



**HAL**  
open science

# Automates cellulaires et dynamique spatiale. Modélisation de la dynamique forestière

Pierre Auger

## ► To cite this version:

Pierre Auger. Automates cellulaires et dynamique spatiale. Modélisation de la dynamique forestière. Revue d'Écologie (La Terre et La Vie) , 1995, 50 (3), pp.261-272. <hal-03529046>

**HAL Id: hal-03529046**

**<https://hal.science/hal-03529046v1>**

Submitted on 17 Jan 2022

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.



HAL Authorization

## AUTOMATES CELLULAIRES ET DYNAMIQUE SPATIALE. MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE

Pierre AUGER\*

### LES OUTILS MATHÉMATIQUES DE LA DYNAMIQUE SPATIALE

La dynamique forestière dans son ensemble est le produit d'un grand nombre de processus élémentaires de mort et de régénération des arbres de la forêt tels que les feux de forêts, les chablis correspondant à la chute d'un ou de plusieurs arbres, les substitutions correspondant au remplacement d'un arbre mort sur pied par un plus jeune arbre, situé à proximité, les processus de dispersion des graines et bien d'autres encore. La forêt est le lieu de changements permanents. Ces processus peuvent être observés à diverses échelles d'espace et de temps. La modélisation de la dynamique forestière passe par la prise en compte de la dimension spatiale. Pour modéliser des dynamiques spatiales, deux grands types de modèles mathématiques existent et ont été partiellement utilisés en dynamique des communautés de plantes (Czaran & Bartha, 1992) et en dynamique forestière. D'une part, il existe des modèles de réaction-diffusion (basés sur des équations aux dérivées partielles, EDP) et d'autre part des modèles de type automates cellulaires AC (ou plus généralement des modèles de dynamique spatiale discrétisés DSD, c'est-à-dire discrétisés en espace et en temps). Dans le cas des modèles AC, les automates ne peuvent prendre qu'un nombre fini d'états (les variables associées ne prenant que des valeurs discrètes), alors que dans les modèles DSD, les variables peuvent être continues, par exemple une densité de populations ou encore un potentiel cellulaire. Ces modèles ont déjà été utilisés dans des domaines variés en particulier en Physique, en Chimie ou encore en Biologie (Ermentrout & Edelstein-Keshet, 1993 ; Toffosi & Margolus, 1987 ; Markus & Hess, 1990) ou encore en dynamique de populations (Auger & Faivre, 1993).

Ces deux grandes classes de modèles sont de bons candidats pour modéliser la dynamique forestière. En ce qui concerne la première classe, les solutions explicites des modèles aux EDP sont rarement connues. De ce fait, des simulations sur ordinateur sont réalisées qui permettent d'observer la succession des distributions spatiales dans le temps. Par exemple, il est possible de simuler la distribution dans l'espace des densités de populations d'un système proie-prédateur (Okubo, 1980) ou bien de substances chimiques réagissant et diffusant (réaction de Belousov-Zhabotinsky, BZ), ou encore la propagation de l'onde électrique de

---

\* URA CNRS 2055, Université Claude Bernard Lyon 1, 43, bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

dépolarisation dans la paroi ventriculaire cardiaque. Ces modèles aux EDP sont relativement gourmands en temps de calcul et nécessitent le développement de méthodes d'analyse numérique adaptées. Par contre, ils permettent une description assez détaillée des processus.

Les modèles AC et DSD sont pour l'essentiel des modèles locaux. Cela signifie que les interactions, voire les déplacements se font localement. Une cellule AC interagit avec seulement ses 4 (ou 6) plus proches voisins. Dans le cas d'un modèle DSD avec déplacement, entre deux pas de temps consécutifs, les éléments sautent d'une cellule d'espace à ses plus proches voisins. De ce fait, la simulation sur ordinateur est en général assez facilement réalisable et nécessite (pour un nombre de cellules pas trop grand) peu de temps de calcul.

Dans de nombreux exemples (tels que la réaction chimique BZ), ou encore la propagation de l'onde de dépolarisation, les deux classes de modèles ont été utilisées (Auger *et al.*, 1988, 1990 ; Markus & Hess, 1990). La comparaison a montré que dans bien des cas, les modèles AC-DSD arrivent à reproduire l'essentiel des résultats obtenus par les simulations des modèles aux EDP. Dans d'autres cas, les modèles AC-DSD ont été les seuls à permettre d'obtenir certains résultats qui auraient nécessité des temps de calcul considérables par des modèles aux EDP.

L'aptitude et la potentialité des modèles de type AC-DSD à modéliser la dynamique forestière doit être étudiée. Pour commencer, une présentation générale de ces modèles va être donnée.

## LES AUTOMATES CELLULAIRES

Les origines des automates cellulaires remontent aux automates autoreproducteurs de J. von Neumann et au jeu de la vie de Conway. J. von Neumann a étudié les automates cellulaires pour rechercher les aspects logiques de l'autoreproduction. A. Lindenmayer ou encore H. et J. Lück ont utilisé les automates cellulaires pour décrire des systèmes biologiques tels que des réseaux de neurones ou des modèles cellulaires de croissance de plantes. Récemment, les automates cellulaires ont été abondamment utilisés dans des domaines extrêmement variés allant de la Physique, la Chimie, la Biologie et la Médecine. H. Le Guyader & T. Moulin (1981) donnent une présentation assez complète de l'historique des automates cellulaires.

Une présentation rapide des automates cellulaires va maintenant être donnée. Les automates cellulaires sont disposés dans un réseau ou damier. Ce damier en général bidimensionnel contient un automate sur chacune de ses cases. Ce réseau constitue un espace discrétisé. Chaque cellule peut se trouver dans différents états appartenant à un ensemble fini d'états possibles. L'un de ces états s'appelle « état blanc », et correspond à une sorte d'état de mort. Les changements d'état d'une cellule entre deux instants consécutifs  $t$  et  $t + 1$  dépendent de l'état de cette cellule et de ceux de ses proches voisins (4, 6 ou 8 en général). Ces règles de changements d'état nécessitent des tables devant envisager toutes les situations locales possibles (Fig. 1). Pour démarrer l'automate cellulaire, il faut des conditions initiales précisant l'état initial de toutes les cellules (et en général des conditions aux limites). Il suffit ensuite d'appliquer les règles de changements d'état définies par les tables. On peut donc en connaissant tous les états initiaux, calculer les états des cellules au pas de temps suivant et ainsi de suite.

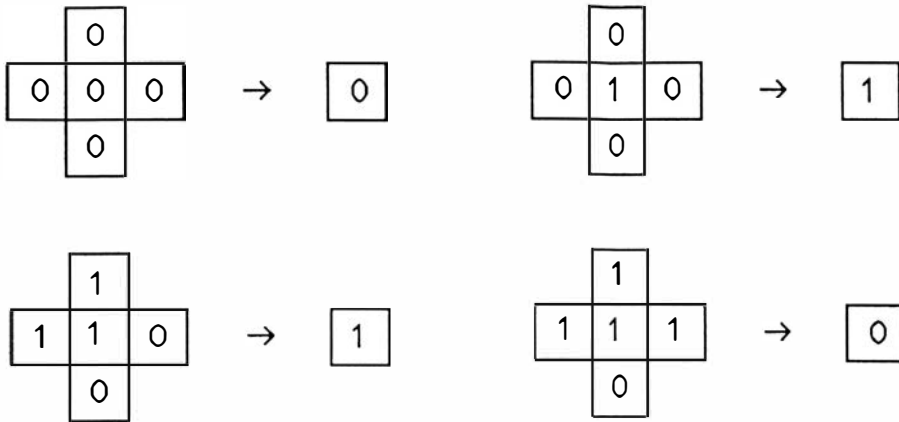


Figure 1. — Exemples de situations locales susceptibles de se produire dans le cas de la règle de parité. En tout, il y a 32 cas possibles. Si à  $t$  la somme des états locaux est paire, à  $t + 1$  l'état de la cellule du centre est 0, si elle est impaire, l'état est 1.

En résumé, il est possible de donner la définition suivante d'un AC, d'après H. Le Guyader & T. Moulin (1981). Un AC est défini par :

- Un espace cellulaire.
- Une liste finie des états que peut prendre chaque cellule.
- Un état particulier appelé blanc.
- Une table définissant les règles de transition permettant de déterminer l'état d'une cellule à  $t + 1$  à partir des états des cellules voisines et de son propre état à  $t$ .
- Un ensemble de conditions initiales à  $t = 0$ .
- Des conditions aux bornes.

Le cas le plus simple est celui de deux états, 0 ou 1. Une table particulièrement simple est la table de parité. Supposons que chaque cellule interagisse seulement avec les quatre plus proches voisins. La règle de transition est la suivante : si à  $t$  la somme des états des quatre voisins et de la cellule au centre est impaire, à  $t + 1$  la cellule est vivante (état 1), si elle est paire à  $t + 1$  la cellule est morte (état 0). En initialisant le processus avec quelques cellules vivantes dans un océan de cellules mortes, la succession des motifs spatiaux observée est extrêmement variée, présentant des successions de figures comme dans le kaléidoscope (voir quelques exemples dans Toffosi & Margolus, 1987). Sur la figure 2, nous présentons une configuration semblable qui a été obtenue avec le jeu de la vie que nous allons maintenant décrire plus en détail.

## LE JEU DE LA VIE DE J.H. CONWAY

Dans ce jeu inventé par Conway dans les années 70, une cellule ne peut se trouver que dans deux états, vie ou mort et interagit avec les 8 voisins disposés autour d'elle. Les règles de transition sont très simples et sont les suivantes :

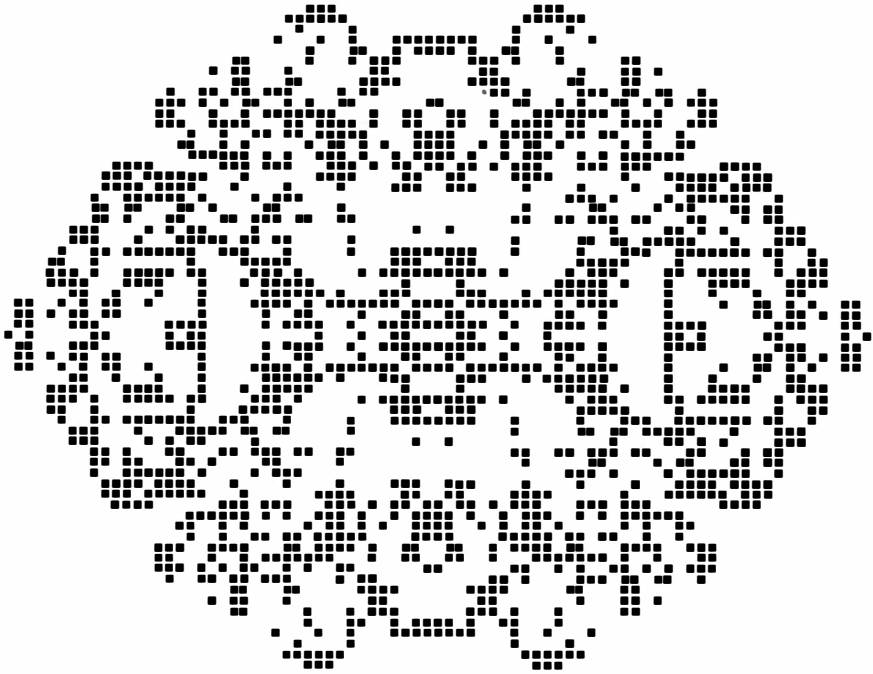


Figure 2. — Motif obtenu dans le cas de la règle du jeu de la vie. Le processus est initialisé par quelques cellules à l'état 1 au centre dans un réseau de cellules à l'état 0.

— Règles de survie : Toute cellule entourée à  $t$  de 2 ou 3 voisins vivants reste vivante à  $t + 1$ .

— Règles de mortalité : Toute cellule entourée de 4 ou plus de voisins vivants à  $t$  meurt par étouffement à  $t + 1$ . Toute cellule entourée d'aucune ou d'une seule cellule vivante meurt par isolement à  $t + 1$ .

— Règles de naissance : Toute cellule morte à  $t$ , entourée exactement de 3 cellules vivantes naît à  $t + 1$ .

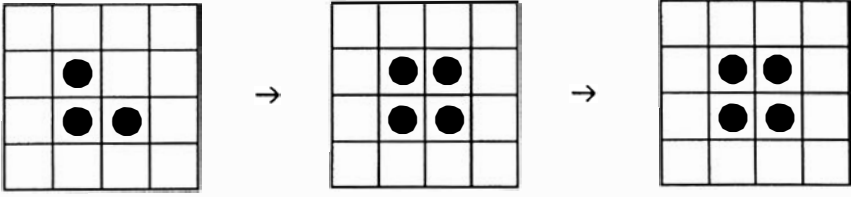
La simulation de ce jeu sur ordinateur a permis de mettre en évidence une grande diversité de structures spatiales (Fig. 3). Sont observées :

— Des configurations statiques, c'est-à-dire des structures spatiales permanentes et immobiles.

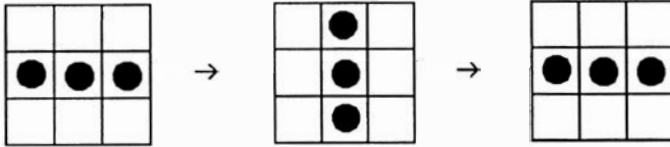
— Des configurations oscillantes, c'est-à-dire des structures spatiales qui se répètent périodiquement dans le temps sans déplacement dans le réseau.

— Des configurations mouvantes, telles que le glisseur (« glider »), qui se répètent périodiquement dans le temps tout en se déplaçant sur le damier.

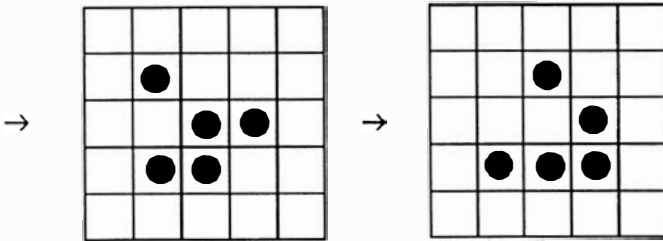
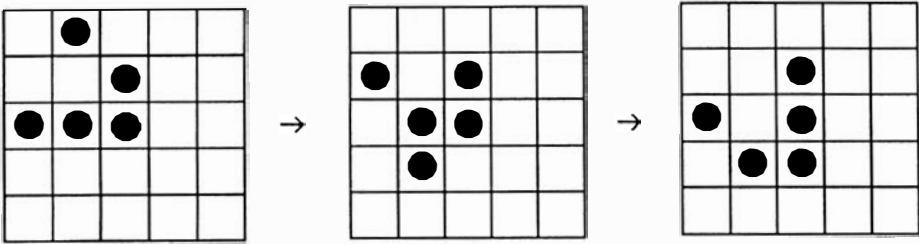
— Des configurations complexes. Un exemple est celui du canon à glisseur, lui-même constitué d'un amas de 13 glisseurs, qui se reproduit identique à lui-même en passant par 30 états intermédiaires et qui éjecte un glisseur exactement tous les trente coups. Il existe également des configurations avalant d'autres



Configuration statique



Configuration oscillante



Glisseur

Figure 3. — Exemples de configurations observées dans le jeu de la vie de Conway. Configurations statiques, oscillantes et le glisseur.

configurations ou encore en éjectant d'autres. Certaines d'entre elles se reproduisent telles des cellules vivantes en se scindant en deux périodiquement. Ces dernières configurations ont suggéré le terme de jeu de la vie à Conway.

La diversité quelque peu inattendue de cette collection de configurations a rendu ce jeu très populaire. Les règles très simples du jeu de vie sont néanmoins suffisantes pour engendrer une très grande diversité de configurations spatiales périodiques dans l'espace et dans le temps.

## APPLICATIONS DES AUTOMATES CELLULAIRES

Le livre de Margolus & Toffoli (1987) présente une revue détaillée des nombreuses applications des modèles AC. Dans le domaine de la physique, des formations de cristaux, des écoulements de fluides ont été simulés avec succès. Des réactions chimiques oscillantes BZ présentant des structures spiralées ont été modélisées (Markus & Hess, 1990) ainsi que des modèles de propagation de l'onde de dépolarisation dans la paroi ventriculaire cardiaque (Auger *et al.*, 1988, 1991 ; Kaplan *et al.*, 1988 ; Markus & Hess, 1990). Les modèles AC ont été également utilisés pour modéliser des réseaux de neurones, des communautés de plantes (Czaran & Bartha, 1992) et bien d'autres applications encore (Hogeweg, 1988). Les modèles AC ont démontré leur capacité à simuler facilement de nombreux processus dynamiques naturels.

## LES MODÈLES DE DYNAMIQUE SPATIALE DISCRÉTISÉS

Dans les modèles DSD, les variables d'état sont continues au contraire des modèles AC où l'automate ne peut prendre qu'un nombre fini d'états. L'espace en général à deux dimensions (bien que des modèles à trois dimensions existent) est divisé en petites cellules grâce à un maillage de l'espace qui est ainsi discrétisé. Dans les modèles DSD, des éléments peuvent éventuellement se déplacer d'une cellule à la suivante (Fig. 4). Dans le cas des modèles AC, il n'y a pas de déplacement des automates. Par exemple, en ce qui concerne les glisseurs de Conway, ce sont des successions d'états de cellules qui se déplacent dans le temps et sur le damier et non les automates eux-mêmes.

Ces modèles DSD ont donné lieu récemment à un regain d'intérêt en dynamique de population. Dans ces modèles, des individus d'une espèce animale peuvent se déplacer dans le maillage de cellules qui correspondent à des îlots spatiaux (patches) sur lesquels par exemple se trouvent des ressources (Auger & Faivre, 1993). En particulier, une version avec dynamique spatiale du modèle classique hôte-parasite de Nicholson-Bailey a été réalisée (Comins *et al.*, 1992 ; Hassell *et al.*, 1991). La version non spatialisée de ce modèle hôte-parasite a été abondamment utilisée et comparée à des données expérimentales. Une des propriétés principales de ce modèle est son instabilité, c'est-à-dire que dans tous les cas à terme, le système hôte-parasite est instable et conduit à l'extinction des deux espèces après des oscillations des effectifs des populations avec des amplitudes amplifiées.

La version DSD a montré des résultats très intéressants. En autorisant, les hôtes et les parasites à se déplacer dans l'espace, le modèle DSD de Nicholson-

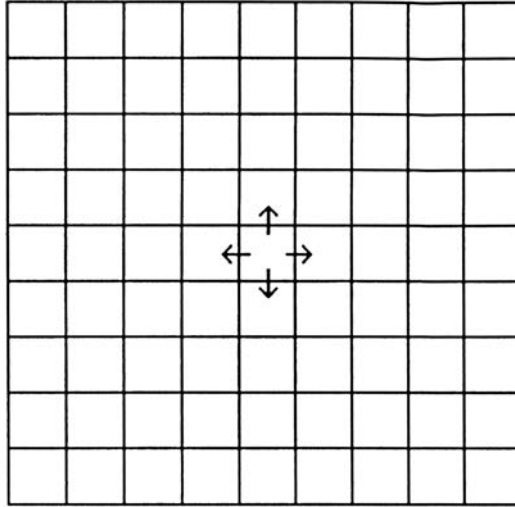


Figure 4. — Sur chaque cellule d'espace, il y a des interactions locales. De plus, les éléments sont susceptibles de se déplacer sur les cellules voisines (par exemple les 4 plus proches cellules).

Bailey retrouve la stabilité dès que la taille du réseau de cellules devient suffisante et pour des valeurs raisonnables des paramètres de mobilité des individus. Ce résultat est très intéressant car il montre que la spatialisation d'un modèle n'est pas triviale mais peut au contraire modifier de manière importante ses propriétés.

### LES TROIS GRANDS TYPES DE STRUCTURATIONS SPATIALES OBSERVÉS DANS LES MODÈLES DSD

Dans les modèles de dynamique spatiale, certaines configurations spatiales sont fréquemment observées. Par exemple, avec les mêmes jeux de paramètres et des conditions aux bornes fixées, en initialisant le modèle avec des conditions initiales aléatoires, au bout d'un certain nombre d'itérations, des distributions spatiales peuvent régulièrement apparaître et se maintenir par la suite. Il est possible de les classer grossièrement en trois grandes catégories :

- Des structures statiques : Il s'agit par exemple de structures cristallines présentant une périodicité spatiale. Ces périodicités spatiales sont susceptibles d'apparaître dès que les conditions aux limites sont imposées.

- Des structures spiralées (Fig. 5) : Il s'agit d'un processus dynamique dans l'espace et le temps. Une onde en forme de spirale se développe autour d'un centre d'organisation. Cette onde se propage dans le milieu en s'enroulant périodiquement autour de son centre. Le centre de cette onde spiralée lui-même se déplace lentement (ou le filament dans le cas 3D). Ces ondes spiralées ont été simulées dans les modèles de milieux excitable tels que les réactions BZ (Markus & Hess, 1990), dans les modèles cardiaques (Auger *et al.*, 1988, 1991 ; Kaplan *et al.*, 1988,

Markus *et al.*, 1992). Des expériences de cartographie électrique sur la paroi ventriculaire ont même permis de mettre en évidence que la tachycardie ventriculaire correspondait bien à une onde spirale.

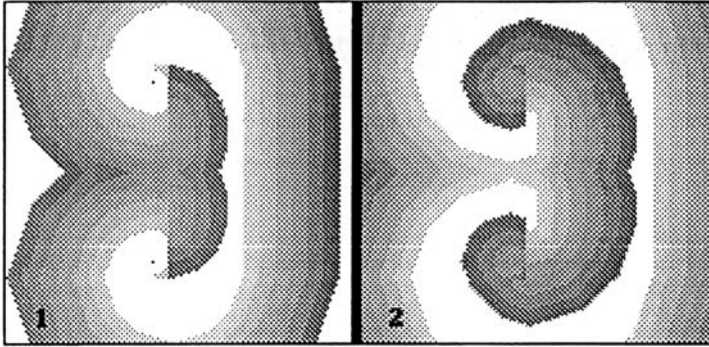


Figure 5. — Configuration spatiale de type onde spirale.

— Des structures imprédictibles ou chaotiques : Il s'agit de configurations complexes, d'apparence aléatoire et semblant imprédictibles. Dans Comins *et al.* (1992) et Hassell *et al.* (1991), les auteurs les ont qualifiées de structures chaotiques. Ces configurations sont caractérisées par une répartition spatiale des éléments qui semble due au hasard bien qu'elle soit engendrée par des règles parfaitement déterministes. De telles structures chaotiques ont été obtenues dans le modèle DSD hôte-parasite (Comins *et al.*, 1992) ainsi que dans les modèles cardiaques où on les associe parfois à la fibrillation ventriculaire. La figure 6 présente des configurations spatiales de type chaos à différents pas de temps ayant été obtenues par un automate cellulaire décrivant la propagation de l'onde de dépolarisation dans le ventricule cardiaque (Auger *et al.*, 1988, 1991). Une zone circulaire centrale d'ischémie (correspondant à une dispersion de la période réfractaire) induit un comportement chaotique en son centre et génère des ondes spiralées à l'extérieur.

D'autres structures intermédiaires sont susceptibles de se produire. Ces trois grands types de structures ont été observées dans le modèle hôte-parasite DSD (Comins *et al.*, 1992 ; Hassell *et al.*, 1991), ainsi que dans la plupart des modèles DSD. Il est même possible de réaliser des sortes de diagrammes de phase mettant en évidence des régions dans l'espace des phases (espace des paramètres du modèle) où sont observés tel ou tel type de structuration spatiale ou des structures statiques cristallines, ou des ondes spirales, ou un chaos spatial (Comins *et al.*, 1992 ; Hassell *et al.*, 1991).

#### POSSIBILITÉS D'UTILISATION DES MODÈLES AC-DSD EN DYNAMIQUE FORESTIÈRE

La question qui se pose à nous est la suivante : Dans quelle mesure ces modèles spatiaux AC ou DSD sont-ils pertinents pour la modélisation de la dynamique forestière ?

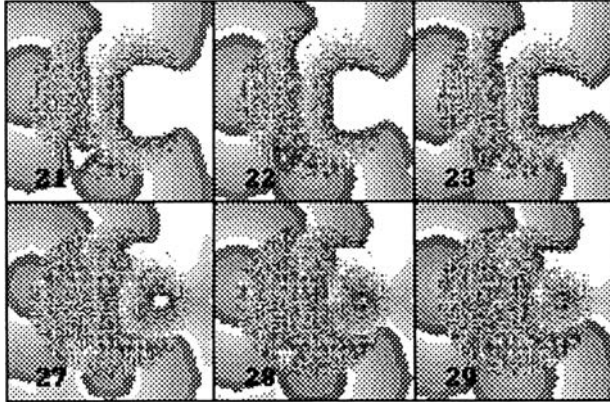


Figure 6. — Configuration spatiale de type chaos spatial obtenue par un automate cellulaire décrivant la propagation de l'onde de dépolarisation dans le ventricule cardiaque. Une zone circulaire centrale d'ischémie (correspondant à une dispersion de la période réfractaire) induit un comportement chaotique en son centre et génère des ondes spirales à l'extérieur.

Certaines tentatives d'applications ont déjà été réalisées (Czaran & Bartha, 1992). A notre avis, la réponse est positive sous certaines réserves. Ces modèles peuvent rendre compte de certains aspects de la dynamique spatiale des forêts en se fixant des objectifs assez ciblés. Les multiples aspects de la dynamique forestière ne peuvent certainement pas être pris en compte en bloc immédiatement dans un modèle AC ou DSD. Par contre, il est possible de fabriquer des modèles locaux AC-DSD pour répondre à des questions ciblées.

Par exemple, la régénération des forêts résulte de mécanismes particuliers tels que les chablis ou les substitutions. Le chablis correspond à la chute d'un ou de plusieurs arbres voire de vagues d'arbres s'entraînant dans leur chute. La substitution correspond à un arbre mort sur pied qui va être remplacé par un arbre qui pousse pratiquement au même emplacement et se substitue à son prédécesseur. Les observations faites par les forestiers montrent que des structures spatiales typiques sont engendrées par les chablis. Des structures en forme de couronnes (des arbres jeunes formant une couronne autour d'un arbre plus ancien au centre), des chapelets de couronnes ont été observés (J.-P. Pascal, comm. personnelle). Des ondes de propagation de chablis ont été observées (B. Riéra, comm. personnelle).

Les modèles locaux AC-DSD sont de bons candidats pour modéliser ces structures spatiales et pour déterminer la fréquence de ces structures. Des modèles DSD de croissance de couronnes circulaires (correspondant au feuillage de chaque arbre avec interaction entre ces couronnes lorsqu'elles se recouvrent) devraient permettre de prédire des structurations spatiales et leur fréquence dans le cas d'un chablis, d'une ouverture ou d'un arbre mort sur pied.

Des modèles de propagation des ondes de chablis sont également envisageables. Des modèles de croissance d'arbres sur parcelle locale pourraient être connectés dans le cadre d'un modèle de dynamique spatiale comportant des parcelles en interaction. Les processus de diffusion et de colonisation du milieu en interaction avec les espèces animales qui transportent les graines seraient

également modélisables par des modèles AC-DSD. A une échelle d'espace encore plus grande, des systèmes de parcelles emboîtées subdivisées en sous-parcelles elles-mêmes composées de parcelles encore plus petites et ainsi de suite sont envisageables pour tenter d'intégrer les échelles d'espace et de temps.

Un aspect important d'un modèle global AC-DSD de dynamique forestière sera l'intégration des échelles d'espace et de temps. Des outils de modélisation pour l'intégration des échelles d'espace permettraient de passer de l'échelle locale d'un arbre et de ses proches voisins à plusieurs hectares. En changeant d'échelle d'espace, des processus nouveaux se déroulant à des échelles de temps plus lentes peuvent apparaître. L'émergence de ces processus lents et globaux aux grandes dimensions spatiales reste encore mal comprise.

Un modèle global AC-DSD de la dynamique forestière ne pourra vraisemblablement être réalisé qu'après une phase de tests et de validation des modèles locaux. Une fois les règles de transition des états ou de passage des éléments d'une cellule à la suivante bien connues, un modèle de connection entre ces sous-cellules emboîtées en cellules plus grandes et ainsi de suite pourra être envisagé. Ce modèle à grande échelle pourra prendre en compte des variations du milieu non visibles à l'échelle locale mais sensibles à plus grande échelle. Par la suite, il est ainsi possible d'envisager un modèle global AC-DSD de dynamique forestière obtenu par connexion de ces différents modèles locaux validés.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

De nombreuses figures obtenues avec des modèles AC sont présentées dans Hess *et al.* (1990). La figure 7 donne un exemple où plusieurs ondes spirales coexistent et forment une configuration en forme de « Rose », d'après Hess *et al.* (1990).

Ce texte constitue une brève revue des modèles discrets de dynamique spatiale. D'autre part, il suggère que les modèles AC-DSD constituent un outil bien adapté à l'étude de la dynamique forestière. La réalisation de ces projets de modélisation passe par des associations entre des forestiers connaissant bien les mécanismes réels de régénération et de dynamique de la forêt et des modélisateurs connaissant bien les outils tels que les modèles AC-DSD et pouvant les simuler sur ordinateur. L'observation des configurations spatiales obtenues par des simulations sur l'ordinateur peut suggérer au forestier des plans d'expérience, valider des schémas théoriques ou encore les infirmer. Des groupes de forestiers-modélisateurs devront commencer à se mettre en place pour développer des modèles AC-DSD de dynamique forestière.

Il s'agit de réaliser des modèles dynamiques permettant de prévoir l'évolution de ces systèmes forestiers. La dimension humaine avec l'impact des activités de l'homme sur le milieu doit être prise en compte dans les modèles pour une meilleure gestion de ces milieux. Elle passe par une modélisation de la dynamique de la forêt aux différentes échelles d'espace et de temps.

## RÉSUMÉ

Nous présentons une revue des automates cellulaires AC (automates de von Neumann, jeu de la vie de Conway) et des modèles de dynamique spatiale



Figure 7. — L'automate « Rose », d'après Hess *et al.* (1990).

discretisés DSD. Nous classons les configurations spatiales obtenues par les modèles AC-DSD en trois grands types, les structures statiques, les ondes spirales et les structures chaotiques. Nous donnons divers exemples dans des domaines variés où ces modèles ont été utilisés. Ensuite, nous envisageons l'application de ces modèles de dynamique spatiale à la dynamique forestière. En particulier, ces modèles semblent bien adaptés pour l'étude des processus locaux de régénération tels que les chablis, les substitutions. Nous envisageons la possibilité de réaliser des modèles AC-DSD plus globaux intégrant les différentes échelles d'espace. Ces modèles pourraient être réalisés en emboîtant des sous-parcelles plus grandes et ainsi de suite. A chaque saut de niveau, des phénomènes non perçus à l'échelle locale pourraient être pris en compte. Cette méthode pourrait permettre de développer un modèle global AC-DSD de dynamique forestière.

#### SUMMARY

We present a brief review of cell automata (CA) models (von Neumann, Conway's game of life) and of models of spatial dynamics (SD) such as lattice gaz models. We show that the spatial patterns that are obtained can be classified in three main classes, static patterns (crystal lattice like), spiral waves dynamical patterns and chaotic patterns. Several examples corresponding to different topics are presented in which CA and SD models have been studied and used to describe a spatial dynamical process in a biological context. In the next section, we investigate the possibility to apply CA and SD models to forest dynamics. CA and SD models are good tools for the description of local processes of forest dynamics.

Two main local processes correspond to falling trees (one tree or several trees) creating an open area in the forest and also to the substitution process by which a dead tree is replaced by another younger tree which grows in its vicinity and progressively takes its place. We also discuss the possibility to develop CA-SD models to describe the forest dynamics at larger spatial scales. Such models would allow to couple several local models corresponding to small surface areas to represent the forest at a larger scale. Several levels of subdivision could be included to take into account different levels of organization corresponding to more and more global gradients.

## RÉFÉRENCES

- AUGER, P. & FAIVRE, B. (1993). — Propagation of extinction waves in spatial models of interspecific competition and selective predation. *Acta Oecologica*, 14 (6) : 781-805.
- AUGER, P., BARDOU, A., COULOMBE, A. & DEGONDE, J. (1988). — Computer Simulation of Ventricular Fibrillation. *Mathl Comput. Modelling*, 11 : 813-822.
- AUGER, P., COULOMBE, A., DUMÉE, P., GOVAERE, M.C., CHESNAIS, J.M. & BARDOU, A. (1991). — Computer Simulation of Cardiac Arrhythmias and of Defibrillating Electric Shocks. Effects of Antiarrhythmic Drugs, pp. 133-140. In : M. Remoissenet & M. Peyrard (eds), *Nonlinear Coherent Structures in Physics and in Biology. Lecture notes in Physics*, 394, Springer Verlag, Berlin.
- COMINS, H.N., HASSELL, M.P. & MAY, R.M. (1992). — The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. of Animal Ecology*, 61 : 735-748.
- CZARAN, T., BARTHA, S. (1992). — Spatiotemporal Dynamic Models of Plant Populations and Communities. *TREE*, 7 : 38-41.
- ERMENTROUT, G.B. & EDELSTEIN-KESHET, L. (1993). — Cellular Automata Approaches to Biological Modelling. *J. Theor. Biol.*, 160 : 97-133.
- HASSELL, M.P., COMINS, H. & MAY, R.M. (1991). — Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353 : 255-258.
- HESS, B., MARKUS, M., MÜLLER, S.C. & PLESSER, T. (1990). — *Art in Science : Fractal Geometry*. Arte Stampa, Daverio, Italie.
- HOGEWEG, P. (1988). — Cellular Automata for Ecological Modelling. *Applied Mathematics and Computation*, 27 (1) : 81-100.
- KAPLAN, D.T., SMITH, J.M., SAXBERG, B.E.H. & COHEN, R.J. (1988). — Nonlinear dynamics in cardiac conduction. *Math. Biosci.*, 90 : 19-48.
- LE GUYADER, H. & MOULIN, T. (1981). — *Théorie des automates et applications en Biologie*. Cours de la 2<sup>e</sup> Ecole de Biologie Théorique, Solignac, non publié.
- MARKUS, M. & HESS, B. (1990). — Isotopic cellular automaton for modelling excitable media. *Nature*, 57, n° 6288, 56-58.
- MARKUS, M., NAGY-UNGVARAI, Z. & HESS, B. (1992). — Phototaxis of spiral waves. *Science*, 257 : 225-227.
- OKUBO, A. (1980). — *Diffusion and ecological problems : Mathematical models*. Biomathematics, Volume 10, Springer Verlag, Berlin.
- TOFFOSI, T. & MARGOLUS, N. (1987). — *Cellular Automata Machines : A new Environment for Modelling*, MIT Press, Cambridge, Mass.