. DELOUR et J.F. MUZY, 2002. Multifractal random walk. *Physical Review E*, 64 : 026103.
- [2] C. BECK , 2001. On the small-scale statistics of Lagrangian turbulence. *Physics Letters A* 287 : 240–244.
- [3] N. MORDANT , 2001. Mesure lagrangienne en turbulence : mise en oeuvre et analyse. Thèse de doctorat de l'ENS Lyon.
- [4] S.B. POPE , 1994. Lagrangian PDF methods for turbulent flows. *Annual Review of Fluid Mechanics* 26 : 23–63.
- [5] P.K. YEUNG et S.B. POPE , 1989. Lagrangian statistics from direct numerical simulations of isotropic turbulence. *Journal of Fluid Mechanics* 207 : 531–586.

Annexe B

Fichier de données du programme FORSAT

Le fichier de données du programme FORSAT se présente ainsi (tout est réglable sans accès au code) :

```

*****
*                                                                 *
*              FICHIER DE DONNEES POUR LE MODELE FORSAT          *
*                                                                 *
*****
*                                                                 *
*                                                                 *
*****
*              Conditions initiales                               *
*****
*                                                                 *
*      Emplacement de la carte de vegetation                     *
*              carteini                                         *
*                                                                 *
*      Emplacement de la carte de fertilite (0 si pas de carte) *
*              0                                                *
*      Emplacement de la carte d'altitude (0 si pas de carte)  *
*              0                                                *
*                                                                 *
*      Nombre de Lignes                Nombre de colonnes      *
*              256                      256                    *
*      Annee de debut   Annee de fin   Periode d'enregistrement *
*              1         800           100                      *
*      Algorithme pour le feu (0:percolation,1:propagation)    *
*              1                                                *
*      Repertoire ou enregistrer les cartes                     *
*              /                                                *
*                                                                 *
*****
*              Parametres environnementaux                       *
*****
*                                                                 *
*      Facteur climat                Facteur Sol                *
*              1                      1.95                      *
*      Vent (non implemente): force (entre 0 et 1) direction(ss horaire °/N) *
*              0                      0                          *

```

```

*
*****
*
*                               Feux
*
*                               *****
*
*      Nombre d'annees du cycle
*                               2
*      Nombre de feux moyens par an (en plus de ceux du cycle)
*                               0.0
*      Nombre de feux pour chaque annee du cycle
*      (<0~: mise \`a feu dans toutes les savanes)
*                               0 -1
*
*                               *****
*                               Parametres numeriques
*                               *****
*
*      Type de voisinage (4:VonNeumann)
*                               4
*      Nombre max de clusters (mettre un grand nombre)
*                               5000
*      Germe pour la generation des nombres aleatoires
*                               531
*      Conditions periodiques (0~: non, 1~: oui)
*                               0
*
*                               *****
*                               Etats des Pixels
*                               *****
*
*      Nombre d'Etats differents
*                               4
*      Taille des fenetres pour la dissemination~:
*      (diviseur de la taille totale)
*
*                               nb lignes  nb col.
*                               16         16
*
*      Etat apres passage du feu (savane) Proba de mort  Couleur de la foret
*      1                               .005         4
*
*      Description des Etats
*
*      SAVANE      Couleur  Transvers  ProbBruler  NbOrigine  Origine
*      1           2         1           2         7 4
*      PeutIgn    Typecd   D         Pcd1     Pcd2     Typeld   Pld1   Pld2
*      0          4       1         .1       0       1       0.    0
*
* *
*      PIONNIERS  Couleur  Transvers  ProbBruler  NbOrigine  Origine
*      2           3         0.5       2         7 4
*      PeutIgn    Typecd   D         Pcd1     Pcd2     Typeld   Pld1   Pld2
*      0          0       0         0       0.       1       0.2   0.
*
* *
*      FORET JEUNE  Couleur  Transvers  ProbBruler  NbOrigine  Origine
*      3           4         0.1       1         7
*      PeutIgn    Typecd   D         Pcd1     Pcd2     Typeld   Pld1   Pld2
*      0          4       1         0.       0.       0       0     0.
*
* *

```

```

* FORET          Couleur  Transvers  ProbBruler  NbOrigine  Origine  *
                4          1          .005        1          7
*  PeutIgn  Typecd  D      Pcd1    Pcd2    TypeId  Pld1    Pld2  *
                0          0          0          0.0      0.      1      100    0.
*
*  Couleur~:  Numero de l'Etat
*  Transvers~:  Etat suivant dans la succession
*  ProbBruler~:  Probabilite de bruler
*  NbOrigine~:  nombre d'etats qui peuvent disperser des plantules
*                qui permettront la succession
*  Origine~:  Liste de ces etats
*  PeutIgn~:  Possibilite que le feu parte de cet etat (seulement savane)*
*  DISPERSION
*  Typecd~:  type de dispersion a courte distance
*                0,1~:  aucune, 0 parametre
*                2~:  gaussienne, 2 parametres
*                Pcd1~:  amplitude de la gaussienne
*                Pcd2~:  ecart-type de la gaussienne
*                3~:  lineaire, 1 parametre (descend jusqu'a zero)
*                Pcd1~:  valeur a l'origine
*                4~:  constante sur un disque, 1 parametre
*                Pcd1~:  valeur de la proba
*  D~:  dans tous les cas sauf 0, rayon du disque correspondant a la
*                courte distance
*  TypeId~:  type de dispersion a longue distance
*                0~:  aucune, 0 parametre
*                1~:  homogene sur tout l'espace 1 parametre
*                Pld1~:  valeur de la proba
*                > 1~:  par fenetres, memes lois que courte distance
*****

```


Annexe C

Evaluation de la densité locale

Lorsque on regarde la répartition des arbres le long d'un transect ou sur le plan, on note des endroits de plus ou moins forte concentration. Pour quantifier cette concentration, la grandeur densité locale peut être utilisée. Il s'agit d'une grandeur statistique du premier ordre.

C.1 Définition

On considère un ensemble de n individus, dont les coordonnées sont $(\vec{r}_i)_{1 \leq i \leq n}$. La façon la plus immédiate d'appréhender la densité locale en un point quelconque \vec{r} est de considérer qu'il s'agit du rapport entre le nombre d'individus dans un voisinage V de ce point et la surface S_V de ce voisinage (exprimée en nombre d'individus par surface).

$$\rho(\vec{r}) = \frac{\#(\vec{r}_i \in V)}{S_V}. \quad (\text{C.1})$$

De la même façon, on peut définir une densité locale de la grandeur G (par exemple surface terrière, hauteur, etc.)

$$\rho_G(\vec{r}) = \frac{1}{S_V} \sum_{\vec{r}_i \in V} G(\vec{r}_i). \quad (\text{C.2})$$

En considérant que G est égal à 1 pour chaque arbre, on retrouve la densité locale de l'équation (C.1).

C.2 Estimation non-paramétrique de la densité d'une variable aléatoire par la méthode du noyau

Ainsi définie, la densité locale est similaire à l'estimation de la densité de probabilité d'une variable aléatoire à partir d'une série d'expériences par la méthode du noyau (*Kernel Density Estimator*, KDE) :

$$\hat{f}(\vec{r}) = \frac{1}{nh} \sum_{i=1}^n K\left(\frac{\vec{r}_i - \vec{r}}{h}\right). \quad (\text{C.3})$$

K est une fonction qui attribue un poids décroissant aux individus alentours en fonction de leur distance au point considéré. Le choix de la fonction K a peu d'importance pour la validité de l'estimation, tant qu'elle garde les propriétés de base :

$$\begin{aligned}\int K(\vec{u}) du &= 1 \\ \int uK(\vec{u}) du &= 0.\end{aligned}$$

Ce choix joue essentiellement sur les caractéristiques de continuité et dérivabilité de l'estimation obtenue. En particulier, en considérant :

$$\begin{aligned}K(\vec{u}) &= 1 \text{ si } -\frac{h}{2} < |\vec{u}| \leq \frac{h}{2} \\ &= 0 \text{ sinon,}\end{aligned}\tag{C.4}$$

on obtient :

$$\hat{f}(\vec{r}) = \frac{\#(\vec{r}_i \mid |\vec{r}_i - \vec{r}| \leq \frac{h}{2})}{n \cdot V(h)},\tag{C.5}$$

qui au facteur de normalisation n près est similaire à la densité locale définie dans l'équation (C.1).

La taille de la fenêtre considérée est par contre déterminante. On peut déterminer une taille optimale de fenêtre pour avoir la meilleure estimation. La taille de la fenêtre peut également être adaptée localement, de telle façon qu'on compte le même nombre m de voisins :

$$\hat{f}(\vec{r}) = \frac{1}{nh(\vec{r})} \sum_{i=1}^m K\left(\frac{\vec{r}_i - \vec{r}}{h(\vec{r})}\right).\tag{C.6}$$

En prenant la fonction porte pour K , cela revient à :

$$\hat{f}(\vec{r}) = \frac{m}{2nh_m^d(\vec{r})},\tag{C.7}$$

où $h_m(\vec{r})$ est la distance au $m^{\text{ième}}$ plus proche individu du point \vec{r} .

C.3 Analyse des inventaires floristiques

Selon la nature de la zone inventoriée, les surfaces considérées pour l'évaluation de la densité locale l'équation (C.2) sont différentes.

C.3.1 Dans le plan

Dans le plan, on considère comme voisinage un cercle de rayon R . L'équation (C.2) devient :

$$\rho(\vec{r}) = \frac{1}{\pi R^2} \sum_{|\vec{r}_i - \vec{r}| \leq R} G(\vec{r}_i).\tag{C.8}$$

C.3.2 Le long d'un transect

Le long d'un transect, le problème est unidimensionnel dans la direction x du transect : on choisit un voisinage de forme rectangulaire de même largeur que la largeur du transect l et de longueur L . L'équation (C.2) devient :

$$\rho(x) = \frac{1}{l \cdot L} \sum_{|x_i - x| \leq L} G(\vec{r}_i). \quad (\text{C.9})$$

La figure C.1 illustre l'utilisation de la méthode des densités locales (les données utilisées sont celles du layon de base YOSI, voir page 118). Une fois trouvée la plage de valeurs optimales de la largeur de la fenêtre, les informations apportées par cette méthode sont plus riches que dans le cas d'un calcul classique sur des quadrats adjacents.

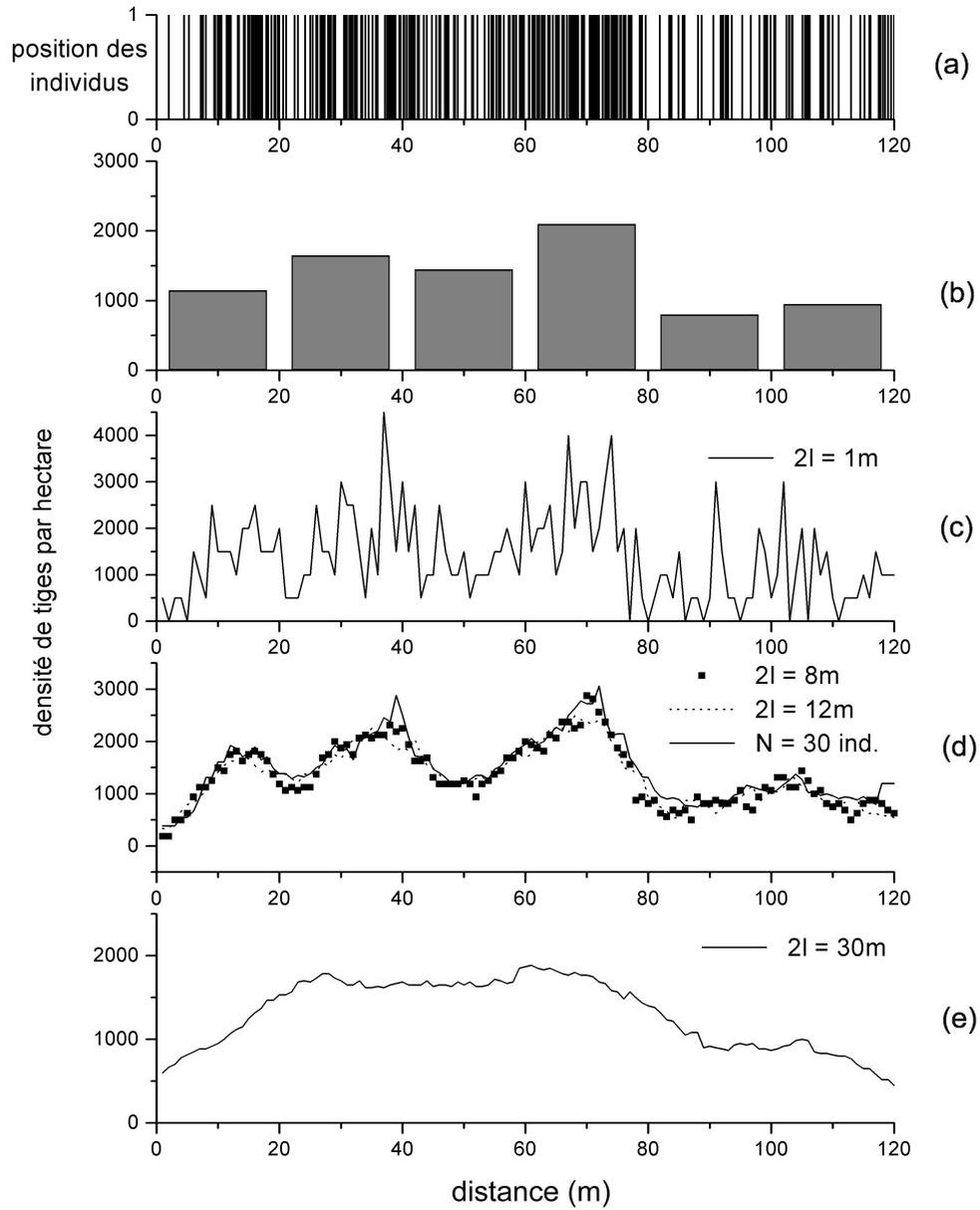


FIG. C.1 – Exemple d'utilisation de la densité locale pour représenter un layon. (a) Chaque barre représente un individu. (b) Profil de densité du transect en utilisant des quadrats adjacents. (c) Estimation de la densité locale avec une résolution trop grande. (d) Estimation de la densité locale avec des résolutions prises dans la plage optimale. (e) Estimation de la densité locale avec une résolution trop faible.

Annexe D

Détermination d'agrégats par la méthode d'Hoshen et Kopelman

D.1 Algorithme d'Hoshen et Kopelman

L'algorithme d'Hoshen et Kopelman (HK) [1] permet de déterminer les agrégats de voisins, après avoir défini une règle de voisinage. La règle de voisinage la plus simple consiste à considérer que deux individus sont voisins si leur distance est inférieure à une certaine valeur. D'autres règles peuvent être imaginées, faisant intervenir les caractéristiques des individus. Un amas est défini ainsi : chaque individu d'un amas est le voisin d'au moins un autre individu de l'amas et aucun individu de l'amas n'est le voisin d'un individu extérieur à l'amas.

Entrées de l'algorithme Chaque individu est numéroté de 1 à N et on détermine la liste de ses voisins selon la règle choisie.

Principe de l'algorithme Le principe de l'algorithme HK est d'affecter à chaque individu une étiquette correspondant au numéro de son amas. Chaque fois qu'un individu n'a pas de voisin déjà étiqueté, on lui attribue une nouvelle étiquette. Lorsqu'un individu a des voisins déjà étiquetés, on signifie que ces étiquettes correspondent à un même amas en attribuant le même classe à chaque étiquette. Deux individus appartiennent au même amas si et seulement si leur étiquette appartiennent à la même classe.

Algorithme

individu i, j

entier N : nombre d'individus

tableau $etiquette(N)$: caractéristique de chaque individu

tableau $classe(*)$: classe de chaque étiquette

tableau $liste_voisins(N, *)$: liste des voisins de chaque individu

entier $racine$

entier $nb_etiquettes = 0$

entier $nb_clusters$

entier b, br

FONCTION TROUVE_RACINE : remonte le chaîne des classes

```
fonction trouve_racine(entier f)  
    tant que classe(f) est différent de f  
        f ← branche(f)  
    fin tant que  
  
    retourner f  
fin fonction
```

FONCTION MIN : renvoie le minimum de deux nombres

```
fonction min(entier a, entier b)  
  
    si a > b  
        b ← a  
    fin si  
  
    retourner a  
fin fonction
```

Première boucle : étiquetage de chaque individu et attribution des classes à ses voisins déjà étiquetés

pour chaque individu *i*

```
    si i n'a pas de voisins étiquetés  
        nb_etiquettes ← nb_etiquettes + 1  
        etiquette(i) ← nb_etiquettes  
        classe(nb_etiquettes) ← nb_etiquettes
```

sinon

```
        j ← liste_voisins(i, 1) premier voisin de i  
        etiquette(i) ← trouve_racine(etiquette(j))
```

pour chaque voisin de *i* suivant *j*

```
        racine_i ← trouve_racine(etiquette(i))  
        racine_j ← trouve_racine(etiquette(j))
```

si *racine_i* et *racine_j* sont différents

```
            classe(racine_i) ← min(racine_i, racine_j)  
            classe(racine_j) ← min(racine_i, racine_j)
```

fin si

fin pour

fin si

fin pour

Deuxième boucle : remontée de la chaîne des classes

```

pour chaque numéro de classe  $b$ 
     $br \leftarrow classe(b)$ 

    tant que  $classe(br)$  est différent de  $br$ 
         $br \leftarrow classe(br)$ 
    fin tant que

     $classe(b) \leftarrow br$ 
fin pour

```

Troisième boucle : calcul du nombre d'amas et attribution de numéros d'amas dans l'ordre de 1 à ce nombre

```

pour chaque numéro de classe  $b$ 

    si  $classe(b) = b$ 
         $nombre\_clusters \leftarrow nombre\_clusters + 1$ 
    fin si

     $num\_cluster(b) \leftarrow classe(b)$ 
fin pour

```

Quatrième boucle : ré-étiquetage de chaque individu avec le numéro de l'amas auquel il appartient et calcul de la taille de chaque amas

```

pour chaque individu  $i$ 
     $etiquette(i) \leftarrow num\_cluster(etiquette(i))$ 
     $taille\_cluster(num\_cluster(etiquette(i))) \leftarrow$ 
         $taille\_cluster(num\_cluster(etiquette(i))) + 1$ 
fin pour

```

D.2 Détermination des agrégats d'arbres

La distribution des arbres est-elle agrégée ? Si, oui comment délimiter ces agrégats. Une méthode consiste à utiliser l'algorithme HK avec une règle de voisinage simple : sont voisins deux arbres dont la distance est inférieure à une certaine valeur d , pour différentes valeurs du paramètre d [2].

Si les arbres sont répartis au hasard, la courbe représentant soit le nombre moyen d'agrégats soit la taille du plus gros agrégat en fonction de d est de type logistique. S'il y a des agrégats, la courbe doit présenter un plateau : pour une certaine plage de valeurs, la taille moyenne des agrégats est quasiment constante. En prenant une valeur de d dans cette plage de valeurs, l'algorithme HK permet de déterminer les agrégats d'arbres.

Cette méthode est a priori non paramétrique : le paramètre d choisi dépend de la distribution elle-même. En fait, il reste tout de même un paramètre qui

est le diamètre minimal des arbres considérés : soit que l'inventaire ait été fait à partir d'un certain diamètre, soit que seuls les arbres au-dessus d'un certain diamètre présentent une distribution agrégée (comme c'est le cas pour le paragraphe 6.2.4).

Bibliographie

- [1] J. HOSHEN et R. KOPELMAN , 1976. Percolation and cluster distribution. I. Cluster multiple labelling technique and critical concentration algorithm. *Physical Review B* 14 : 3438–3445.
- [2] J.B. PLOTKIN J. CHAVE et P.S. ASHTON , 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *American Naturalist* 160 : 629–644.

Annexe E

Transitions de phase : équilibre et dynamique

E.1 Qu'est-ce qu'une transition de phase ?

L'origine des transitions de phase vient de l'étude des changements d'état de la matière. Chaque état de la matière (solide, liquide, gaz) peut être aussi appelé une phase et les changements d'états (fusion, solidification, vaporisation, etc.) sont des transitions de phase. Considérons comme système un kilogramme d'eau. Ce kilogramme d'eau est composé de molécules d'eau. Suivant la température et la pression que l'on impose au système, les molécules d'eau s'organisent différemment : l'eau se trouve dans la phase solide, liquide ou gazeuse. Le diagramme des phases consiste à donner la phase stable (la phase dans laquelle se trouve l'eau) pour les différentes valeurs de température et de pression. Une transition de phase, c'est simplement le passage du système d'une phase à une autre.

De façon générale, une phase est un arrangement particulier des parties d'un système, conduisant à des propriétés spécifiques du système lui-même. Ce sont des paramètres extérieurs qui influencent le système qui vont déterminer sous quelle phase va finalement se trouver le système : cette phase est dite stable pour ces conditions extérieures, les autres sont instables. Le terme transition de phase exprime aussi bien le changement de la phase stable au passage d'une valeur d'un paramètre extérieur (appelée valeur critique) que la formation de la phase stable à partir d'une phase instable. Sous pression atmosphérique, il y a une transition de phase pour l'eau à 0°C : d'un côté de la température critique, l'eau est liquide, de l'autre elle est solide. Mais la formation de glace à partir d'eau liquide placée à basse température est également appelée transition de phase.

Le concept de transition de phase n'est plus aujourd'hui réservé aux transformations d'état de la matière. On l'utilise pour décrire des phénomènes aussi divers que le magnétisme, la gélification, la formation de mousses ou dans les systèmes dynamiques en général.

E.2 Phases à l'équilibre

Dans ce paragraphe, il s'agit de considérer la transition de phase dans son premier sens : les changements de stabilité d'une phase de part et d'autre de valeurs critiques des paramètres extérieurs.

Paramètre d'ordre. Au sens strict, on ne peut définir un paramètre d'ordre dans la transition que lorsque une phase est plus symétrique que l'autre, c'est-à-dire lorsque le passage du système d'un état à l'autre lui fait perdre un ou plusieurs éléments de symétrie. On a alors une transition entre une phase désordonnée (la plus symétrique) et une autre désordonnée. La paramètre d'ordre est une variable (malgré son nom) du système liée à l'élément de symétrie perdu. Il est nul dans la phase désordonnée et non nul pour la phase ordonnée. Le paramètre d'ordre lui-même est de caractère extensif : sa valeur est proportionnelle à la taille du système considéré mais c'est souvent le coefficient de proportionnalité que l'on considère en pratique (et que l'on nomme par confusion paramètre d'ordre).

Par extension, paramètre d'ordre désigne une variable qui permet de distinguer une phase d'une autre, même dans les transitions sans perte d'éléments de symétrie. C'est le cas par exemple dans la transition liquide-gaz où, bien que les éléments de symétrie soient les mêmes dans les deux phases, on définit comme paramètre d'ordre la densité de la phase. Pour la percolation, le paramètre d'ordre utilisé est généralement la proportion de l'espace occupée par le plus gros amas.

Transitions continues et discontinues. Selon la valeur de certains paramètres de contrôle, le système se trouve à l'équilibre dans une phase ou dans l'autre. Lorsqu'un seul paramètre entre en jeu, la valeur pour laquelle le paramètre d'ordre passe d'une valeur nulle à des valeurs non nulles est appelée valeur critique. Selon que la fonction représentant le paramètre d'ordre en fonction du paramètre de contrôle est continue ou non à la valeur critique on parle de transition continue (ou du deuxième ordre) ou discontinue (ou du premier ordre).

Lorsque on peut faire une description thermodynamique du système, son état d'équilibre est déterminé par le minimum de l'énergie libre F . Pour une valeur fixée du paramètre de contrôle (T), $F_T(x)$ représente l'énergie libre du système si le paramètre d'ordre prenait la valeur x . La valeur effectivement prise par le paramètre d'ordre est celle qui minimise la fonction F_T . Pour la valeur critique du paramètre de contrôle $T = T_c$, le système quitte la phase ordonnée ($x = 0$) pour la phase désordonnée ($x > 0$).

L'ordre de la transition dépend de la forme de la famille de courbe F_T au voisinage de la valeur critique T_c (figure E.1 la phase ordonnée est considérée stable pour les faibles valeurs du paramètre de contrôle). Si la valeur du paramètre d'ordre minimisant l'énergie libre évolue progressivement vers zéro, la transition est continue. Si aux alentours de la valeur critique l'énergie libre présente deux puits (dont l'un en $x = 0$) et que l'écart de leur profondeur s'inverse à la valeur critique, la transition est discontinue : la valeur du paramètre d'ordre

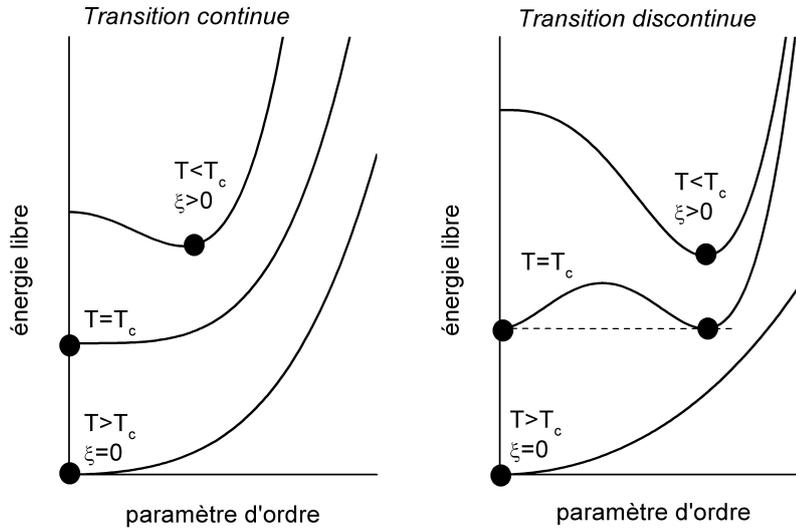


FIG. E.1 – Forme de l'énergie libre en fonction du paramètre d'ordre pour les transitions continues (le minimum « glisse » vers zéro à la transition) et discontinues (à la transition, l'énergie libre présente deux puits d'égale profondeur pour une valeur nulle et pour une valeur non nulle; l'importance de ces deux puits varie autour de la transition).

minimisant l'énergie libre passe directement de 0 à une valeur non nulle. Au voisinage d'une transition discontinue, le minimum de la fonction est mal défini. Cela peut se traduire par un phénomène d'hysteresis. Soit un système dans la phase stable désordonnée ($T > T_c$). Si le paramètre de contrôle est abaissé à une valeur légèrement inférieure à sa valeur critique, la phase désordonnée peut être méta-stable : instable, mais pas suffisamment pour que le système évolue de lui-même vers la phase ordonnée. De la même façon, la phase ordonnée est méta-stable pour les valeurs de T légèrement supérieures à T_c . Il y a donc une plage de valeurs du paramètre de contrôle pour laquelle l'état d'équilibre du système dépend de son état initial.

Transitions sous l'effet de plusieurs paramètres de contrôle. Lorsqu'il y a plusieurs paramètres de contrôle, la stabilité de l'une ou l'autre phase est déterminée par la combinaison des paramètres. L'ordre de la transition peut varier pour un même système selon la valeur des paramètres.

C'est en particulier le cas pour les transitions liquide-gaz sous les effets combinés de la pression et de la température. Cette transition peut être décrite par l'équation de van der Waals qui relie le volume du fluide à sa pression et sa température. Deux comportements différents en découlent. Lorsque la température est élevée, les isothermes (la fonction reliant le volume à l'équilibre à la pression à température constante) sont continues. A l'inverse, lorsque la température est plus faible qu'une température critique, les isothermes sont

discontinues : il y a un saut de volume entre l'état liquide (faible volume) et l'état gazeux. Les extrémités des paliers dessinent les courbes de coexistence. Dans un diagramme représentant température et pression, ce type de transition se traduit par un chemin critique : une ligne de coexistence qui correspond aux valeurs de température et de pression pour lesquelles il y a discontinuité du volume du fluide.

E.3 Dynamique d'une transition de phase

Lorsque, sous l'effet d'un changement des paramètres extérieurs, une phase stable devient instable, il y a formation de la nouvelle phase stable. La dynamique des transitions de phase fait intervenir deux grandes fonctions : la formations de noyaux de phase stable dans la phase instable et la progression de l'interface entre des domaines de phases stable et instable.

E.3.1 Evolution de l'interface

Vitesse de progression. La progression de l'interface entre un domaine de la phase stable et l'autre de la phase instable s'effectue à une vitesse qui peut se décomposer en trois termes :

1. une vitesse de base v_0 (progression de la phase stable aux dépens de la phase instable).
2. une vitesse additionnelle qui dépend de la courbure locale (de telle façon que l'interface a tendance à se lisser). Le modèle le plus simple est de considérer que la vitesse est simplement proportionnelle à la courbure (modèle d'Allen-Cahn) : $v_1 = -L\kappa$.
3. un composante stochastique. La façon la plus simple de le prendre en compte est de considérer que cette composante est un bruit blanc (sans corrélation spatiale ni temporelle). En notant $2\beta^{-1}$ l'écart-type de la partie aléatoire, on peut l'écrire : $v_2 = 2\beta^{-1}\xi$, où ξ est un bruit blanc de moyenne nulle et de variance 1.

La vitesse de l'interface est alors :

$$v = v_0 - L\kappa + 2\beta^{-1}\xi. \quad (\text{E.1})$$

Si on considère les choses du point de vue de la phase instable, la vitesse de progression de l'interface est donnée par $v' = -v$:

$$v' = -v_0 + L\kappa - 2\beta^{-1}\xi. \quad (\text{E.2})$$

Or, en changeant de point de vue, la courbure change de signe : $\kappa' = -\kappa$, et $\xi' = -\xi$ est également un bruit blanc qui a les mêmes propriétés que ξ . On a donc :

$$v' = v'_0 - L'\kappa + 2\beta'^{-1}\xi, \quad (\text{E.3})$$

avec

$$\begin{aligned} v_0' &= -v_0 \\ L' &= L \\ \beta' &= \beta. \end{aligned}$$

Croissance d'un bulle. Un domaine de forme circulaire de rayon R de phase stable présente une interface de courbure constante égal à :

$$\kappa = \frac{1}{R}. \quad (\text{E.4})$$

Alors, en tout point quelconque de l'interface,

$$\frac{\partial R(s)}{\partial t} = v_0 - L\kappa + 2\beta^{-1}\xi(s), \quad (\text{E.5})$$

où s représente la position du point considéré sur l'interface (s varie de 0 à $2\pi R$). En moyennant sur toutes les directions possibles,

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= \frac{1}{2\pi R} \int \frac{\partial R(s)}{\partial t} ds \\ &= v_0 - \frac{L}{R} + 2F(R)\xi, \end{aligned}$$

où :

$$F(R) = \frac{1}{2} \times \frac{1}{2\pi R} \int 2\beta\xi(s) ds = \frac{1}{2\pi R\beta}. \quad (\text{E.6})$$

On peut exprimer cette équation sous une forme différente :

$$\frac{\partial R}{\partial t} = F(R) \left(-\frac{\partial}{\partial R} (\beta H(R)) + 2\xi \right), \quad (\text{E.7})$$

où :

$$H(R) = L(2\pi R) - v_0(\pi R^2) + cste. \quad (\text{E.8})$$

Le premier terme est proportionnel au périmètre de la bulle, le second à la surface. Le terme constant peut être pris égal à 0 sans changer les résultats qui suivent. Si $v_0 \leq 0$, la fonction H est toujours croissante. Si $v_0 > 0$, la fonction H est croissante si $R < R_c$ et décroissante au-delà, où :

$$R_c = \frac{L}{v_0}. \quad (\text{E.9})$$

E.3.2 Nucléation

Agrégats de phase instable dans la phase stable. L'équation (E.7) représente l'évolution d'agrégats de la phase instable si $v_0 \leq 0$. Alors, $\beta H(R)$ est croissant et le taux de croissance de la bulle est toujours négatif. Soit $n(R, t)$ la densité à des agrégats de rayon R au temps t , l'équation (E.7) est analogie à l'équation de Fokker-Plank suivante :

$$\frac{\partial n(R, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial R} \left[F(R) \left(n(R, t) \frac{d}{dR} (\beta H(R)) + \frac{\partial n(R, t)}{\partial R} \right) \right]. \quad (\text{E.10})$$

La solution d'équilibre $n(R)$ de cette équation est obtenue en écrivant :

$$\frac{\partial n(R)}{\partial t} = 0. \quad (\text{E.11})$$

Soit :

$$n(R) \frac{d}{dR} (\beta H(R)) + \frac{dn(R, t)}{dR} = \frac{C}{F(R)}. \quad (\text{E.12})$$

La solution générale de cette équation est :

$$n(R) = [n_0 + f(R)] \exp(-\beta H(R)), \quad (\text{E.13})$$

où

$$\frac{df(R)}{dR} = C \frac{\exp(\beta H(R))}{F(R)}. \quad (\text{E.14})$$

Or, $H(R)$ et $F^{-1}(R)$ croissent indéfiniment pour les grandes valeurs de R , et la seule solution non divergente est alors celle où $C = 0$.

La distribution à l'équilibre des agrégats de phase instable dans la phase stable est alors :

$$n(R) = n_0 \exp(-\beta H(R)). \quad (\text{E.15})$$

Le rayon moyen de l'agrégat est relié au nombre l de particules qui le composent par :

$$R = \alpha (l - 1)^{\frac{1}{2}}, \quad (\text{E.16})$$

où α est un coefficient dépendant de la forme des particules. On écrit $l - 1$ plutôt que l car le rayon s'entend comme la distance moyenne des particules périphériques à la particule centrale. Dans le cas d'une particule isolée, ce rayon est 0. Cela permet d'écrire la distribution d'équilibre des agrégats en fonction de leur effectif :

$$n(l) = n_0 \exp(-\beta H(l)), \quad (\text{E.17})$$

où

$$H(l) = \tilde{L} (l - 1)^{\frac{1}{2}} - \tilde{v}_0 (l - 1) + cste, \quad (\text{E.18})$$

avec

$$\begin{aligned} \tilde{L} &= 2\pi\alpha^{-1}L \\ \tilde{v}_0 &= \pi\alpha^{-1}v_0. \end{aligned}$$

Agrégats de phase stable dans la phase instable. L'équation (E.7) représente maintenant l'évolution d'agrégats de la phase stable dans la phase instable ($v_0 > 0$). Si l'on omet le terme stochastique dans l'équation (E.7), un agrégat grossit si son rayon $R > R_c$ et décroît pour disparaître si son rayon $R \leq R_c$ où

$$R_c = \frac{L}{v_0}. \quad (\text{E.19})$$

Le terme stochastique permet des fluctuations autour de ces valeurs, et en particulier permet à des agrégats de rayon sous-critique de grossir et de passer le rayon critique. Un agrégat qui dépasse la taille critique est appelé un noyau (ou un germe) et l'apparition d'un noyau, nucléation. Le taux de nucléation I est le taux d'apparition de nouveaux noyaux.

E.3.3 Transformation globale d'une phase

On veut maintenant suivre au cours du temps la surface S initialement dans la phase instable transforme dans la phase stable. Pour cela, Avrami [1] introduit la surface étendue S^e des noyaux qui est le volume occupé par les noyaux de la phase stable si ceux-ci n'étaient pas limités par les autres noyaux. La surface réellement gagnée par la phase stable lorsque le volume étendu s'accroît de dS^e est proportionnel à la fraction de surface encore occupée par la phase instable. En notant S_0 la surface totale de l'espace, on a :

$$dS = \left(1 - \frac{S}{S_0}\right) dS^e. \quad (\text{E.20})$$

Soit, en notant :

$$\phi = \frac{S}{S_0} \quad (\text{E.21})$$

et :

$$\phi^e = \frac{S^e}{S_0}, \quad (\text{E.22})$$

on obtient :

$$\frac{d\phi}{1 - \phi} = d\phi^e. \quad (\text{E.23})$$

Soit :

$$\phi = 1 - \exp(-\phi^e), \quad (\text{E.24})$$

de sorte que les situations extrêmes sont données par :

1. le commencement de la transition lorsque $\phi \sim \phi^e \approx 0$,
2. la fin de la transition lorsque $\phi \approx 1$ et $\phi^e \gg 1$.

Il faut maintenant exprimer l'évolution de fraction de surface étendue au cours du temps. Au temps t , contribuent à la surface étendue les noyaux formée à tous les temps $\tau < t$ qui ont grossi pendant $t - \tau$. En notant $s(u)$ la surface des noyaux qui ont grossi pendant le temps u et $I(\tau)$ le taux de nucléation au temps τ , on a :

$$\phi^e = \frac{1}{S_0} \int_0^t I(\tau) s(t - \tau) d\tau. \quad (\text{E.25})$$

Si on néglige les effets stochastiques et les effets de tension de surface (ce qui est raisonnable lorsque les rayons des noyaux sont grands), on a :

$$s(u) = \pi v^2 u^2. \quad (\text{E.26})$$

En considérant le taux de nucléation constant $I(\tau) = I$ au cours du temps, on a :

$$\phi^e = \frac{1}{S_0} \int_0^t I \pi v^2 u^2 du \quad (\text{E.27})$$

$$= \frac{\pi}{3S_0} I \pi v^2 t^3. \quad (\text{E.28})$$

La forme de la fonction donnant la proportion de l'espace occupé par la phase active est donc, selon le modèle d'Avrami, de la forme :

$$\phi = 1 - \exp(-Ct^3) \quad (\text{E.29})$$

Bibliographie

- [1] M.J. AVRAMI , 1939. *Kinetics of Phase Change. I General Theory. *Journal of Chemical Physics* 7 : 1103–1113.
- [2] N.BOCCARA, 1976. *Symétries brisées. Théorie des transitions avec paramètres d'ordre*. Hermann, Paris.
- [3] A. ONUKI, 2002. *Phase transition dynamics*. Cambridge University Press.
- [4] P.PAPON, J.LEBLOND et P.MEIJER, 2002. *Physique des transitions de phases, concepts et applications*. Dunod, Paris.

Annexe F

Layons savane–forêt au Congo

Les inventaires botaniques de cinq layons savane–forêt ont été analysés. En plus des layons YOLI et YOSI présentés page 118, trois layons furent inventoriés par Christian de Namur en 1997 et 2000, l’un sur le même site et les autres près du village de Kola. Les caractéristiques des layons sont résumées dans la table F.1.

| Layon | Site | Longueur | Nombre d’individus |
|-------|-------|-------------|--------------------|
| YOLI | Youbi | 3000 m^2 | 390 |
| YOLI2 | Youbi | 1400 m^2 | 180 |
| YOSI | Youbi | 6000 m^2 | 698 |
| KOLA1 | Kola | 2600 m^2 | 237 |
| KOLA2 | Kola | 2200 m^2 | 236 |
| Total | | 15200 m^2 | 1741 |

TAB. F.1 – Résumé des caractéristiques des cinq layons étudiés.

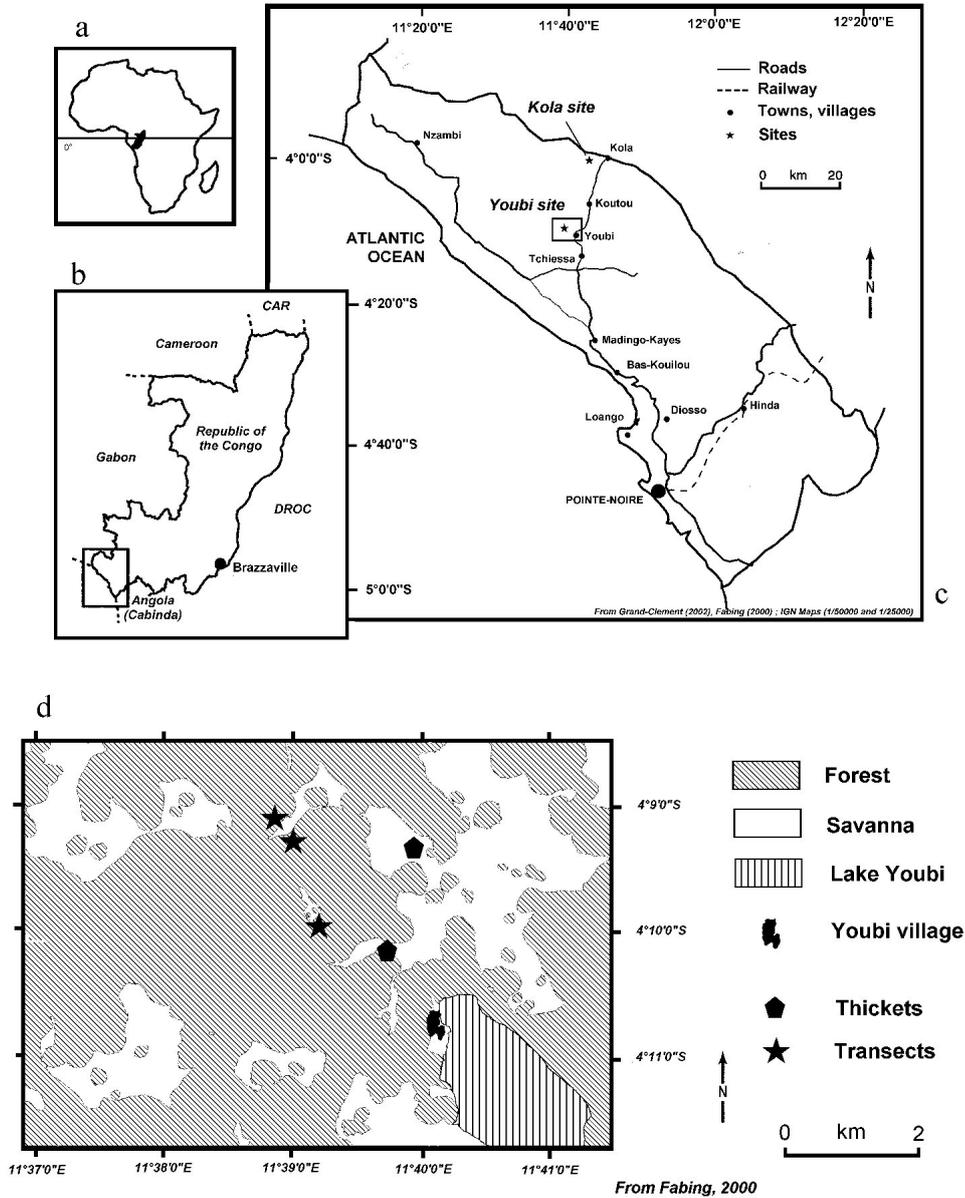


FIG. F.1 – Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais. (a) Localisation en Afrique. (b) Localisation au Congo. (c) Localisation des sites d'études dans la région du Kouilou au Congo-Brazzaville (d'après [56]). (d) Plan de la zone de Youbi.

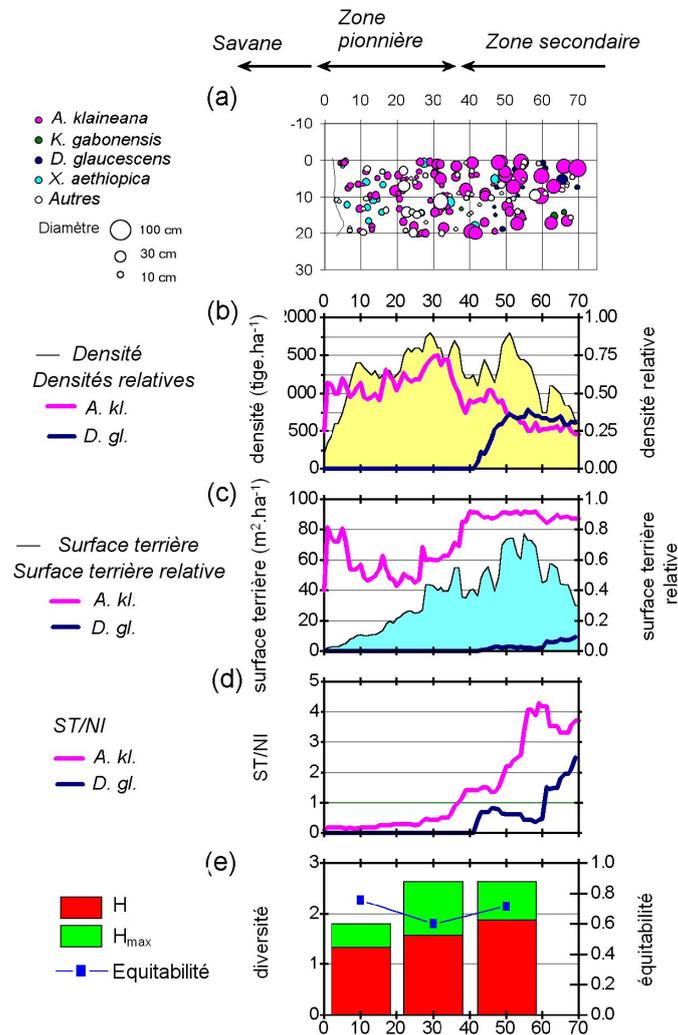


FIG. F.2 – Layon YOLI2. (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Klainedoxa gabonensis*, *Dichostemma glaucescens* et *Xylopia aethiopica* sont représentés en couleur. (b) Profil de LAI le long du layon central. (c) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative de *Aucoumea klaineana* (okoumé). (d) Surface terrière en m²/ha et surface terrière relative des okoumés. (e) Contribution des tiges à la surface terrière pour les okoumés. (f) Indice de diversité de Shannon et équitabilité.

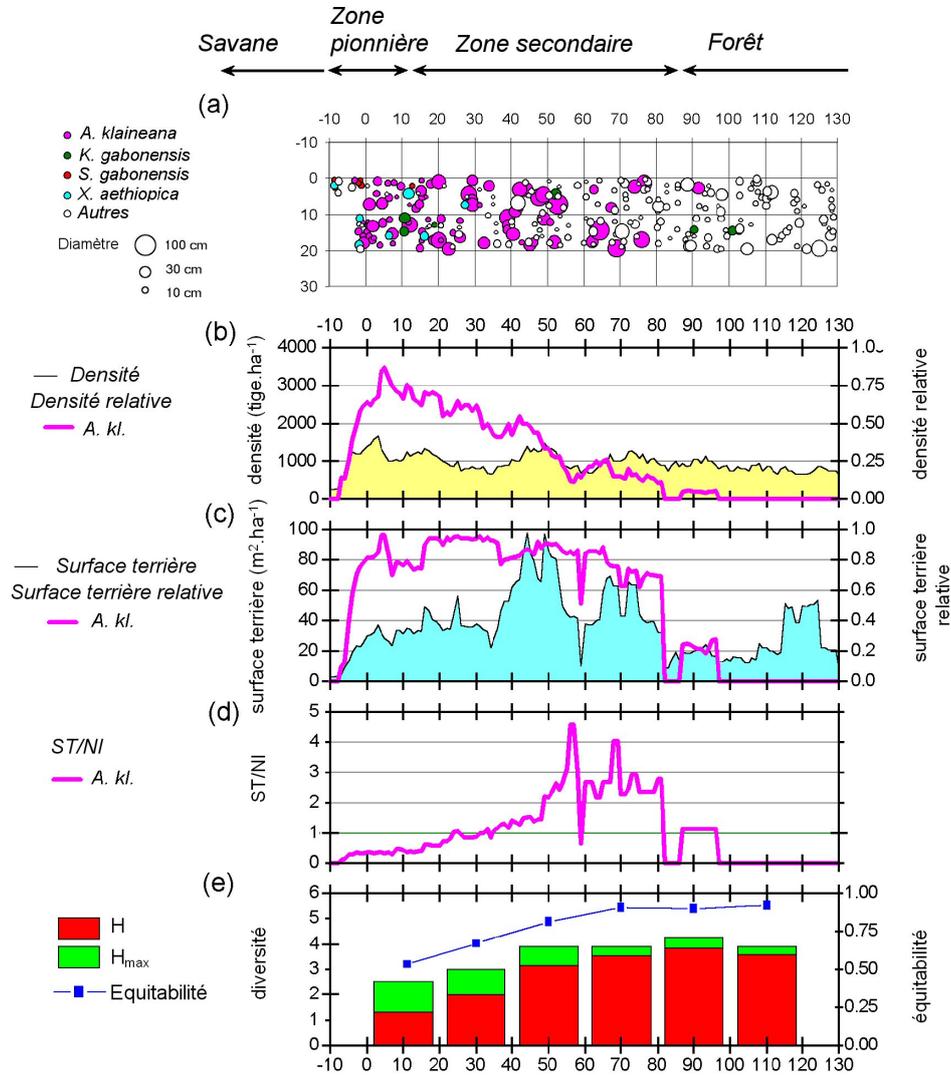


FIG. F.3 – Layon KOLA1. (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Klainedoxa gabonensis*, *Saccoglottis gabonensis* et *Xylopia aethiopica* sont représentés en couleur. (b) Profil de LAI le long du layon central. (c) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative de *Aucoumea klaineana* (okoumé). (d) Surface terrière en m^2/ha et surface terrière relative des okoumés. (e) Contribution des tiges à la surface terrière pour les okoumés. (f) Indice de diversité de Shannon et équitabilité.

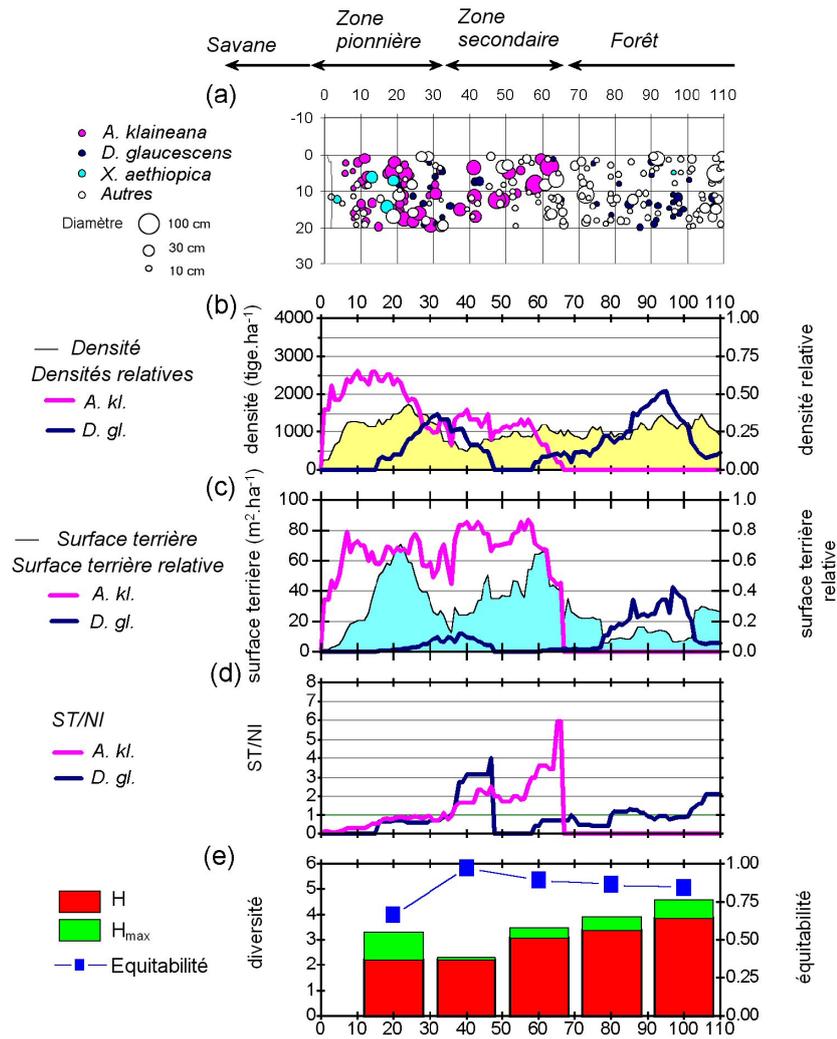


FIG. F.4 – Layon KOLA2. (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Saccoglottis gabonensis* et *Xylopia aethiopica* sont représentés en couleur. (b) Profil de LAI le long du layon central. (c) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative des espèces *Aucoumea klaineana* (okoumé). (d) Surface terre en m^2/ha et surface terre relative des okoumés. (e) Contribution des tiges à la surface terre pour les okoumés. (f) Indice de diversité de Shannon et équitabilité

Annexe G

Liste des taxons – Congo

La table suivante présente la liste des taxons identifiés lors des inventaires botaniques des cinq layons décrits dans l'annexe F. Les deux premières colonnes présentent le nom complet de l'espèce et sa famille. La colonne F décrit la forme de l'espèce. H : herbe, S : arbuste (shrub), T : arbre (tree), L : liane, P : palmier, SL : arbuste lianescent, HL : herbacée lianescente, ST : arbre ou arbuste. La colonne H représente l'habitat de l'espèce. S : savane, E : écotone, F : forêt, E/F : écotone (préférentiellement) ou forêt, F/E : forêt (préférentiellement) ou écotone. Les six dernières colonnes montrent dans quel layon les espèces ont été trouvées. C : espèce commune à tous les layons, YL : YOLI, Y2 : YOLI2, YS : YOSI, K1 : KOLA1, K2 : KOLA2.

| Espèce | Famille | F | H | C | Y1 | Y2 | YS | K1 | K2 |
|--|------------------|----|-----|---|----|----|----|----|----|
| <i>Annona senegalensis</i> Pers. | Annonaceae | S | S | • | | | | | |
| <i>Bridelia ferruginea</i> Benth. | Euphorbiaceae | S | S | • | | | | | |
| <i>Bulbostylis laniceps</i> C. B. Cl. | Cyperaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Ctenium newtonii</i> Hack. | Poaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Hyparrhenia diplandra</i> (Hack.) Stapf | Poaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Imperata cylindrica</i> (L.) P. Beauv. | Poaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Loudetia arundinacea</i> | Poaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Panicum maximum</i> Jacq. | Poaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Psorospermum febrifugum</i> Spach. | Hypericaceae | S | S | • | | | | | |
| <i>Rynchelytrum repens</i> | Poaceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Thomandersia butayei</i> De Wild. | Acanthaceae | S | S | • | | | | | |
| <i>Tristemma cf. hirtum</i> P. Beauv. | Melastomataceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Vernonia</i> sp. | Asteraceae | H | S | • | | | | | |
| <i>Aframomum</i> sp. | Zingiberaceae | H | E | • | | | | | |
| <i>Aframomum giganteum</i> (Oliv. Et Hanb.) K. Schum | Zingiberaceae | H | E | • | | | | | |
| <i>Agelaea</i> sp. | Connaraceae | L | E/F | • | | | | | |
| <i>Alchornea cordifolia</i> (Schum. et Thon.) Müll. Arg. | Euphorbiaceae | SL | E | • | | | | | |
| <i>Anthocleista schweinfurthii</i> Gilg | Loganiaceae | S | E | • | • | • | • | | |
| <i>Aucoumea klaineana</i> Pierre | Burseraceae | T | E/F | • | • | • | • | • | • |
| <i>Barteria fistulosa</i> (Mast.) Steuner | Passifloraceae | S | E/F | • | | | | • | • |
| <i>Barteria nigrifolia</i> Hook. f. | Passifloraceae | S | E/F | • | | | | | |
| <i>Bertiera racemosa</i> (G. Don.) K. Schum. | Rubiaceae | S | E | • | | | | | |
| <i>Caloncoba welwitschii</i> (Oliv.) Gilg | Flacourtiaceae | S | E | • | | | | | |
| <i>Canthium arnoldianum</i> Hepper | Rubiaceae | S | E | • | • | • | | | |
| <i>Cephaelis peduncularis</i> Salisb. | Rubiaceae | S | E | • | | | | | |
| <i>Chaetocarpus africanus</i> Pax | Euphorbiaceae | S | E/F | • | • | • | • | • | • |
| <i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. King et H. Robinson | Asteraceae | SL | E | • | | | | | |
| <i>Chrysobalanus icaco</i> L. | Chrysobalanaceae | ST | E/F | • | | | • | | |
| <i>Cnestis ferruginea</i> DC. | connaraceae | L | E | • | | | | | |
| <i>Cnestis</i> sp. | Connaraceae | L | E | • | | | | | |
| <i>Elaeis guineensis</i> Jacq. | Arecaceae | P | E | • | | | | | |
| <i>Harungana madagascariensis</i> Lam. ex Poit | Hypericaceae | S | E | • | | | | | |
| <i>Hymenocardia ulmoides</i> Oliv. | Euphorbiaceae | ST | E/F | • | • | • | • | | |
| <i>Landolphia owariensis</i> P. Beauv. | Apocynaceae | L | E | • | | | • | | |
| <i>Leptactina mannii</i> Hook. f. | Rubiaceae | S | E | • | | | | | |
| <i>Loranthaceae</i> sp. | Loranthaceae | P | E | • | | | | | |
| <i>Macaranga barteri</i> Müll. Arg. | Euphorbiaceae | S | E | • | | • | | | • |
| <i>Macaranga spinosa</i> Müll. Arg. | Euphorbiaceae | S | E | • | | • | | | |
| <i>Manotes longiflora</i> Bak. | Connaraceae | L | E | • | | | | | |
| <i>Maprounea membranacea</i> Pax et Hoffm. | Euphorbiaceae | S | E | • | • | • | • | • | |
| <i>Pavetta corymbosa</i> (DC.) F. N. Williams | Rubiaceae | S | E | • | | | • | • | |
| <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kühn | Pteridophyte | H | E | • | | | | | |

suite page suivante

| Espèce (suite) | Famille (suite) | F | H | C | Y1 | Y2 | YS | K1 | K2 |
|--|--------------------|----|-----|---|----|----|----|----|----|
| Rauvolfia vomitoria Afzel. | Apocynaceae | S | E | • | | | | | |
| Smilax kraussiana Meisn. | Smilacaceae | L | E | • | | | | | |
| Tetracera alnifolia Willd. | Dilleniaceae | L | E/F | • | | | | | |
| Tetracera potatoria Afzel. et Don | Dilleniaceae | L | E/F | • | | | | | |
| Thomandersia butayei De Wild. | Acanthaceae | S | E | | • | • | | | • |
| Uvaria sp. | Annonaceae | L | E/F | | | | | | |
| Xylopia aethiopica (Dunal) A. Rich. | Annonaceae | T | E | | • | • | • | • | • |
| Allanblackia floribunda Oliv. | Clusiaceae | T | F | | • | | | | |
| Allophyllus africanus P. Beauv. | sapindaceae | S | F/E | | • | | | | |
| Ancistrophyllum secundiflorum | Arecaceae | L | F/E | • | | | | | |
| Anonidium mannii (Oliv.) Engl. et Diels | Annonaceae | T | F | | | • | | | |
| Berlinia bracteosa Benth. | Caesalpiniaceae | T | F | | • | | | | • |
| Bertiera subsessilis Hiern | Rubiaceae | S | F | • | | | | | |
| Brenania brieyi (De Wild.) Petit | Rubiaceae | T | F | | • | | | | |
| Caloncoba glauca (P. Beauv.) Gilg | Flacourtiaceae | S | F | | | | | • | • |
| Carapa procerca DC. | Meliaceae | T | F | | • | • | | • | • |
| Celtis adolfi-friderici Engl. | Ulmaceae | T | F | | | | | • | • |
| Chytranthus sp. | Sapindaceae | S | F | | | | | | • |
| Cleistopholis patens (Benth.) Engl. Et Diels | Annonaceae | T | F | | | • | | | |
| Coelocaryon preussii Warb. | Myristicaceae | T | F | | • | • | | | |
| Combretum sp. | Combretaceae | L | F/E | • | | | | | |
| Coula edulis Baill. | Olacaceae | T | F | | • | • | | • | |
| Croton haumanianus J. Léonard | Euphorbiaceae | T | F/E | • | | | | | |
| Dacryodes edulis (G. Don) Lam. | Burseraceae | T | F | | | | | • | • |
| Dacryodes pubescens (Verm.) Lam. | Burseraceae | T | F | | | | | • | • |
| Dialium corbisieri Staner | Caesalpiniaceae | T | F | | | | | • | • |
| Dialium dinklagei Harms | Caesalpiniaceae | T | F | | • | • | | • | • |
| Dialium pachyphyllum Harms | Caesalpiniaceae | T | F | | • | • | | • | • |
| Dialium tessmannii Harms | Caesalpiniaceae | T | F | | | | | • | • |
| Dichostemma glaucescens Pierre | Euphorbiaceae | T | F | | | • | | • | • |
| Diospyros hoyleana F. White | Ebenaceae | S | F | | • | | | • | |
| Distemonanthus benthamianus Baill. | Caesalpiniaceae | T | F | | | • | | | |
| Enantia chlorantha Oliv. | Annonaceae | T | F | | • | | | | |
| Eremospatha cabrae De Wild. | Arecaceae | L | F/E | • | | | | | |
| Eriocoelum macrocarpum Gilg. | Sapindaceae | T | F | | | • | | | |
| Gambeya africana (Bak.) Pierre | Sapotaceae | T | F | | • | • | | | |
| Garcinia kola Heckel | Clusiaceae | S | F | | | | | • | |
| Guibourtia arnoldiana (De Wild. et Dur.) Léonard | Tiliaceae | T | F | | • | | • | • | • |
| Haumania liebrechtsiana (De Wild. et TH. Dur.) J. Léon. | Marantaceae | HL | F | • | | | | | |
| Heinsia crinita (Afzel) G. Tayl. | Rubiaceae | S | F | | • | | | | |
| Klainedoxa gabonensis Pierre | Irvingiaceae | T | F | | • | • | • | • | |
| Maesobotrya staudtii (Pax) Hutch. | Euphorbiaceae | S | F | • | | | | | |
| Manniophyton fulvum Müll. Arg. | Euphorbiaceae | L | F | • | | | | | |
| Maranthes glabra (Oliv.) Prance | Chrysobalanaceae | T | F | | • | | | | |
| Massularia acuminata (G. Don) Bull. ex Doyle | Rubiaceae | S | F | | | | | • | • |
| Monodora myristica (Gaertn.) Dunal | Annonaceae | T | F | | | | | | • |
| Menispermaceae sp | Menispermaceae | L | F | | • | | | | |
| Ongokea gore Pierre | Olacaceae | T | F | | | | | | • |
| Ouratea sp. | Ochnaceae | S | F/E | | | | | • | |
| Pachypodanthium staudtii Engl. Et Diels | Annonaceae | T | F | | | | | • | • |
| Panda oleosa Pierre | Pandaceae | T | F | | • | | | | |
| Pausinystalia johimbe (K. Schum.) Pierre ex Dup. et B. | Rubiaceae | T | F | | • | • | | • | • |
| Pentaclethra eetveldeana De Wild. et Th. Dur. | Mimosaceae | T | F/E | | | | | | • |
| Petersianthus macrocarpus (P. Beauv.) Liben | Lecythidaceae | T | F/E | | • | | | | |
| Piptadeniastrum africanum (Hook. F.) Bren. | Mimosaceae | T | F | | | | | | • |
| Plagiostyles africana (Müll. Arg.) Prain | Euphorbiaceae | T | F | | • | | | | |
| Polyalthia suaveolens Engl. et Diels | Annonaceae | T | F | | | | | • | • |
| Psychotria sp. | Rubiaceae | S | F | • | | | | | |
| Sacoglottis gabonensis (Baill.) Urb. | Humiriaceae | T | F | | • | | • | • | |
| Santiria trimera (Oliv.) Aubr. | Burseraceae | T | F | | • | | | • | • |
| Sorindeia juglandifolia Engl. | Anacardiaceae | S | F | | • | • | | | |
| Staudtia gabonensis Warb. | Myristicaceae | T | F | | • | | | • | |
| Strombosia grandifolia Hook. F. | Olacaceae | T | F | | | • | | | |
| Strombosia pustulata Oliv. | Olacaceae | T | F | | | | | • | |
| Symphonia globulifera L. | Clusiaceae | T | F | | | | • | • | |
| Synsepalum dulcificum (Schumm.) Baill. | Sapotaceae | S | F | | • | | | • | • |
| Tiliaceae sp. | Tiliaceae | S | F | | • | | | | |
| Treculia acuminata Baill. | Moraceae | S | F | | | | | • | • |
| Treculia africana Decne | Moraceae | S | F | | | | | • | • |
| Trichilia sp. | Meliaceae | T | F | | | • | • | • | • |
| Trichoscypha acuminata Engl. | Anacardiaceae | T | F | | • | • | | • | • |
| Uapaca guineensis Müll. Arg. | Euphorbiaceae | T | F | | | • | | • | • |
| Vitex pachyphylla Bak. | Verbenaceae | T | F | | • | | • | • | |
| Voacanga cf. bracteata Stapf. | Apocynaceae | S | F | | • | | | | |
| Xylopia hypolampra Milbr. | Annonaceae | T | F | | • | • | | • | • |
| Xylopia pynaertii De Wild. | Annonaceae | T | F | | | | | • | • |
| Xylopia sp. | Annonaceae | T | F | | | | | • | |

Résumé

L'objectif de cette thèse est de montrer sur deux exemples l'intérêt des outils et des méthodes de la physique pour comprendre les systèmes écologiques.

Le premier exemple concerne l'évolution des lisières entre les forêts tropicales humides et les savanes périforestières. Le modèle FORSAT est un automate cellulaire stochastique qui intègre les deux processus principaux qui déterminent la dynamique de la végétation : le cycle de succession (installation d'espèces pionnières de la forêt en savane) et les feux courants de savanes, d'origine principalement anthropique. L'étude du comportement émergent du modèle met en évidence une transition entre une phase savane et une phase forêt, sous l'influence de deux types de paramètres de contrôle : un facteur environnemental, qui représente la facilité d'installation des espèces forestières en savane sous l'effet combiné du climat et de la fertilité du sol, et un facteur anthropique : la fréquence des feux. L'augmentation de la fréquence de feux a deux effets : elle déplace la valeur critique du facteur environnemental vers des conditions plus favorables et provoque un changement de l'ordre de la transition qui de continue devient discontinue. Le modèle FORSAT et son analyse fournissent un cadre simple pour interpréter les répartitions actuelles des forêts tropicales humides et leur dynamique passée ainsi que les résultats d'une étude de terrain menée dans la mosaïque forêt-savane du littoral Congolais (région du Kouilou).

Le deuxième exemple concerne la dynamique d'une épidémie urbaine de dengue, une maladie tropicale transmise par des moustiques domestiques. La modélisation fait intervenir trois points la gravité de la maladie (il existe quatre formes de dengue, dont les facteurs sont encore discutés), la dynamique d'une épidémie dans une population homogène puis hétérogène.

Mots-clés: modèles d'écosystèmes, contact forêt-savane, feux, propagation d'épidémies, dengue

Abstract

This thesis emphasises the interest of models and methods initially developed in physics to study ecological systems with two examples.

The first one concerns the dynamic of the interface between humid tropical forests and peri-forest savannas. FORSAT is a stochastic cellular automata modelling the two key processes sustaining the vegetation dynamics : the succession cycle (pioneer forest species installation in savannas) and man-induced savanna fires. The analysis of the model indicates that forest and savanna can be interpreted as two phases of a same system and that a phase transition occurs, the control parameters of which are an environmental factor (representing the ability for forest species to grow in savanna, influenced by climate of soil fertility) and an anthropic factor : the frequency of savanna fires. Increasing fire frequency induces two effects : the critical value of the environmental factor increases as well (the more recurrent fires are, the more favourable environmental conditions must be to sustain forest) and the transition that is of second order or rare fires becomes of first order for regular fires. The FORSAT model is a simple framework in which can be interpreted the humid tropical forest present repartition and their past dynamics as well as the results of a field study led in the forest savanna mosaic in the coastal Congo (Kouilou district).

The second example concerns the dynamics of an urban dengue epidemic. Dengue is a tropical human infectious disease transmitted by domestic mosquitoes. The modelling effort includes three components : the disease severity (there are four stages of dengue and the way the factors interact to start one of them are still under debate), the dynamics of an epidemic in a homogeneous population and finally in a heterogeneous one.

Keywords: ecosystem modelling, forest-savanna interface, fires, epidemic propagations, dengue