

# A PROPOS DES MODÈLES DE LA DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS HÉTÉROGÈNES : STRUCTURES, PROCESSUS DÉMOGRAPHIQUES ET MÉCANISMES DE RÉGULATION

François HOULLIER\*

## INTRODUCTION

Ce document est basé sur un constat banal, mais parfois omis : selon la situation étudiée, c'est-à-dire selon les questions posées et la nature des peuplements analysés, la caractérisation de ces peuplements et le type de modèles retenus ne sont pas identiques. Il s'agit là d'une des origines principales de la diversité des modèles utilisés et, à cet égard, le cas des forêts tropicales n'est pas différent de celui des forêts tempérées (Houllier *et al.*, 1991).

La *caractérisation d'un peuplement forestier hétérogène* pose d'abord des problèmes de *définition* et de *délimitation* — du peuplement lui-même et des unités fonctionnelles qui le composent —, problèmes qui sont exacerbés par les variations temporelles de ces limites (ex. fermeture progressive d'une trouée). Cette caractérisation concerne trois thèmes principaux — la composition spécifique, la structure dimensionnelle et les répartitions spatiales, horizontale et verticale — et peut être plus ou moins détaillée.

La différence entre la grande quantité de résultats disponibles pour les peuplements homogènes (ex. plantations tempérées et tropicales, futaies régulières tempérées) et le moindre niveau de connaissances sur les peuplements hétérogènes (ex. forêts de montagne, taillis-sous-futaie, forêts denses) s'explique principalement par l'existence d'un référentiel temporel commun à tous les peuplements équiennes, leur âge, et par leur plus grande facilité de caractérisation (Tableau I).

Cette facilité se traduit notamment par un meilleur contrôle des facteurs qui déterminent la dynamique des peuplements (station, matériel végétal, gestion). Il est ainsi plus facile d'expérimenter dans une plantation que dans un peuplement mélangé et inéquienne.

Une autre raison de la diversité des modèles tient au fait que *plusieurs processus interagissent dans la dynamique des peuplements* : la régénération (= fructification + dispersion + germination), la croissance des arbres existants et la mortalité naturelle et les prélèvements opérés par la gestion. Dans les forêts homogènes, ces processus interviennent séquentiellement et n'ont que des interactions faibles : il est donc possible, et plus simple, de n'étudier qu'un ou deux

---

\* ENGREF-INRA — Laboratoire de Recherches en Sciences Forestières, 14, rue Girardet, F-54042 Nancy Cedex.

TABLEAU I

*Exemples de modes de caractérisation des peuplements hétérogènes : chacun d'entre eux correspond à un point de vue particulier sur la forêt, sur son fonctionnement ou sur sa gestion.*

Caractéristiques globales du peuplement	Nombre de tiges, surface terrière, biomasse par hectare
Structure dimensionnelle	Histogramme des arbres par catégorie de diamètre et groupe d'espèces commerciales
Liste des arbres	Numéro, dimension et espèce (ou groupe d'espèces)
Carte des arbres	Coordonnées spatiales, dimension et espèce
Mosaïque de placeaux (de phases, d'unités)	Caractéristiques globales, histogramme ou liste d'arbres

processus à la fois. Dans les peuplements hétérogènes, la situation est moins claire et il est nécessaire d'appréhender simultanément ces processus et leurs interrelations.

A un niveau plus fin, ces processus démographiques peuvent être analysés comme la résultante de *mécanismes écophysiologiques* : photosynthèse, respiration, transpiration, nutrition. Ces processus et ces mécanismes dépendent de l'autécologie de l'espèce (de son « tempérament ») et du stade de développement (Tableau II). Ils font de plus l'objet de *régulations* qui s'expriment souvent au travers de *contraintes spatiales* : partage des ressources du milieu (eau, lumière, éléments minéraux), interactions physiques entre les arbres (chablis, contacts entre les cimes), relations à distance (dissémination des graines).

Ces relations spatiales se traduisent notamment par les notions, complémentaires et essentielles, de *densité* du peuplement, de *concurrence* entre arbres et de *statut social*. A nouveau, il est banal mais important de constater que ces notions sont mieux définies dans les peuplements homogènes que dans les peuplements hétérogènes.

Ce cadre général étant posé, ce document passe en revue quelques modèles : (i) en précisant les questions posées ; (ii) en analysant la finesse de la caractérisation adoptée et la manière dont ils prennent en compte les processus démographiques et leurs régulations ; et (iii) en indiquant brièvement leurs propriétés (sont-elles mathématiques ou biologiques ?), leur intérêt et leurs limites.

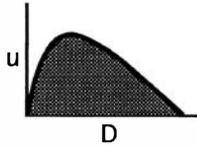
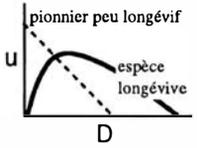
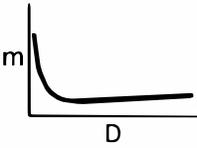
Certains de ces modèles n'ont pas été élaborés en forêt tropicale, mais tous ont été conçus dans le cadre de peuplements hétérogènes ou sont susceptibles de leur être appliqués.

## MODÈLES DE PRODUCTION GLOBAUX

*Objectif* : quantification (i) de l'effet de la densité du peuplement sur la production en biomasse et (ii) de l'influence de l'exploitation sur la vitesse de reconstitution de la biomasse forestière.

TABLEAU II

Illustration de quelques relations entre les critères de caractérisation des arbres et des peuplements (dimension, espèce), les mécanismes de régulation et d'interaction spatiales et les processus démographiques (croissance, mortalité, régénération).

Processus démographique	Dimension ou stade de développement	Espèce ou groupe fonctionnel (tempérament)	Espace (régulation, interaction)
Croissance			Densité, statut social, compétition, limitation de la croissance.
Mortalité			Statut social, compétition, extension des chablis.
Régénération (fructification, dissémination, germination)	Degré de maturité (âge ou stade de développement).	Mode de dispersion des graines, dormance.	Transport des graines, compétition, éclaircissement.

D = dimension des arbres, u = vitesse de croissance, m = taux de mortalité.

*Caractérisation* : on utilise une grandeur globale, X, relative au peuplement : surface terrière, volume ou biomasse sur pied.

*Modèle* : à partir du suivi de peuplements plus ou moins denses (par exemple, soumis à des éclaircies plus ou moins intenses) et installés sur des stations comparables, on déduit l'accroissement net de X pendant un pas de temps élémentaire, Pn, à partir du bilan entre l'accroissement brut des arbres existants, Pb, le recrutement, R, et la mortalité, M :

$$P_n = P_b(X/X_r) + R(X/X_r) - M(X/X_r) \quad [1]$$

où Xr est la valeur de X dans un peuplement de référence très dense (non éclairci) et X/Xr est une mesure de la densité du peuplement.

*Résultats et limites* : De tels modèles sont sans doute moins pertinents qu'en forêt homogène, mais il serait utile d'effectuer une synthèse des nombreux dispositifs existants (notamment au CIRAD-Forêts ; cf. Bergonzini & Houllier, 1992) pour dégager l'allure générale des courbes Pb(X/Xr), R(X/Xr), M(X/Xr)

et  $P_n(X/X_r)$  afin de rendre compte de la vitesse de reconstitution de la biomasse forestière (sans distinction d'espèces, ni de stades de développement) après exploitation.

## MODÈLES DÉMOGRAPHIQUES NON RÉGULÉS

*Objectif* : analyse et « test » de l'équilibre d'un peuplement (toutes espèces confondues) ou d'une population (une espèce) ; étude de la structure stable par classes de dimension.

*Caractérisation* : le vecteur  $N_t$  représente le nombre de tiges par catégorie de diamètre, toutes espèces confondues ou pour une espèce particulière.

*Modèles* : à partir du suivi individuel des arbres dans un (ou plusieurs) peuplement(s) pendant une période plus ou moins longue, on modélise la croissance et la mortalité en fonction de la dimension des arbres,  $D$  :

— soit par un modèle discrétisé (Buongiorno & Michie, 1980) :

$$N_{t+1} = UN_t + R \quad [2]$$

où  $U$  est une matrice de transition qui décrit la croissance et la mortalité et  $R$  est un vecteur qui représente la régénération (ou le recrutement, si les semis ne sont pas dénombrés).

— soit par un modèle continu (Gazel, 1983) :

$$\begin{cases} d(Nu)/dD = dN/dD u(D) + N(D)du/dD = -m(D)N(D) \\ N(0) = R \end{cases} \quad [3]$$

où  $D$  = diamètre,  $u(D)$  = accroissement annuel moyen en diamètre,  $m(D)$  = taux de mortalité annuel moyen,  $R$  = régénération (ou recrutement) annuelle moyenne.

*Résultats et limites* : sous l'hypothèse de permanence (on suppose que l'environnement ne varie pas et qu'il n'y a pas de régulation de la dynamique par l'état du peuplement), le modèle converge, dans la plupart des cas, vers un état d'équilibre stable déterminé par :

- $N^* = (I - U)^{-1} R$ , pour le modèle discrétisé [2] ( $I$  est la matrice unité) ;
- $N^*(D)$  = solution obtenue par intégration du système différentiel [3].

On peut donc : (i) comparer  $N_t$  (= structure actuelle observée) et  $N^*$ , (ii) tester ainsi « l'hypothèse nulle » de stabilité du peuplement actuel et (iii) dégager ses tendances d'évolution.

Ces modèles permettent aussi de montrer que (et comment) la structure des peuplements résulte du jeu des processus démographiques. L'analyse de sensibilité d'une variante du modèle [2] montre ainsi que le comportement asymptotique de ces modèles (c'est-à-dire la structure stable) a une sensibilité relative nettement plus forte à la mortalité qu'à la croissance ou aux paramètres de fécondité. Cette différence est liée à la longue durée de génération des peuplements forestiers. Elle justifie l'intérêt porté à l'étude de la *mortalité* (Durrieu de Madron, 1993).

En général, ces modèles négligent la structure floristique (au mieux, on traite indépendamment chaque espèce). Ces modèles s'appliquent à une *échelle de*

*plusieurs hectares* telle que la notion d'équilibre a un sens et que les phénomènes de régulation sont implicites (l'équilibre est impossible sur de petites surfaces). Ils ne sont pas bien adaptés à l'étude de l'effet de divers scénarios de gestion.

## MODÈLES DÉMOGRAPHIQUES EN TEMPS DISCRET AVEC RÉGULATION PAR LA DENSITÉ

*Objectif* : analyse et quantification de l'influence de la gestion sur la structure par classes de dimension et recherche de modes de gestion assurant un rendement et/ou une diversité structurale soutenus.

*Caractérisation* : le vecteur  $N_t$  représente le nombre de tiges par catégorie de diamètre, toutes espèces confondues ou pour une espèce particulière ; on utilise aussi une mesure globale de la densité du peuplement (par exemple, la surface terrière).

*Modèle* : à partir du suivi individuel des arbres dans des peuplements plus ou moins denses, on adapte le modèle [2] : (i) en modélisant la croissance et la mortalité en fonction du diamètre des arbres,  $D$ , et de la densité du peuplement ; (ii) en prédisant le recrutement en fonction de la densité du peuplement ; (iii) en introduisant un prélèvement,  $C_t$  (Buongiorno *et al.*, 1994) :

$$N_{t+1} = U(N_t)(N_t - C_t) + R(N_t) \quad [4]$$

où  $U(N_t)$  = matrice de transition (croissance et mortalité naturelle) et  $R(N_t)$  = vecteur de régénération (ou de recrutement, si les semis ne sont pas dénombrés).

*Résultats et limites* : l'introduction d'une régulation par la densité se traduit en général par un comportement oscillatoire amorti qui converge vers un état d'équilibre stable, au voisinage duquel le modèle linéarisé peut être étudié. Dans le cas où l'on adopte une version probabiliste, le modèle peut ne jamais converger vers un état d'équilibre (ce point reste à étudier plus précisément).

Comme pour les modèles démographiques non régulés, ces modèles ont d'abord été développés dans des cas simples (une seule espèce), mais il existe des pistes pour traiter simultanément le cas de plusieurs espèces (Lu & Buongiorno, à paraître) et pour rechercher un compromis entre un rendement économique soutenu et une diversité structurale et spécifique minimale (Buongiorno *et al.*, soumis).

Le choix de l'échelle à laquelle on peut appliquer le modèle n'est pas évident : en toute rigueur, il s'agit d'un morceau de peuplement dont la surface est celle des placettes d'inventaire (quelques ares) ou de parcelles (quelques hectares) ayant servi à estimer l'influence de la régulation par la densité.

## MODÈLES DE STRATES CONSTRUITS A PARTIR DE CONNAISSANCES ÉCOPHYSIOLOGIQUES

*Objectif* : étude de l'évolution de la structure verticale des peuplements et de la dynamique de reconstitution après exploitation.

*Caractérisation* : les approches de Shugart (1984) et de Bossel & Krieger (1991) reposent :

— sur un découpage de l'espace en unités élémentaires, correspondant à la taille moyenne d'une trouée (d'où le nom de « gap models ») ;

— et sur un découpage du peuplement en strates, chaque strate étant caractérisée par le nombre d'arbres qu'elle contient.

*Modèles* : ils sont ensuite fondés (i) sur un raisonnement écophysiologique global (bilan de carbone de la plante entière, atténuation de la lumière) et (ii) sur des relations d'allométrie entre le diamètre, la hauteur et la biomasse. Les flux entre strates dépendent de la production globale des strates et du nombre d'arbres qu'elles contiennent.

Ces modèles sont un cas particulier des modèles démographiques avec régulation par la densité. Leur originalité réside dans le fait que la régulation n'est pas empiriquement constatée à partir d'observations dendrométriques mais qu'elle est *a priori* postulée au travers d'hypothèses écophysiologiques concernant l'exploitation des ressources du milieu.

*Résultats et limites* : de tels modèles permettent de rendre compte qualitativement de l'impact de l'exploitation forestière et de la dynamique de reconstitution.

Ils se heurtent toutefois à certaines difficultés :

— le mode de découpage de l'espace ne possède aucun caractère intrinsèque : on peut envisager la taille moyenne d'une trouée ou la surface occupée par le houppier d'un arbre dominant ;

— l'agrégation d'espèces ayant des comportements différents : il est ainsi nécessaire de définir des « groupes fonctionnels » basés sur le tempérament des diverses espèces ;

— l'omission des facteurs stationnels et génétiques : le raisonnement est essentiellement basé sur la concurrence pour la lumière ;

— l'absence de relations entre unités élémentaires adjacentes : tout se passe comme si chaque unité avait une dynamique propre.

## MODÈLES DE CROISSANCE INDIVIDUELS

*Objectif* : étude de l'effet de la concurrence sur la croissance d'un arbre et élaboration de règles de gestion sylvicole.

*Caractérisation* : on dispose d'une carte des arbres du peuplement, de leur identification botanique et de leurs dimensions (diamètre, parfois hauteur).

*Modèle* : à partir du suivi individuel, pendant une période plus ou moins longue, d'arbres de dimensions variées placés dans des situations concurrentielles diverses, on modélise la croissance,  $\Delta x$ , en fonction de la dimension de l'arbre,  $x$ , et de la pression locale de concurrence :

$$\Delta x = \text{POT}(x, \text{espèce}) \text{ RED}(x, \text{espèce}, \text{densité}) \quad [5]$$

où  $\text{POT}(x, \text{espèce})$  est le potentiel de croissance de l'arbre étudié et  $\text{RED}(x, \text{espèce}, \text{voisins})$  est un réducteur qui dépend d'un indice de densité locale du peuplement.

*Résultats et limites* : un modèle de ce genre a été construit en forêt tempérée de montagne (pessière de la vallée de Chamonix) : le phénomène étudié est la

croissance en hauteur ; il est régulé par un indice empirique d'ombrage (Courbaud *et al.*, 1993). Ce modèle permet de rendre compte de la *sylvigénèse par substitution*. Il permet aussi de simuler et d'interpréter certains comportements collectifs, comme la formation de « bosses » au sein d'une trouée en régénération.

En forêt dense, la principale difficulté vient de la très forte variabilité résiduelle, de la nécessité de travailler au niveau spécifique (qui engendre un nombre limité d'individus), de la faible connaissance des variations stationnelles qui déterminent le potentiel, de la rareté des mesures portant sur le développement aérien des arbres et de l'absence d'indices de compétition dendrométriques efficaces (Favrichon, 1991 ; Gourlet-Fleury, 1992a, 1992b).

Une variante de ce modèle consiste à ne s'intéresser qu'aux arbres ayant une bonne croissance, à ajuster la fonction qui décrit leur potentiel de croissance et à en déduire un ordre de grandeur de la durée nécessaire pour qu'un jeune arbre atteigne une dimension exploitable (= révolution) et un ordre de grandeur de la durée minimale entre deux exploitations sélectives successives (Loffeier, 1988 ; Durrieu de Madron, 1993).

## MODÈLES DE MOSAÏQUE SANS INTERACTION SPATIALE

*Objectif* : étude de la composition et de la stabilité de la mosaïque forestière, estimation de la vitesse de renouvellement de la forêt.

*Caractérisation* : le peuplement est découpé en éléments fixes (ex. des quadrats). On réalise une typologie des éléments à partir des variables dendrométriques (analyse factorielle et classification). Cette typologie est interprétée selon une séquence de phases sylvigénétiques et permet de caractériser chaque élément par son stade de développement.

Le peuplement est alors décrit par le vecteur  $S_t$  qui contient la surface occupée par chaque stade de développement. On peut aussi le cartographier à un instant donné ou représenter les changements entre deux dates successives (Riéra *et al.*, en préparation).

*Modèle* : à partir du suivi de chaque élément de la mosaïque, on peut construire le modèle :

$$S_{t+1} = US_t \quad [6]$$

où  $U$  = matrice de transition.

Sous l'hypothèse de permanence, ce modèle admet, le plus souvent, un état d'équilibre stable  $S^*$  associé à la valeur propre unité de  $U$  (qui est, en général, d'ordre 1).

*Résultats et limites* : ce modèle permet de rendre compte empiriquement de l'existence de divers modes de *sylvigénèse* :

- *par chablis* : certains éléments retournent au stade initial ;
- *par substitution* : certains éléments « régressent » vers des stades « plus jeunes » sans pour autant repasser par le chablis.

La notion de vitesse de renouvellement perd alors sa signification : tout juste peut-on envisager d'estimer le temps moyen de retour au stade du chablis (en

adaptant les calculs de la durée de génération ; cf. Houllier & Lebreton, 1986), sachant que ce stade n'est pas systématiquement atteint lorsqu'il y a régression partielle du peuplement.

Cependant, ce modèle n'inclut pas d'informations sur la composition floristique. De plus, il ne permet pas réellement de simuler la mosaïque forestière, car il ne rend pas compte de certaines interactions spatiales :

— la propagation des chablis qui se traduit par un agrandissement progressif des trouées par casse des petits arbres voisins et/ou déstabilisation des grands arbres limitrophes (Durrieu de Madron, 1993) ;

— l'effet de la densité des éléments voisins sur la croissance des arbres de l'élément considéré (Durrieu de Madron, 1993) ;

— le mode de dispersion et d'installation plus ou moins agrégatif des semis.

### MODÈLES DE MOSAÏQUE AVEC INTERACTION SPATIALE : VERS UN AUTOMATE CELLULAIRE OU UN PROCESSUS DE GIBBS ?

*Objectif* : étude du renouvellement, de la stabilité et de la structure de la mosaïque forestière.

*Caractérisation* : le peuplement est découpé en éléments fixes (ex. quadrats). On peut envisager deux modes de caractérisation des éléments de la mosaïque :

— un mode synthétique en utilisant le stade de développement (cf. ci-dessus) : on dispose alors d'une carte  $E_t(x, y)$  = stade de développement de chaque élément de coordonnées  $(x, y)$ .

— ou un mode analytique par un histogramme du nombre de tiges par catégorie de diamètre (la représentation d'ensemble est moins facile).

*Modèles* : on peut envisager deux approches selon le mode de caractérisation adopté : la première s'apparente aux modèles statistiques de processus ponctuels, la seconde aux automates cellulaires.

Dans le cas d'une caractérisation synthétique, on peut se baser sur un suivi de chaque élément de la mosaïque pour estimer les probabilités de transition d'un stade à un autre en fonction de l'état initial de l'élément considéré et de l'évolution des éléments voisins :

$$P(E_{t+1}(x, y) | E_t(x, y), E_t(x', y')) \text{ où } (x', y') = \text{voisin de } (x, y) \quad [7]$$

Dans le cas d'une caractérisation analytique, on peut imaginer de construire un modèle inspiré de [4] où la croissance des arbres, leur mort sur pied et la régénération dépendent de l'état local du peuplement (on considère un élément et ses voisins pour estimer la densité locale) tandis que la mortalité par chablis résulte de la superposition d'un phénomène aléatoire (chablis primaires de Durrieu de Madron, 1993) et d'un phénomène de propagation (extension des trouées par les chablis secondaires).

A ma connaissance, il n'existe pas vraiment de modèles de ce genre. Les « gap models » (Shugart, 1984) ne rendent en effet compte que de l'évolution d'un élément de la mosaïque, considéré isolément.

*Résultats et limites* : l'estimation des paramètres de tels modèles n'est pas aisée. La principale difficulté est introduite par l'existence de *relations de voisinage* : cette difficulté est d'ailleurs plus grande pour la mortalité par chablis et la régénération que pour la croissance et la mortalité sur pied pour lesquelles on sait estimer l'effet de la densité du peuplement.

Il semble difficile d'obtenir des résultats théoriques généraux par des calculs analytiques (par exemple, la taille moyenne des trouées, le temps de retour des chablis en un même point), surtout lorsqu'on adopte une caractérisation analytique du peuplement. En revanche, il semble plus facile d'explorer le comportement qualitatif de ces modèles en recourant de manière intensive à des simulations.

## RÉSUMÉ

Ce document passe en revue un certain nombre de méthodes et de modèles utilisés pour décrire et simuler la dynamique des peuplements hétérogènes dont les forêts denses humides constituent un exemple emblématique. On y insiste sur les problèmes liés (*i*) à la définition, la délimitation et la caractérisation de l'objet étudié, (*ii*) à l'interaction entre processus démographiques et (*iii*) aux contraintes spatiales qui régulent les mécanismes biologiques (compétition, densité du peuplement).

On rappelle l'existence et les caractéristiques des modèles de production globaux, des modèles démographiques en temps discret, régulés ou non par la densité du peuplement, des modèles de trouées basées sur une stratification verticale du peuplement, des modèles de mosaïque, sans ou avec interaction spatiale, et des modèles de croissance individuels.

## SUMMARY

This paper reviews several methods and models that are used for describing and simulating the dynamics of heterogeneous forests of which dense rain forests constitute an emblematic illustration. The emphasis is put on problems related (*i*) to the definition, delineation and characterization of such stands which exhibit highly diversified vertical, horizontal and size structures, (*ii*) to the interaction between demographic processes (growth, regeneration and mortality), and (*iii*) to the spatial constraints (*e.g.* competition, density-dependence) which regulate biological mechanisms.

The existence and properties of the following types of models are briefly reminded : stand yield models based on a global mass budget ; discrete-time demographic models for stage-structured populations, whether including or not density-dependence ; gap models based on a description of the vertical stratification of the forest ; mosaic models, whether including or not spatial interactions between the units of the mosaic ; individual growth models based on a description of tree-to-tree competition.

## RÉFÉRENCES

- BERGONZINI, J.C. & HOULLIER, F. (1992). — Modélisation de la croissance forestière. In : « Environnement et Développement durable, Contribution de la Recherche Française dans les Pays en Développement », Ministère de la Recherche et de l'Espace (Paris), 61-62.

- BOSSEL, H. & KRIEGER, H. (1991). — Modelling and simulation of mixed natural forest dynamics. In : Biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. Colloque IUFRO, Wageningen (Pays-Bas), 10 pages (à paraître dans *Forest Ecology and Management*).
- BUONGIORNO, J. & MICHIE, B.R. (1980). — A matrix model of uneven-aged forest management. *Forest Sci.*, 26 (4), 609-625.
- BUONGIORNO, J., PEYRON, J.L., HOULLIER, F. & BRUCIAMACCHIE, M. (soumis). — Growth and management of mixed-species uneven-aged forests in the french Jura : implications for economic returns and tree diversity. *Forest Science*.
- COLLINET, F. (1993). — *Bilan sur les méthodes de modélisation quantitative en forêt dense tropicale humide*. DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques (Université Lyon I), mémoire bibliographique, 45 pages.
- COURBAUD, B., HOULLIER, F. & RUPÉ, C. (1993). — Un modèle de croissance en hauteur des arbres en pessière pure irrégulière de montagne. *Ann. Sc. forest.*, 50 (4), 337-352.
- DURRIEU DE MADRON, L. (1993). — *Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou (Guyane française)*. Thèse de doctorat, ENGREF (Nancy).
- FAVRICHON, V. (1991). — *Sur quelques relations entre la croissance des arbres et la structure des peuplements en forêt semi-décidue (République Centrafricaine)*. DEA Ecosystèmes Forestiers Tropicaux (Université Paris VI), CIRAD-CTFT (Nogent/Marne).
- GAZEL, M. (1983). — *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane*. ONF (Cayenne).
- GOURLET-FLEURY, S. (1992a). — *Indices de compétition : les possibilités d'application à la gestion en forêt dense tropicale humide*. DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques (Université Lyon I), Mémoire bibliographique, CIRAD-Forêt (Kourou).
- GOURLET-FLEURY, S. (1992b). — *Simulation d'éclaircies sur le dispositif sylvicole de Paracou (Guyane française), recherche de méthodes d'intervention en forêt, après exploitation*. DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques (Université Lyon I), Mémoire technique, CIRAD-Forêt (Kourou).
- HOULLIER, F., BOUCHON, J. & BIROT, Y. (1991). — Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. *Rev. For. franç.*, XLIII (2), 87-108.
- HOULLIER, F. & LEBRETON, J.D. (1986). — A renewal equation approach to the dynamics of staged-grouped populations. *Mathematical Biosciences*, 79, 185-197.
- LOFFEIER, M. (1988). — *Sylvigénèse et sylviculture en forêt sempervirente du Coorg (sud-ouest de l'Inde)*. Thèse de doctorat, Université Paris VI, Institut Français de Pondichéry.
- LU, H. & BUONGIORNO, J. (à paraître). — Long- and short-term effects of alternative cutting regimes on economic returns and ecological diversity in mixed-species forests. *Forest Ecology and Management*.
- RIÉRA, B., PÉLISSIER, R. & HOULLIER, F. (en préparation). — Essai de délimitation spatiale d'unités structurales de végétation : une mosaïque.
- SHUGART, H.H. (1984). — *A theory of forest dynamics*. Springer Verlag, Berlin.