

ANNEXE C :

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR L'INTERFACE ÉCOLOGIE-MATHÉMATIQUES

Pratique et limitations de l'emploi des mathématiques dans l'analyse des écosystèmes

L'utilisation des mathématiques et de l'informatique dans le but de formaliser, modéliser, et explorer les propriétés des systèmes et sous-systèmes écologiques, est ancienne. Citons le travail fondateur de Volterra (1931)¹ sur la « Théorie mathématique de la lutte pour la vie », qu'ont suivi un nombre considérables d'écrits, abordant de nombreux problèmes quantitatifs touchant les populations vivantes. Périodiquement, le point de ces applications est fait lors de congrès, dans des ouvrages de synthèse et dans numéros spéciaux de revues. Citons, pour se limiter aux trente dernières années, les ouvrages-clés de Maynard-Smith (1975), Pielou (1977), Halfon (1979), May edit. (1981), Levin & Hallam edit. (1984), Ulanowicz & Platt edit. (1985), Wolff *et al.* edit. (1988), Jørgensen (1988), Yodzis (1989), Jørgensen (1992), Müller *et al.* (1992), Coquillard & Hill (1997), Shugart (1998), Henry (2001)¹... Nous en résumons les points essentiels dans ce papier, **Annexe C** de l'ouvrage *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*, troisième édition (Dunod edit., 2004).

Les mathématiques et le calcul informatique sont employées en écologie en fonction de trois types de démarches : (i) la *statistique* et l'*analyse des données* portant sur des valeurs observées ; (ii) la *modélisation informatique*, qui tente de rendre compte de ces valeurs à partir d'hypothèses structurales et numériques concernant le système ; (iii) l'expression mathématique de *théories*. Néanmoins, dans presque chaque cas, les trois démarches sont associées, voire articulées entre elles. Ainsi :

¹ La liste de références bibliographiques citées à la fin de cet article exclut les références déjà citées dans la bibliographie générale, en ligne sur ce même site, de l'ouvrage cité, à laquelle on, devra se reporter.

- Les hypothèses et les théories cherchent à « expliquer » des faits attestés par l'observation. Cependant tous les plans d'expérience ou d'observation, toutes les descriptions interprétées, sont orientés par des hypothèses ou des théories préalables, parfois sous-entendus. En d'autres termes aucune observation n'est « purement empirique » : il n'y a pas de « fait pur ».

- La modélisation et la simulation informatiques partent de l'expression mathématique d'hypothèses *a priori* explicatives, reflets d'une vision préalable des phénomènes et de divers *paradigmes* au sens de Kuhn. Elles explorent ensuite les conséquences logiques, numériques, géométriques etc., de ces hypothèses.

- La formalisation d'une théorie permet les mêmes explorations logico-mathématiques que la modélisation. Cependant elle n'est pas toujours possible ; en effet, les mathématiques actuelles ne permettent pas d'exprimer certains concepts pouvant découler d'une analyse intuitive des écosystèmes – ensembles hautement *complexes*². De plus, même quand la théorie est parfaitement formalisée dans son principe, il est parfois impossible d'en *déduire* certaines conséquences ou implications à long terme. Par exemple, des *systèmes dynamiques* parfaitement exprimés peuvent ne pas avoir de solution mathématique explicite. La simulation informatique permet alors d'outrepasser ce handicap, prenant ainsi l'aspect d'une véritable « mathématique empirique » ou « mathématique expérimentale ». L'exemple typique en est donné par les dynamiques chaotiques, (cf. **Annexe B** ci-dessus), dont les simulations font émerger « expérimentalement » des propriétés d'attracteurs dits *étranges* – propriétés encore le plus souvent non démontrées.

- L'analyse des données (voir par exemple Jøngman *et al.*, 1995 ; Legendre & Legendre, 1987, 1998) est, dans son application à l'écologie, purement descriptive. Elle exprime des structures observées, indépendamment de leurs « explications » éventuelles. Ainsi se présentent la recherche d'axes principaux d'un ensemble de facteurs – axes *potentiellement explicatifs*, mais au terme d'une réflexion ultérieure – ou la recherche des périodicités principales (ou modes) d'une série de données se succédant dans l'espace ou dans le temps. Par ailleurs ces analyses sont, en l'état actuel, limitées par leur caractère *linéaire* au sens mathématique.

² On ne confondra pas (voir par exemple Le Moigne, 1993, p. 11, et Ricard, 2003) *complication* et *complexité*.

Un système *compliqué* est fait d'un grand nombre d'éléments semblables, interagissant de façon simple, et dont le comportement global est *statistique*. On peut l'étudier et le comprendre en le simplifiant (au moins conceptuellement).

Un système *complexe* est fait de nombreux éléments à propriétés variées et complémentaires, acteurs d'un système d'interactions dont résultent des propriétés globales non accessibles par simple statistique. Ces propriétés, dites *émérgentes*, sont éventuellement reproductibles grâce à une simulation informatique tentant de reproduire l'*organisation* du système. Si on simplifie un tel système on le mutile, et on détruit son intelligibilité.

Notons que modélisation et théorisation peuvent également n'être que descriptives, à l'instar de la statistique usuelle. Cette dernière, toutefois, permet en outre de tester des hypothèses préalables (cf. Frontier *et al.*, 2001) ... touchant des données qui souvent ont été rassemblées selon un plan d'expérience ou d'observations suggéré par les mêmes hypothèses – donc biaisé ! Par exemple, convaincus qu'un phénomène est périodique, nous récolterons des données régulièrement espacées, à partir desquelles nous recherchons les périodes principales (cf. Frontier edit., 1983).

Mathématiques déductives et modélisation informatique sont, de nos jours, étroitement associées. Cependant la seconde pratique découle d'une déception intellectuelle. En effet, bien que l'informatique théorique ouvre des portes dans le domaine de la logique explicative, pratiquement on recherchera des modèles lorsque la théorie mathématique n'est pas assez puissante pour rendre compte du phénomène, ou bien est trop lourde à manipuler sans informatique. Les modèles permettent alors (quand ils sont bons !) :

(a) de **décrire** (comme une carte géographique décrit un pays : une carte est déjà un *modèle*) ;

(b) de **prévoir** (ce qui satisfera amplement les utilisateurs attachés à gérer les écosystèmes en fonction des besoins de l'Homme, aux échelles spatio-temporelles de son activité) ;

(c) d'**expliquer** : un phénomène est réputé « expliqué » quand le calcul a prouvé que, certaines prémisses une fois admises, le résultat ne pouvait être autre que celui observé. D'un calcul long, nous pouvons parfois saisir par intuition chaque étape séparément, sans pour autant que l'issue finale (bien « expliquée » par la simulation) d'un *grand nombre* d'étapes s'impose à notre esprit ;

(d) mais non forcément de **comprendre** – au sens où les propriétés observées nous paraîtraient évidentes suite à une dynamique que notre esprit pourrait (dans son détail comme dans sa globalité) « saisir ».

Au total, un processus complexe est réputé « expliqué » si une simulation fondée sur certaines hypothèses (plausibles et à vocation explicative) *en rend compte*, c'est-à-dire en établit la nécessité mathématique ... *sans pour autant le faire* « comprendre ». On pourrait dire que le résultat final, suite à des prémisses correctes et à une simulation satisfaisante, est « compris par procuration » ou « compris artificiellement », exprimant ainsi que la modélisation le reproduit, alors que notre esprit n'en conçoit pas l'évidence.

Il arrive que, suite à une recherche théorique, le résultat d'une simulation se trouve en outre *démontré*. Il peut alors n'être pas encore « compris » pour la plupart des utilisateurs, qui n'en gagnent aucune évidence personnelle ... mais font confiance aux théoriciens. En ce cas, par pur consensus social, le phénomène « expliqué » est, de surcroît, réputé « compris » ;

(e) d'*expérimenter* sur la base de la simulation. Faisant varier les prémisses (à savoir l'architecture du modèle, les valeurs des coefficients, les conditions aux limites etc.), on constate des modifications dans la description et la prévision simulées, qui permettront de mieux expliquer (sinon comprendre !) le phénomène réel.

La démarche permet alors parfois de saisir l'importance et l'influence de différents processus composants. Elle peut conduire à une nouvelle analyse des facteurs pilotant le système.

Les formalisations habituellement utilisées en écologie (fondamentale ou appliquée) sont de trois sortes. Elles peuvent correspondre à :

(A) De simples *descriptions formalisées*. Ainsi,

- Un système d'interactions peut être représenté par un graphe en réseau (représentant le système à *une certaine échelle spatio-temporelle* – ce dernier concept recouvrant à la fois son *l'extension* ou *emprise* spatio-temporelle et la *résolution*, ou *grain* de la description (cf. Legendre & Legendre, 1998). Sa représentation est en général bidimensionnelle, bien que l'existence fréquente d'intersections non fonctionnelles de traits justifierait une représentation dans plus de deux dimensions – comme dans un réseau électrique dont les fils se croisent sans interférer.

Cette représentation graphico-conceptuelle est d'abord qualitative. Par exemple, un réseau trophique, avant même qu'il soit quantifié par des variables décrivant des flux, des stocks et des taux de transferts, peut être l'objet de raisonnements topologiques relevant de la *théorie des graphes* et pouvant révéler tantôt des nécessités, tantôt des impossibilités "logiques". Voir par exemple Lewis (1977) et Jørgensen (1992).

- Un schéma d'occupation de l'espace physique par la biomasse décrit souvent des « taches » (ou *patches*) emboîtées. Les *théories des fractales* et *des multifractales* en fournissent un cadre géométrique de plus en plus évoqué aujourd'hui, surtout en raison du caractère multi-échelle de cette occupation (cf. note 4).

- Un schéma de diversité taxonomique peut être synthétisé par divers descripteurs (voir § 7.2 du livre), comme le nombre d'espèces présentes – indicateur le plus fruste, ou des indicateurs plus élaborés tels que les *indices de diversité* de Shannon (H), ou de régularité (*evenness*) de Pielou ($R = H/H_{\max}$) ; enfin des *distribution d'espèces* (graphes rendant compte de la ventilation des espèces en classes d'abondance), justiciables de diverses formulations mathématiques³ : voir

³ Dont des "explications" ne sont pas toujours proposées, ou bien sont peu réalistes.

Frontier (1985), Hughes (1986), Gray (1987), Barangé & Campos (1991), Tokeshi (1993), et dans ce livre, § 7.2.3.

Toutes ces descriptions sont *potentiellement* **multi-échelles** et **multi-hiérarchiques**, en conformité avec notre expérience des communautés vivantes. Malheureusement cette multiplicité d'échelles est actuellement impossible à exprimer sous forme mathématique – sauf à introduire délibérément un petit nombre de niveaux hiérarchiques *discrets*, articulés au moyen (par exemple) d'emboîtements de matrices (Auger, 1989), mais qui ne prendront jamais en compte le caractère pratiquement continu de la hiérarchie, non plus que son enchevêtrement⁴.

Aussi élaborées qu'elles soient, de telles descriptions ne sont guère explicatives : décrivant une structure, elles ne disent rien de sa genèse, ni d'un mécanisme les rendant mathématiquement nécessaires. Certaines, toutefois, recherchent une cohérence et une « légitimité » dans des *théories explicatives*, quelquefois recherchées auprès d'autres disciplines scientifiques. Ainsi, la mesure de la diversité spécifique par l'indice de Shannon tire sa pertinence de la *théorie de l'information* ; n'effet, l'indice de Shannon H représente (changé de signe) précisément l'*entropie d'une description*, celle de la communauté échantillonnée, identifiée par la liste quantifiée des espèces qui la composent. Bien que de nombreuses corrélations aient été trouvées entre la valeur de H et certaines caractéristiques globales de la communauté (sa robustesse, son stade d'évolution, son niveau de perturbation etc. : voir Chap. 9 du livre, et § **C2** ci-après), la relation entre cette mesure

⁴ Exemple de réseau trophique *multi-échelle* : une végétation est sensible aux variations locales des caractéristiques du sol. Une population de phytophages, pouvant se déplacer un peu, est sensible aux caractéristiques moyennes de la végétation sur son aire de déplacement. Un prédateur de ces phytophages peut avoir un grand rayon d'action, et rencontrer tour à tour chacune de ses populations de proies potentielles. A ma connaissance, aucun modèle mathématique général d'un tel réseau multi-échelle n'a encore été proposé. Tout au plus se fixe-t-on, par exemple, une extension spatiale correspondant à la population des proies qui s'y meuvent, et alors la rencontre avec le prédateur y est vue comme une interaction sporadique du système avec un élément de son environnement biotique. Ou bien le domaine ciblé correspond à l'aire de déplacement du prédateur, et celui-ci ne sera sensible qu'à la densité *moyenne* de proies sur cette aire. Mais si le système est fait – comme c'est le cas général – de diverses végétations, abritant diverses espèces de phytophages et de prédateurs, chacune avec ses échelles d'extension et d'activité particulières (pouvant de surcroît changer en fonction de l'état de richesse ou d'épuisement de la ressource), alors la multiplicité d'échelles fonctionnelles décrit pratiquement un *continuum*, et la modélisation devient inextricable.

De façon plus générale, alors que l'hétérogénéité **de l'environnement** (physique comme biotique) de n'importe quel sous-système est fondamentale dans son fonctionnement, aucun modèle mathématique ou informatique suffisamment multi-hiérarchisé n'est actuellement disponible. L'étude des **transferts d'échelles** se fait actuellement en choisissant quelques niveaux discrets – disposition purement épistémique et non ontologique (Mullon édit., 1991). Il semble toutefois que certaines théories mathématiques récentes portent en elles l'espoir de formaliser certains transferts d'échelle : cf. Frontier (1991) et note 8 de ce texte.

d'informationentropie, et les performances d'une organisation d'écosystème, est loin d'être complètement élucidée⁵.

(B) Des tentatives d'explications non complexes de dynamiques complexes.

Il s'agit d'exprimer dans une théorie, ou bien de simuler par voie informatique, un système d'interactions évoluant sous l'effet de « *forces* » (en grec *dyn*) , en d'autres termes de *causes* (internes ou externes) formalisables.

(B1) Natures des dynamiques. Les dynamiques considérées sont de nature

- (i) soit physique (principes de conservation de l'énergie et d'augmentation de l'entropie le long des flux écologiques),
- (ii) soit chimique (principe de conservation de la matière),
- (iii) soit démographique (principe de conservation de l'espèce, en dépit du fait que les flux démographiques sont non-conservatifs en raison des apparitions/disparitions d'individus dans la même population).

Concernant les applications (i) et (ii) : les dynamiques écologiques sont bien souvent contraintes par des lois de la physique et de la chimie – dont les théories, déjà mathématisées, contribuent largement à l'interface écologie/mathématiques. Il en est ainsi des lois de la diffusion physique, de la turbulence hydrodynamique, de la thermodynamique (particulièrement celle des *systèmes dissipatifs* : voir par exemple Johnson, 1990, 1995), du processus de *photosynthèse*, etc. Se référer aux exposés classiques de Campbell (1977), Morowitz (1968), et à ceux plus récents de Gates (1980, 1985), Okubo (1980), Lesieur (1994), Jupin & Lamant (1999)... Des approches pionnières appliquent la thermodynamique aux réseaux de transferts d'énergie, avec émergence de fonctions particulières (cf. § C2 ci-après). Notons également, parmi les contraintes de nature physique, celles issues de *l'analyse dimensionnelle* (voir exemples écologiques dans Legendre & Legendre, 1998).

L'application (iii) a suscité l'énorme masse de travaux regroupés sous le nom de *dynamique des populations* : cf. par exemple synthèses de May edit. (1981), Jeffries (1989),

⁵ Tout autant s'il s'agit d' « expliquer » les performances du système par sa diversité de composition, ou réciproquement la genèse de cette dernière par la nature et l'évolution du système.

Les descriptions de communautés par des « distributions d'espèces » semblent les plus prometteuses à cet égard (voir ci-dessus en **Annexe A** : § 5).

Yodzis (1989), Hastings (1997), Caswell (2001), Turchin (2003)... On établit des équations ou systèmes d'équations reliant un ensemble de variables d'état, caractérisant :

- soit des *populations* : on traite alors de la dynamique d'une espèce unique, dont les représentants, dispersés dans une région donnée, se reproduisent entre eux, croissent individuellement, en même temps disparaissent par mortalité, se concurrencent, parfois pratiquent le cannibalisme (ce qui complique le modèle) ;
- soit des *métapopulations* si l'espèce est divisée en populations spatialement séparées, qui échangent régulièrement ou sporadiquement des individus (cf. Hanski, 1999) ;
- soit des *communautés*, ou ensembles populations de plusieurs espèces interactives.

Ces dynamiques sont fondées sur une simplification drastique de la réalité. En général, toutes les variables d'état et de flux introduites dans le modèle caractérisent « globalement » (c'est-à-dire sous la forme soit d'une *totalité*, soit d'une *moyenne*) la population ou chacune de ses parties – sans intervention de la structure spatiale de chacune d'elles, qui peut pourtant influencer, par exemple, sur les taux de rencontres inter-individuels, et par suite sur la dynamique globale.

Les modèles sont quelquefois améliorés : *spatialisés* (division de l'espace de répartition en un petit nombre de domaines discrets, avec échanges entre domaines) et/ou *bruités* (intervention d'une variabilité aléatoire). Avant même que le modèle soit devenu compliqué, l'informatique est nécessaire : voir ci-après à propos des « modèles à compartiments ».

Signalons enfin que Kerner avait, dès 1957 et 1959, proposé une approche globale des dynamiques multispécifiques par la *mécanique statistique*. Il semble que cette tentative ait été peu suivie (voir cependant Wright *et al.*, 1993, dans leur explication de la diversité spécifique), bien que l'aspect théorique en ait été évoqué plusieurs fois dans la littérature : Maynard-Smith (1975), Fasham (pages 79-91 in Platt *et al.*, 1981), Trainor (1985).

(B2) Les explications les plus simples de systèmes tant soit peu « compliqués » (cf. note 2) sont recherchées en établissant des **modèles à compartiments**.

Les « compartiments » sont des parties matérielles selon lesquelles on décompose le système, à un stade donné de sa conceptualisation. On veut ignorer leur structure interne, ce qui revient à les considérer comme homogènes, tant spatialement qu'en composition – à une micro-variabilité aléatoire près. Ils sont reliés entre eux par des flux globaux de la grandeur (conservative ou non) dont on veut modéliser la dynamique. Voir par exemple Platt *et al.* (1981).

Cette procédure implique, cela va sans dire, une très grande *simplification* du système représenté, qui cesse d'être « complexe », tout en restant « compliqué » (note 2) si le nombre de compartiments et de flux reste grand. Chaque compartiment est caractérisé par les valeurs prises à chaque instant par ses *variables d'état* – variables ne pouvant représenter que des quantités totales

ou moyennes, puisque le compartiment est réputé homogène, sa structure intime restant ignorée. Le graphe du système (caractère *qualitatif*, pouvant être soumis à des contraintes topologiques : voir plus haut) est considéré comme donné. L'intensité, et parfois le sens, de chaque flux dépendent des valeurs prises par les variables d'état dans les compartiments interconnectés – les liaisons étant décrites par des équations établies antérieurement, ou supposées. Graphe et équations constituent les hypothèses à tester. Le système aura été de cette façon, après validation, « mis en équations » pour employer la formule médiatique.

Deux types d'équations sont employées : des équations différentielles ou intégral-différentielles pour les modèles à temps continu ; des équations de récurrence pour les modèles à temps discret. Elles sont, dans le cas général, non linéaires (la linéarité étant exceptionnelle, ou constituant une approximation très locale). L'ensemble d'équations simultanées est appelé un *système dynamique*. Sa solution calculée ou simulée (des conditions initiales étant posées) est la *trajectoire* du système, ou ensemble des valeurs prises par les variables d'état aux instants successifs. Elle n'est en général pas explicitable sous forme d'une équation de courbe : on y accède donc par une simulation informatique à pas de temps discrets – le cas « continu » étant approché par l'emploi d'un pas de temps suffisamment petit.

En général, les résultats recherchés concernent le « comportement » du système sous différentes hypothèses (différentes conditions initiales ou conditions aux limites ; différentes valeurs des coefficients de transfert ; ou même différentes formes d'équations de transfert, etc.). On pourra rechercher, en fonction des options choisies, des types d'états d'équilibre (équilibres ponctuels, périodiques, multiples ...), des conditions de stabilité de ces équilibres et, plus généralement, les caractères géométriques, dans l'espace de phases, des *attracteurs* de la dynamique. Celle-ci est éventuellement (et même souvent, si les relations entre variables sont majoritairement non-linéaires) de nature *chaotique* : voir par exemple Yodzis (1989), Vincent *et al.* edit. (1990), Becker & Dörfler (1989), Turchin (2003), et **Annexe B** ci-dessus.

(B3) Pertinence et limitations des modèles.

(a) On doit d'abord rester conscient qu'**on explore les propriétés du modèle, et non celles du système réel**. Si les résultats obtenus coïncident de manière satisfaisante avec les observations, on en conclut que les hypothèses de départ (concernant à la fois la topologie du réseau et les équations des flux) sont acceptables, et semblent rendre compte du déroulement de la réalité – en d'autres termes, rendent ce déroulement *réel* logiquement et mathématiquement *nécessaire*, au vu des hypothèses faites.

Cela dit, comme exposé plus haut, la dynamique analysée peut être ainsi « expliquée » (et les hypothèses explicatives être « validées ») ... mais le phénomène réel n'est pas pour autant

« compris », puisqu'il faut une simulation informatique pour le reconstituer – l'esprit humain étant impuissant à saisir, avec ses seules capacités, l'issue d'un très grand nombre d'itérations de processus, même « localement simples ». Privé d'informatique, notre esprit n'aurait accès (et n'a eu longtemps accès dans le passé) qu'à ce qui lui est intuitif ... à savoir peu de choses !

(b) En outre, la modélisation ainsi décrite comporte des **défauts** non négligeables, imposés par sa faisabilité. En particulier :

- elle porte sur une vision mono-échelle des phénomènes – sauf à tourner la difficulté en articulant plusieurs modèles mono-échelle ... mais en général pas plus de deux ou trois ! alors que le phénomène réel intéresse toujours simultanément de nombreuses échelles spatio-temporelles et de complexité. De plus, les mécanismes relevant des différentes échelles interagissent entre eux, et de façon souvent non anodine ni triviale ;

- des échelles d'observation⁶ étant fixées (et notamment des *résolutions*), chaque compartiment est, nous l'avons dit, considéré comme homogène et sans structure. Son environnement, même s'il est partitionné en quelques sous-domaines (généralement pas plus de deux ou trois, eux aussi), est considéré aussi comme homogène à l'intérieur de chaque sous-domaine.

Par exemple, analysant un écosystème aquatique, on estimera que chaque couche d'eau discernée est, quant à elle, intimement homogénéisée comme par un « agitateur » mystérieux⁷, autorisant une dynamique du même type que celles des réactions chimiques expérimentales (rappelons que l'*agitateur* est le premier instrument du chimiste !). Tout au plus peut-on introduire des gradients continus, mais surtout pas une hétérogénéité fine, surtout pas aléatoire, et ne comportant surtout pas une série de « grains » emboîtés, ce qui rendrait le modèle inextricable⁸.

⁶ Echelles non seulement spatio-temporelles, mais également fonctionnelles : on choisira par exemple de considérer globalement les compartiments des "producteurs primaires", des "brouteurs d'une certaine classe de tailles", des "bactéries anaérobies" etc.. (résolution grossière), ou bien, au contraire, les espèces individuelles, ou même leurs classes de tailles et/ou d'âges (résolution fine).

⁷ Un mélange mécanique, tel que l'agitation due au vent, est très loin de donner (sauf à très long terme) un fluide homogène : la turbulence et la microturbulence ont une structure fractale, dont le rôle *fonctionnel* est de plus en plus admis.

⁸ L'émergence récente, rendue possible par les progrès de l'informatique, de modèles lourds dits *orientés-objets* (*individual-based models*) parfois associés aux *automates cellulaires*, est en passe de changer la situation. Ces modèles partent d'un canevas spatial pré-imposé et simulent les comportements d'entités individuelles interactives : cf. Huston *et al.* (1988), Hogeweg (1988), De Angelis & Gross (1992), Caswell & Etter (1993), Shugart (1998), Mc Glade edit. (1999), Flierl *et al.*, (1999), Johnson (2002) – en utilisant des démarches de type « vie artificielle » (Heudin, 1994 ; Rennart, 2002).

Dans la réalité, le milieu est toujours hétérogène, et occupé de façon hétérogène (et en partie aléatoire) par la biomasse ; en outre, les interactions ressenties au niveau d'un individu sont intermittentes. Et tout cela, à toutes les échelles d'observation emboîtées.

Micro-hétérogénéité et micro-intermittence, loin d'être marginales, sont fondamentales dans le fonctionnement des systèmes réels, comme le démontrent des travaux récents (voir par exemple travaux de Seuront *et al.* sur l'effet de la micro-turbulence dans les écosystèmes aquatiques, ainsi que tout ce qui a été écrit sur la **Patch dynamics** depuis Levin *et al.* edit., 1993). Introduire une valeur unique (qu'elle soit *moyenne* ou *totale*, intégrée sur le domaine) d'une variable d'état élimine ainsi de l'« explication » cette hétérogénéité et cette intermittence, laissant inexplicables certaines propriétés, parfois importantes, du système.

La mathématisation de l'hétérogénéité et/ou de l'intermittence n'implique pas, bien sûr, de simuler le moindre détail. Mais on peut caractériser globalement ces propriétés grâce aux outils, de plus en plus utilisés en science, que sont les *fractales* et les *multifractales* : voir par exemple Frontier, (1987), Sugihara & May (1990), Milne *et al.* (1992), Jonhson & Milne (1992), Hastings & Sugihara (1993), et **Annexe A** ci-dessus). Ces outils permettent de rendre compte, par exemple, des fréquences de rencontre entre producteurs primaires et micro-*patches* de nutriments, ou entre proies et prédateurs, et de recalculer des performances que l'on croyait avoir bien comprises (tel que le potentiel productif « moyen » d'une masse d'eau hétérogène – qui n'est nullement la moyenne des potentiels productifs ponctuels !). Les schémas fonctionnels obtenus sont là encore holistes, mais mieux décrits qu'auparavant, car tenant compte de l'effet des microstructures et des structures multi-échelles que ne capturaient pas les modèles classiques.

(C) Des théories.

Certains des modèles évoqués dans ce qui précède tentent de saisir l'ensemble d'un réseau d'interactions. Ce faisant, ils procèdent d'une démarche à la fois

- *réductionniste* (par exemple, réduction d'un écosystème à un réseau trophique ou à un réseau de circulation d'énergie)

- et *holiste* (chaque compartiment et chaque flux est considéré globalement, comme s'il n'avait aucune structure interne, et se trouve caractérisé par des variables d'état dont la valeur est unique à chaque instant). On se rend compte que le holisme est aussi réducteur que le réductionnisme !

Les fonctions de transfert sont conceptuellement simples et univoques, même si leur caractère non-linéaire peut faire obstacle à une solution explicite : la simulation informatique y pallie en ce cas). Seul le comportement du système intégral peut présenter une dynamique complexe – éventuellement chaotique.

Une démarche alternative au choix « réductionnisme vs holisme » consiste à tenter d'expliquer les performances singulières des systèmes d'interactions : (C1) en reconnaissant un caractère complexe aux interactions elles-mêmes ; (C2) en recherchant des *lois de l'organisation* autorisant l'émergence de systèmes dont les comportements ne se déduisent pas d'une statistique. Ce type de démarche n'est ni réductionniste, ni holiste, mais proprement *systemiste*, et constitue une « troisième voie » épistémologique. Elle implique les deux facettes mentionnées :

(C1) Théories des interactions complexes.

Le déterminisme des interactions complexes n'est pas linéaire, mais souvent cyclique, ou foisonnant (plusieurs causes, plusieurs effets), ou "stratégique" (mettant en œuvre, grâce à des effets rétroactifs, une adaptabilité des réponses). En outre, ces interactions peuvent être de plusieurs natures à la fois : par exemple *à la fois concurrentes, complémentaires et antagonistes*⁹ (= définition de la *complexité* par Edgar Morin, 1977). De tels enrichissements du concept d'interaction bénéficient à l'analyse des écosystèmes. Ainsi :

- Des **circuits de contrôle rétroactif (*feed-backs*)** sont décrits depuis longtemps en écologie (de même qu'en biologie, et dans tous les domaines impliquant la vie : biochimie, sociologie, économie ...). Le formalisme de la cybernétique, désormais classique et bien manipulable, y est appliqué ; des revues de ces applications à l'écologie sont données par Hannon & Bentsman (1991) et De Angelis (1995).

- La **théorie des jeux** est appliquée pour décrire des stratégies à deux partenaires dont chacun tient compte de l'autre : voir par exemple, en écologie, Negrete *et al.* (1976), Maynard-Smith (1982), Riechert & Hammerstein (1983), Vincent *et al.* edit. (1990). La théorie s'applique à de nombreuses interactions entre espèces (compétitions, stratégies "proie-prédateur", occupation de l'espace, etc.), mais aussi à des questions d'éthologie, d'évolution, et de façon générale chaque fois qu'il y a « *décision* » dans l'*incertain* et prise de risque.

- La **théorie des bifurcations et des catastrophes** (§§ 6.6.4.c et 8.1.1.a du livre) décrit et catégorise les singularités observées dans les dynamiques complexes, se traduisant par des discontinuités et « sauts » inopinés. Cette théorie a suscité à partir des années 70 de grands espoirs, car les dynamiques observées dans des peuplements naturels montrent souvent de telles

⁹ Dans une végétation herbacée, Graminées et Légumineuses sont concurrentes pour l'espace, en même temps que complémentaires pour la nutrition azotée. Un arbre peut contrôler, par des toxines et des auxines émises simultanément ou alternativement dans le sol, le foisonnement des microorganismes dont l'association symbiotique lui est nécessaire. La végétation naturelle contrôle la teneur en eau du sol à la fois en réduisant l'évaporation à sa surface, et en éliminant l'éventuelle eau excédentaire grâce à sa transpiration (cf. § 2.4.3 du livre). Etc. etc.

Cette situation complexe, extrêmement répandue dans toute la biologie (par exemple dans les actions contradictoires d'hormones associées), a été appelée **ago-antagonisme** par Bernard-Weil, (1988, 2003), qui l'a formalisé mathématiquement

discontinuités et « sauts », dont on pensait que la théorie pourrait rendre compte. La théorie des catastrophes, modélisée par des équations de degré élevé mais tout à fait classiques, apparaît néanmoins comme qualitative, et décrit des *transferts d'échelle temporels*, en ce sens qu'à une dynamique locale continue se superpose une « histoire » à long terme, constituée par la succession chronologique des catastrophes (au sens de R. Thom) vécues par le système.

Il est singulier que l'application de la théorie des catastrophes aux systèmes écologiques (voir par exemple Jørgensen, 1992) ait été délaissée depuis 1988 (cf. revue de Loehle, 1989) – apparemment détrônée par des dynamiques chaotiques comprenant des attracteurs multiples entre lesquels le système, là aussi, oscille par sauts brusques et imprévisibles. Entre deux parties d'un attracteur chaotique, en effet, peut exister une « ligne de catastrophes », de part et d'autre de laquelle les interactions de système sont modifiées drastiquement, et au niveau de laquelle sa trajectoire montre des *bifurcations*.

- Les **caractéristiques fractales et multifractales** du milieu physique et des organismes eux-mêmes peuvent modifier quantitativement et qualitativement les interactions. De telles géométries ont pour effet de modifier l'habitat, et d'augmenter considérablement les surfaces de contact et/ou les fréquences des rencontres entre partenaires (vivants ou non) du système écologique.

Fractales et multifractales sont le plus souvent évoquées, en écologie, dans leur aspect descriptif (voir **Annexe A**). L'aspect dynamique y est encore peu développé, alors qu'il est déjà très avancé dans certaines disciplines physiques (percolation dans les milieux poreux, turbulence hydrodynamique, chimie des polymères etc. : cf. Novak edit., 1994, 1995). Citons toutefois (a) des comparaisons réalisées entre la dimension fractale d'un habitat et les distributions statistiques de tailles des organismes qui le peuplent (Morse *et al.*, 1985) ; (b) des modèles de « percolation » ou de « diffusion » d'organismes dans des biotopes ou dans des paysages, conditionnées par la dimension fractale des trajectoire des organismes, celle de leur occupation fractale de l'espace, et celle des frontières fractales de l'habitat : voir Gardner *et al.* (1989, 1992), Johnson & Milne (1992), Milne *et al.*, (1992), Wiens (1992), Wiens *et al.* (1995), Bascompte & Vilà (1997), Bascompte & Solé (1998).

(C2) Lois de l'organisation.

L'existence, dans les systèmes, d'une *organisation* fondée sur l'articulation des nombreuses interactions, rend obsolète l'approche déductive pratiquée dans les modèles classiques, à dominante largement réductionniste et/ou holiste (voir plus haut). Des efforts sont entrepris pour passer à des descriptions systémiques – qui retrouvent dans une certaine mesure la

vision holiste puisqu'il s'agit bien de proposer des descripteurs globaux des systèmes mais cette fois, *après* une analyse systémique, qui la fonde. Citons :

- **La thermodynamique des réseaux.** Depuis les premières formulations, exprimées par H. T. Odum (1983), Mikulecki (1985), Higashi & Burns edit. (1991) etc., un corps de doctrine s'est constitué autour de certaines fonctions spécifiques appliquées aux réseaux et flux énergétiques, nommées **fonctions-cibles** (**goal-functions**) : l'*émergie*, l'*exergie*, l'*ascendance*, le *pouvoir tampon*, la proportion d'*effets indirects* ... Ces fonctions, complétant le principe d'entropie croissante, croissent lorsque l'écosystème évolue vers des états de plus en plus organisés. Des synthèses récentes sur ce sujet seront trouvées dans Christensen (1994,1995), Higachi *et al.* (1991), (Jørgensen (1995), Jørgensen *et al.* (1995), Patten (1995), Patten & Jørgensen (1995), Patten *et al.* edit. (1995), Ulanowicz (1997), Hubbell (2001). A leur actif, une brillante application à l'eutrophication d'une baie fermée, la baie de Chesapeake (Ulanowicz, 1997).

Il semble toutefois que ces méthodes n'aient été jusqu'ici utilisées que par leurs promoteurs, peut-être en raison de leur complexité d'application. Par ailleurs, elles ne sont applicables qu'à des réseaux de transferts d'énergie *modélisés* – selon des modèles à compartiments dont l'architecture comporte, nous l'avons vu, une bonne part d'arbitraire (en l'occurrence justifié) : choix de l'échelle d'observation, choix des compartiments, de leur résolution, etc.

- **Les théories sur l'auto-organisation.** Elles sont en plein développement actuel, bien au delà d'une application à l'écologie.

Elles incluent les **fonctions-cibles** dont nous venons de parler – à la fois causes et effets de l'établissement et du développement spontané des réseaux (voir aussi, pour cette épistémologie, Schwefel, 1988 et Ulanowicz & Goldman, 1988).

La **théorie du chaos** (mentionnées plus haut à propos des dynamiques complexes et en **Annexe B** ci-dessus) et la **théorie des catastrophes** (§ **C1** ci-dessus) ont aussi à voir avec l'auto-organisation. En effet les attracteurs « étranges », à structure complexe et hiérarchisée (un attracteur chaotique a une dimension fractale), ainsi que les catastrophes qui ponctuent de façon contingente certaines évolutions de populations, décrivent des organisations spontanées à d'autres échelles d'espace-temps que celles des micro-dynamiques sous-jacentes.

Les descriptions de la diversité taxonomique par des **distributions de taxons** (voir Chap. 7.2.3 du livre, et **Annexe A** ci-dessus : § 5) ont suscité de nombreuses interprétations, ainsi que de nombreuses controverses concernant leur genèse par des processus dynamiques (compétitions interspécifiques multiples etc.) : cf. Piélou (1975), Engen (1978), Frontier (1985), Hughes (1986), Barangé & Campos (1991), Engen & Lande (1996 a et b).

Des « distributions optimales » ont été décrites sans référence à leur genèse, tout d'abord dans d'autres domaines que l'écologie, telles que les *lois-puissances* observées en économie par Pareto (1965) et en linguistique par Zipf (1965), puis retrouvées dans diverses applications physiques par Bak (1996). Mandelbrot en propose (a) en 1953, une interprétation fondée sur la théorie de l'information, en déterminant la distribution optimale des fréquences des symboles d'un code, compte tenu de leurs « coûts » respectifs – symboles auxquels on assimilera les espèces distinctes d'une communauté écologique, avec leurs fréquences respectives et leurs « coûts »¹⁰ ; (b) en 1977 et 1982, une formulation fractale, reprise et précisée par Frontier (1994). De son côté Winiwarter (1983 a et b) analyse la *complexité* des systèmes en général, et propose de la mesurer par une fonction qui est à rapprocher de l'*ascendance* d'Ulanowicz (cf. plus haut : les *fonctions-cibles*), et qui lui permet de réinterpréter les distributions du type -Pareto-Zipf-Mandelbrot.

Bak (1996) justifie les *lois-puissance* souvent rencontrées dans la nature (y compris en géophysique) par sa théorie de la *self-organized criticality (SOC)*, selon laquelle un système qui se complexifie selon des processus variés atteint inévitablement un stade de rupture, à partir duquel il « s'écroule » et adopte une distribution-puissance, provisoirement stable. La théorie s'applique aux avalanches, éboulements, et à tous les « effets dominos ». L'application à des phénomènes écologiques (les successions naturelles d'espèces montrent parfois ce type d'évolution critique) est pressentie.

Rappelons enfin que les *automates cellulaires* réalisent eux aussi des auto-organisations, qui simuleront peut-être un jour celles de tous les systèmes complexes, et en particulier des écosystèmes.

En conclusion, l'application des mathématiques et du calcul informatique à l'écologie recouvre un grand nombre de concepts, mais rencontre aussi, aujourd'hui encore, beaucoup de difficultés. L'une des plus fréquentes est celle des **échelles de représentation** (échelles spatio-temporelle et/ou de complexité fonctionnelle). Un modèle ne concerne qu'une seule échelle – sauf artifices mathématiques de portée limitée, tels que l'emboîtement d'un petit nombre de modèles mono-échelles – alors qu'on sait :

(i) qu'à une échelle plus fine, les phénomènes sont également complexes (non-homogénéité des « compartiments »), et ne sont pas modélisés ;

¹⁰ « Coûts » par exemple de nature énergétique, ou de temps nécessaire d'évolution de l'écosystème avant que ces espèces puissent s'y intégrer)

(ii) que, de l'autre côté de la hiérarchie, le phénomène ciblé appartient à une cascade de systèmes emboîtés plus vastes, qui le gouvernent, et que ces grands systèmes sont hétérogènes eux aussi et ne sont pas inclus non plus dans le modèle.

En outre, les échelles fonctionnelles et spatio-temporelles sont enchevêtrées : dans un réseau trophique, les différents éléments agissent à des échelles spatio-temporelles variées, parfois fluctuantes en fonction du déroulement naturel de sa dynamique. Enfin, les processus relevant d'échelles différentes interagissent pour donner à chaque réseau d'interactions ses propriétés spécifiques. Malgré tout, nous avons l'intuition d'un phénomène unique, observable sur plusieurs échelles, avec des mécanismes de contrôle propres à chacune d'elles¹¹. Nous simplifions toute représentation du réseau afin de pouvoir le traiter de façon mathématique, informatique, voire simplement logique. Notamment, la diversité des échelles de représentation est décrite de façon *discrète*, aucun modèle ne prenant en compte une multiplicité *continue* (*dense* au sens mathématique) de ces échelles.

L'outil mathématique n'aboutit pas à une théorie écologique unique, tant s'en faut. Au-delà des problèmes d'échelles, toute réflexion sur un écosystème concret dévoile des **aspects multiples**, que l'intuition accepte, mais qu'une modélisation ne "capture" pas ensemble.

Tout modèle procède d'une *abstraction préalable* qui organise les faits selon une grille préférentielle, afin de les plus intelligibles. Mais il existe plusieurs abstractions possibles, complémentaires et interactives. L'analyse intuitive admet cette multiplicité et l'utilise largement dans les écrits. Mais le formalisme mathématique ne prend en compte qu'une abstraction à la fois, donnant lieu à autant de modèles, tous pertinents, mais ni vraiment complémentaires ni vraiment interactifs dans l'actuel "état de l'art". C'est pour cela qu'une théorie établit plus les propriétés d'un modèle (conséquences logiques des hypothèses et des axiomes posés), que les propriétés d'un système concret.

Dans sa remarquable synthèse de 1992, Jørgensen préconise une *vision pluraliste*, qui ne n'aboutira jamais à une théorie mathématique unique des écosystèmes, mais se traduira par *plusieurs théories complémentaires*, chacune originale et irremplaçable.

Terminons en disant que les théories reconnues ne recouvrent pas *tous* les aspects possibles de l'organisation écologique, et que la réflexion doit continuer.

¹¹ Une percée pourrait provenir des *groupes de renormalisation* employés dans certains domaines de physiques depuis 1970 (percolation, transitions de phase ...), et en cartographie de paysages (télédétection), pour représenter certains phénomènes sur plusieurs échelles. Mais cette technique n'a encore en écologie, à ma connaissance, donné lieu qu'à un seul écrit (Milne & Johnson, 1993), et l'on voit mal actuellement une renormalisation « conduisant de l'arbre à la forêt », écrit Mullon (1995).

Références non contenues dans la bibliographie générale du livre.

- AUGER (P.), 1989 - *Dynamics and thermodynamics in hierarchical organized systems. Applications in physics, biology and economics*. Pergamon Press, Oxford, 210 p.
- BARANGÉ (M.) & CAMPOS (B.), 1991 - Models of species abundance : a critique of and an alternative to the dynamic model. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **69** : 293-298.
- BASCOMPTE (J.) & VILÀ (R.V.), 1997 - Fractals and search paths in Mammals. *Landsc. Ecol.* **12** : 213-221.
- BASCOMPTE (J.) & SOLÉ (C.), 1998 - *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*. Springer Verlag, New York, 230 p.
- BERNARD-WEIL (E.), 1988 - *Précis de systématique ago-antagoniste. Introduction aux stratégies bilatérales*. L'Interdisciplinaire, Limonest, 230 p.
- BERNARD-WEIL (E.), 2002 - *Stratégies paradoxales en bio-médecine et sciences humaines*. L'Harmattan, Paris, 384 p.
- CASWELL (H.) & ETTER (R. J.), 1993 - Ecological interactions in patchy environments : from patch-occupancy models to cellular automata. In S. A. Levin *et al.* edit., 1993 : 93-109.
- CHRISTENSEN (V.), 1994 - On the behavior of some proposed goal functions for ecosystem development. In B. Breckling & F. Müller edit., *State-of-the-art in ecological modelling*. Spe. issue *Ecol. Modell.*, **75** : 37-50.
- CHRISTENSEN (V.), 1995 - Ecosystem maturity – toward quantification. *Ecol. Modell.*, **77** : 3-32.
- COQUILLARD (P.) & HILL (D. R. C.), 1997 - *Modélisation et simulation d'écosystèmes*. Masson, Paris, 273 p.
- DE ANGELIS (D. L.) & GROSS (L. J.) edit., 1992 - *Individual-based models and approaches in ecology : populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall, New York, 525 p.
- DE ANGELIS (D. L.), 1995 - The nature and significance of feedback in ecosystems. In B. Patten & S. E. Jørgensen edit., *Complex ecology* : 450-467.
- ENGEN (S.), 1978 - *Stochastic abundance models with emphasis on biological communities and species diversity*. Chapman & Hall, London, 12 p.
- ENGEN (S.) & LANDE (R.), 1996 a - Population dynamics models generating species abundance distribution of the Gamma-type. *J. theor. Biol.*, **178** : 325-331.
- ENGEN (S.) & LANDE (R.), 1996 b - Population dynamics models generating the lognormal species abundance distribution. *Math. Biosci.*, **132** : 168-183.
- FLIERL (G.), GRÜNBAUM (D.), LEVIN (S.) & OLSON (D.), 1999 – From individuals to aggregations : the interplay between behaviour and physics. *J. theor. Biol.*, **196** : 397-454.
- FRONTIER (S.), 1987 - Applications of fractal theory to ecology. In P. Legendre & L. Legendre

- edit. : 335-378.
- FRONTIER (S.), 1991 - Les outils mathématiques nouveaux du transfert d'échelle : géométrie fractale, relateurs arithmétiques, théorie des catastrophes, dynamique chaotique, analyse non-standard. *In* C. Mullon edit. : 379-403.
- GARDNER (R. H.), O'NEILL (R. V.), TURNER (M. G.) & DALE (V. H.), 1989 - Quantifying scale-dependant effects of animal movements with simple percolation model. *Landscape Ecol.*, **3** : 217-227.
- GARDNER (R. H.), TURNER (M. G.), DALE (V. H.) & O'NEILL (R. V.), 1992 - A percolation model of ecological flows. *In* A. J. Hansen & F. Di Castri edit., *Landscape boundaries* : 259-269.
- GATES (D. M.), 1985 - *Energy and ecology*. Sinauer, Sunderland.
- GRAY (J. S.), 1987 - Species-abundance patterns. *In* J. H. R. Gee & P. S. Giller edit., *Organization of communities. Past and present*. Blackwell Scient. Publ., Oxford : 53-67.
- HALFON (E.), 1979 - *Theoretical systems ecolog. Advances and case studies*. Acad. Press, New York, 516 p.
- HANNON (B.) & BENTSMAN (J.), 1991 - Control theory in the study of ecosystems : a summary view. *In* M. Higgashi & T. P. Burns edit. 1991, *Theoretical studies of ecosystems : the network perspective*. Cambridge Univ. Press : 240-260.
- HASTINGS (A.), 1997 - *Population biology. Concepts and models*. Springer Verlag, 320 p.
- HEUDIN (J. C.), 1994 - *La vie artificielle*. Hermès, Paris, 276 p.
- HIGASHI (M.) & BURNS (T. P.) edit., 1991 - *Theoretical studies on ecosystems : the network perspective*. Cambridge Univ. Press, 364 p.
- HIGASHI (M.), PATTEN (B.) & BURNS (T. P.), 1991 - Network trophic dynamics : an enlarging paradigm in ecosystem ecology. *In* M. Higgashi & T. P. Burns edit., 1991 - *Theoretical studies on ecosystems, the network perspective* : 117-154.
- HOGEWEG (P.), 1988 - Cellular automata as a paradigm for ecological modeling. *Appl. Math. Comput.*, **27** : 81-100.
- HUBBELL (S. P.), 2001 - *The united neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 448 p.
- HUGHES (R. G.), 1986 - Theories and models of species abundance. *Am. Nat.*, **128** : 879-899.
- HUSTON (M.), DE ANGELIS (D.) & POST (W.), 1988 - New computer models unify ecological theory. *Bioscience*, **38** : 682-691.
- JOHNSON (A. R.) & MILNE (B. T.), 1992 - Diffusion in fractal landscapes : simulations and experimental studies of tenebrionid beetles movements. *Ecol.*, **73** : 1968-1983.
- JOHNSON (L.), 1990 - The thermodynamics of ecosystems. *In* O. Hutzinger edit., *The handbook of environmental chemistry*. Vol. 1. Springer Verlag : 2-46.

- JOHNSON (L.), 1995 - The far-from-equilibrium ecological hinterlands. *In* B. Patten & S. E. Jørgensen edit., *Complex ecology* : 51-103.
- JOHNSON (M. P.), sous presse - Challenges in the analysis and simulation of benthic community pattern. *In* L. Seuront & P. G. Strutton edit., *Handbook of scaling methods in aquatic ecology* (à paraître).
- JØRGENSEN (S.E.), LOGOFET (D. O.) & SVIREZHEV (Y. M.), 1995 - Exergy principles and exergetic systems. *In* B. C. Patten & S.E. Jørgensen edit. : 585-608.
- JØRGENSEN (S. E.), NIELSEN (S .N.) & MEJER (H. F.), 1995 - Energy, exergy and ecological modelling. *Ecol. Modell.*, **77** : 99-109.
- JUPIN (H.) & LAMANT (A.), 1999 – *La photosynthèse* (2^e édition) Dunod, Paris, 288 p.
- KERNER (E. H.), 1957 - A statistical mechanics of interacting biological species. *Bull. Math. Biophys.*, **19** : 121-146.
- KERNER (E. H.), 1959 - Further consideration on the statistical mechanics of biological associations. *Bull. Math. Biophys.*, **21** : 217-255.
- LE MOIGNE (Y.), 1993 - *La modélisation des systèmes complexes*. Dunod, Paris, 178 p.
- LESIEUR (M.), 1994 - *La turbulence*. Presses de l'Université de Grenoble, 262 p.
- LEVIN (S. A.) & HALLAM (T. G.) edit., 1984 - *Mathematical ecology*. Springer Verlag, 513 p.
- LEVIN (S. A.), POWELL (T. M.) & STEELE (J. H.) edit., 1993 - *Patch Dynamics*. Springer Verlag, 307 p.
- LEWIS (E. R.), 1977 - *Network models in population biology*. Springer Verlag
- MANDELBROT (B.), 1953 - *Contribution à la théorie mathématique des communications*. Pbls. Inst. Stat. Univ. Paris, 121 p.
- MAY (R. M.) edit., 1981 – *Theoretical ecology. Principles and applications*, 2^e edition. Blackwell Scient. Publ., 489 p.
- MAYNARD-SMITH (J.), 1982 - *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, New York, 224 p.c
- McGLADE (J.) edit, 1999 – *Advanced ecological theory. Principles and applications*. Blackwell Science, 353 p.
- MILNE (B. T.), TURNER (M. G.), WIENS (J. A.) & JOHNSON (A. R.), 1992 - Interactions between the fractal geometry of landscapes and allometric herbivory. *Theor. Popul. Biol.*, **41** : 337-352.
- MILNE (B. T.) & JOHNSON (A. R.), 1993 - Renormalization relations for scale transformation in ecology. *Lectures on Math. in the Life Sci.*, **23** : 109-128.
- MORSE (D. R.), LAWTON (J. H.), DODSON (M. M.) & WILLIAMSON (M. H.), 1985 - Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, **314** : 731-732.

- MÜLLER (F.), WINDHORST (W.) & JØRGENSEN (S. E.) edit, 1992 - *Ecosystem theory*. Spe. issue *Ecol. Modell.*, **63** : 335 p.
- MULLON (C.), 1995 - Sur la modélisation de systèmes complexes à différentes échelles d'espace et de temps. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50** : 251-259.
- NEGRETE (J.), YANKELEVICH (G.) & SOBERON (J.), 1976 - *Juegos ecológicos y epidemiológicos*. Foccavi/Conacyt, Mexico, 238 p.
- NOVAK (M. M.) edit., 1984 - *Fractals in the natural and applied sciences*. North Holland, Amsterdam, 451 p.
- NOVAK (M. M.) edit., 1985 - *Fractal reviews in the natural and applied sciences*. Chapman & Hall, London, 378 p.
- ODUM (H. T.), 1983 - *Systems ecology. An introduction*. Wiley, New York, 644 p.
- PATTEN (B. C.), 1995 - Network integration of ecological extremal principles : Exergy, Emergy, Power, Ascendancy and Indirect effects. *Ecol. Modell.*, **79** : 75-84.
- RENNARD (J. P.), 2002 - *Vie artificielle*. Vuibert, Paris, 410 p.
- RIECHERT (S. E.) & HAMMERSTEIN (P.), 1983 - Game theory in the ecological context. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **14** : 377-409.
- RICARD (J.), 2003 - La complexité biologique. *Pour la Science*, **314** : 30-33.
- SCHWEFEL (H. P.), 1988 - Collective intelligence in evolving systems. In W. Wolff *et al.* edit., *Ecodynamics* : 95-100.
- SEURONT (L.), 1998 - Fractales et multifractales : nouveaux outils de caractérisation de l'hétérogénéité spatio-temporelle en écologie marine. *Oceanis*, **24** : 117-152.
- SEURONT (L.), SCHMITT (F.), LAGADEUC (Y.), SCHERTZER (D.) & LOVEJOY (S.), 1999 - Universal multifractal analysis as a tool to characterize multiscale intermittent pattern. Examples of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters. *J. Plank. Res.*, **21** : 877-922.
- SEURONT (L.), & SCHMITT (F.), 2001 - Describing intermittent processes in the ocean. Univariate and bivariate multiscaling procedures. In P. Muller & C. Garrett edit., *Stirring and mixing in a stratified ocean*, spe. public. Univ. of Hawaiï at Manoa : 131-144.
- SEURONT (L.), SCHMITT (F.) & LAGADEUC (Y.), 2001 - Turbulence intermittency, small-scale phytoplankton patchiness and encounter rate in plankton : where do we go from here ? *Deep Sea Res. I*, **48** : 1199-1215.
- SEURONT (L.), GENTILHOMME (V.) & LAGADEUC (Y.), 2002 - Small-scale nutrient patches in tidally mixed coastal waters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **173** : 145-155.
- SHUGART (H. H.), 1998 - *Terrestrial ecosystems in changing environments*. Cambridge Univ. Press, 537 p.
- SUGIHARA (G.) & MAY (R. M.), 1990 - Applications of fractal theory in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **5** : 79-86.

- TOKESHI (M.), 1993 - Species abundance patterns and community structure. *Adv. Ecol. Res.*, **24** : 111-186.
- TURCHIN (P.), 2003 - *Complex population dynamics. Theoretical/experimental synthesis*. Princeton Univ. Press, 456 p.
- ULANOWICZ (R. E.) & GOLDMAN (A. J.), 1988 - On quantifying the effect of formal and final causes in ecosystem development. In W. Wolff *et al.* edit., *Ecodynamics* : 164-180
- WIENS (J. A.), 1992 - Ecological flows across landscape boundaries : a conceptual overview. In A. J. Hansen & F. Di Castri edit., *Landscape boundaries*. Springer Verlag : 217-235.
- WIENS (J. A.), CRIST (T. O.), WITH (K. A.) & MILNE (B. T.), 1992 - Fractal patterns of insect movements in microlandscape mosaics. *Ecol.*, **76** : 663-666.
- WINIWARTER (P.), 1983 a - The genesis model. Part I : Complexity as a measure of evolution of self-organized systems of matter. *Specul. Sci. Technol.*, **6** : 103-112.
- WINIWARTER (P.), 1983 b - The genesis model. Part II : Frequency distributions of elements in self-organized systems. *Specul. Sci. Technol.*, **6** : 11-20.
- WRIGHT (D. H.), CURRIE (D. J.) & MAURER (B. A.), 1993 - Energy supply and pattern of species richness on local and regional scales. In R. E. Ricklefs & D. Schluter edit., *Species diversity in ecolocal communities*, Univ. Chicago Press : 66-74.