

2 m 11. 3444.9

Université de Montréal

**Caractérisation de l'auto-organisation et
de la complexité des écosystèmes**

Par
Francis Meloche

Département de géographie
Faculté des arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences (M.Sc.)
en géographie

Dépôt initial : 2 août 2005
Dépôt final :



© Francis Meloche, 2005

Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

PAGE D'IDENTIFICATION DU JURY

Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Caractérisation de l'auto-organisation et de la complexité des écosystèmes

présenté par :

Francis Meloche

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Pierre Gangloff

Président-rapporteur

Lael Parrott

Directrice de recherche

Danielle Marceau

Membre du jury



Résumé

Depuis quelques années, la discipline de l'écologie, par ses grandes problématiques et son cadre épistémologique général structuré autour du concept des écosystèmes, s'est vue renforcée par une approche basée sur les principes et la théorie des systèmes complexes. Cette conceptualisation rattachée aux systèmes complexes emploie différents outils associés à la physique et à la mathématique, dont le comportement non linéaire (phénomène de rétroaction) et l'auto-organisation, pour expliquer la dynamique temporelle des écosystèmes. Dans cette étude, nous tentons de caractériser l'auto-organisation et la complexité au sein des écosystèmes en analysant des séries temporelles de différentes variables environnementales. Des données provenant de cinq sites du projet BOREAS, d'un site de la forêt boréale suédoise et d'un parc boisé dans la ville de Phoenix, Arizona, sont analysées et comparées. Basée sur la prémisse que la capacité d'utilisation d'énergie solaire par un écosystème dépend de son état de maturité, la dynamique de consommation d'énergie solaire est examinée afin de déterminer la capacité d'auto-organisation de ces différents écosystèmes. Les résultats de cette analyse démontrent la capacité de ce type de mesure à différencier la maturité des écosystèmes. La complexité de la dynamique des écosystèmes est évaluée à partir de mesures d'information appliquées aux séries temporelles relatives à la concentration en dioxyde de carbone. Dans cette analyse, la transformation des séries chronologiques illustrant des concentrations en dioxyde de carbone vers des séries de symboles binaires permet d'évaluer la structure temporelle de cette concentration. En outre, les résultats de cette analyse démontrent que les écosystèmes urbains et forestiers sont caractérisés par des niveaux de complexité distincts. Or, il demeure difficile de distinguer les séries provenant de sites semblables, c'est-à-dire ceux appartenant à la forêt boréale, mais ayant des niveaux de perturbation différents. Une analyse du spectre de puissance de ces séries temporelles a été également effectuée. Cette analyse a permis de noter la présence de l'auto-organisation critique (SOC) au sein des systèmes étudiés. Enfin, cette étude illustre l'applicabilité de

méthodes d'analyse basées sur la théorie des systèmes complexes afin de caractériser différents types d'écosystèmes à l'aide de données environnementales couramment recueillies par des tours d'échantillonnage.

Mots clés : complexité, auto-organisation, dissipation d'énergie, analyse de séries chronologiques, forêt boréale, intégrité écologique

Abstract

Recently, ecology, with its general epistemological framework structured around the ecosystem concept, has been reinforced by an approach based on the principles and theories of complex systems. This approach uses various conceptual tools originating from the fields of physics and mathematics, such as nonlinearity (feedback loops) and self-organization, to characterize the temporal dynamics of ecosystems. In this study, we attempt to characterize the degree of self-organization and complexity of ecosystems through an analysis of time series of different environmental variables. Data collected from five sites from the BOREAS project, one site from the boreal forest in Sweden and another one from a park in the city of Phoenix, AZ are analyzed and compared. Based on the premise that the capacity of an ecosystem to use solar energy depends on its maturity, the dynamics of solar energy consumption is investigated to determine the level of self-organization of the various ecosystems. The results show the capacity of such a measure to differentiate between the maturity levels of different ecosystems according to their solar energy consumption. The complexity of the temporal dynamics of the ecosystems is characterized using information-based measures applied to time series of carbon dioxide concentration. The transformation of a quasi-continuous time series into a binary symbol sequence enables us to evaluate the structure of the time series. This analysis shows distinct levels of complexity characterize forest and urban ecosystems. However, it is difficult to discriminate time series from similar regions, such as those from the boreal forest, that have different levels of disturbance. A power spectrum analysis of the time series of carbon dioxide concentrations was also performed. This analysis suggests the presence of self-organized criticality (SOC) in the studied ecosystems. Overall, this study demonstrates the applicability of complex systems based methods for the characterization of different types of ecosystems using readily available environmental variables from standard monitoring towers.

KEY-WORDS: complexity, self-organization, energy dissipation, ecological integrity, time series analysis, boreal forest.

Table des matières

Résumé	3
Abstract	5
Table des matières	6
Liste des figures et tableaux	8
Remerciements	9
Chapitre 1 : Introduction	10
Chapitre 2 : Contexte de recherche	13
2.1 Étude des écosystèmes selon la théorie des systèmes complexes	13
2.1.1 Émergence	14
2.1.2 Non-linéarité	15
2.1.3 Auto-Organisation	17
2.2 L'Auto-Organisation au sein des écosystèmes	18
2.2.1 Structures de Dissipation	19
2.2.2 Études antérieures	20
2.3 Caractérisation de la complexité en écologie	24
2.3.1 Mesures d'informations	26
2.3.2 Mesures de complexité	28
2.3.3 Études antérieures	30

Chapitre 3 : Article	35
<i>Characterization of Self-Organization and Complexity in Time Series of Standard Productivity Measures of Ecosystems.</i>	
1. Introduction	35
2. Methodology	40
Data source	41
Self-organization analysis	42
Energy dissipation efficiency	43
Power spectrum	45
Complexity analysis	46
2.3.1 Shannon entropy	47
2.3.2 Mean information gain	47
2.3.3 Fluctuation complexity	48
2.3.4 Rényi complexity	48
3. Results	52
3.1 Self-organization analysis	52
3.1.1 Energy dissipation efficiency	52
3.1.2 Power spectrum	54
3.2 Complexity measures	56
5. Conclusion	60
Chapitre 4. Conclusion	63
Références	66

Liste des tableaux et figures

Chapitres 1 et 2

Figure 1 : Fenêtre de cinq symboles parcourant une série binaire (Wolf, 1999).	25
Figure 2 : Courbe de complexité en fonction de l'information.	26
Figure 3 : Valeur des différents indices et le niveau de complexité associé	30
Tableau I : Valeurs des variables pour cinq stades de développement d'un écosystème, tiré de Schneider et Kay (1994)	22
Tableau II : Propriétés des données sélectionnées, tirées de Lange <i>et al.</i> 1997	31
Tableau III : Résultats de complexité de Lempel-Ziv, tirés de Lange <i>et al.</i> 1997	32

Chapitre 3

Figure 1 : Methodology diagram	40
Figure 2 : . Map of the Boreas project region of study.	42
Figure 3 Rényi Complexity depending on different α for the Phoenix and Old Aspen sites	50
Figure 4 : Mean Information Gain (a) and Fluctuation Complexity (b) values as a function of word length for five of the study sites	51
Figure 5 : Relationship between information and complexity measures.	57
Table I : Characteristics solar energy data	43
Table II : Statistics and characteristics of each carbon dioxide time series	45
Table III : Mean R_n/K^* for different sites depending on their dominant species	52
Table IV : Result of Fourier Transformation of seven CO ₂ concentration time series	54
Table V : Results of four Complexity and Information measures for seven CO ₂ concentration time series	56

Remerciements

Ce mémoire de maîtrise n'aurait pu se faire sans la présence et l'aide de plusieurs personnes. Tout d'abord, j'aimerais remercier mes parents, Francine Langlois et Serge Meloche pour leur encouragement et leur soutien. Sans leur appui, je n'aurais probablement pas eu le courage d'entreprendre un projet de cette taille. Je remercie également ma directrice, Lael Parrott, qui a bien voulu me prendre dans son équipe et qui m'a fourni une aide, un soutien autant moral que scientifique d'une valeur inestimable. Enfin, un merci tout spécial à ma copine, meilleure amie et conjointe de tous les jours, Pascale Roussel, pour son soutien moral, ses encouragements et surtout son amour.

Chapitre 1. Introduction

La nature caractérisée par une vaste diversité animale et végétale ainsi que par une gamme de patrons spatiaux et temporels demeure, encore aujourd'hui, une entité difficile à définir. Les approches traditionnelles utilisées en écologie pour étudier les écosystèmes sont principalement centrées sur les organismes et leur fonctionnement (McGlade, 1993). Certes, la Terre ne serait pas ce qu'elle est si son fonctionnement se limitait à celui des organismes qui la composent. En effet, la dynamique d'un écosystème est le résultat de processus aussi bien temporels que spatiaux œuvrant à différentes échelles (Hari et Müller, 2000). Prenons la Terre comme exemple d'écosystème. À une échelle d'analyse plus grossière, elle interagit avec l'atmosphère, au moyen d'un transfert d'énergie ou de matière. À l'échelle continentale, il existe des écosystèmes ou des régions qui interagissent entre autres par le biais de vents ou de courants marins. Par ailleurs, à l'intérieur même de ces écosystèmes, vit une panoplie d'organismes interagissant entre eux et avec leur environnement. Il est alors possible d'analyser l'organisation à une échelle encore plus fine, tel qu'au niveau génétique d'un organisme.

En plus de l'interdépendance existante entre les éléments d'une même échelle, des mécanismes additionnels provoquent des rapports entre les différentes échelles. Il s'agit en fait du phénomène de rétroaction. Cette hiérarchie des interactions rend l'analyse et la compréhension de la dynamique de systèmes, tels que les écosystèmes terrestres, complexes. La problématique générale est de caractériser la dynamique d'un système en se basant sur les méthodes et les fondements de l'étude des systèmes complexes, c'est-à-dire de décrire un écosystème selon sa dynamique et non selon ses composantes.

Basée sur la prémisse, proposée par Schneider et Kay (1994), que la capacité d'utilisation d'énergie solaire par un écosystème dépend de son niveau d'organisation, la dynamique de consommation d'énergie solaire sera étudiée afin de déterminer la capacité d'auto-organisation de différents écosystèmes. L'hypothèse de départ est qu'un écosystème forestier mature serait capable d'utiliser de façon plus efficiente l'énergie solaire disponible. Afin de vérifier cette hypothèse, le ratio d'énergie solaire utilisé par un écosystème sera calculé pour cinq sites d'âge différent soit, mature et jeune. Pour chacun des écosystèmes, deux variables seront examinées : l'énergie solaire totale reçue par un écosystème et la radiation solaire de longue longueur d'onde retournant vers l'atmosphère. Avec ces deux variables, il est possible de calculer le pourcentage d'énergie solaire qui est utilisé.

La seconde hypothèse est que la dynamique complexe des écosystèmes peut être démontrée, en analysant les variations temporelles de dioxyde de carbone au-dessus de la canopée forestière, à l'aide des techniques de la théorie de l'information. Certaines études démontrent que des systèmes composés de nombreux individus auraient un comportement dans le temps et dans l'espace qui pourrait être caractérisé de complexe (Nicolis and Prigogine, 1989; Lange *et al.* 1997; Lange, 1999; Lange *et al.* 1999, Wolf, 1999). La notion de complexité réfère au fait que ce genre de système aurait une dynamique spatiale et temporelle qui se situerait entre les extrêmes de l'ordre et de l'aléatoire. Dans cette étude, la dynamique temporelle de concentration en dioxyde de carbone sera analysée afin d'en vérifier la nature complexe. Sept différentes séries temporelles de concentration de dioxyde de carbone provenant de différents écosystèmes, autant urbains que forestiers, ont été sélectionnées. Différentes techniques d'analyse provenant de la théorie de l'information seront utilisées afin de caractériser la nature complexe de ses séries chronologiques.

Les écosystèmes sont souvent perçus comme des exemples types lorsqu'il est question de systèmes complexes (Levin, 1998). Cependant, peu d'articles ont été publiés sur la caractérisation de la complexité appliquée à des écosystèmes. Ce mémoire présente une application des concepts théoriques de l'auto-organisation et de la complexité afin de caractériser la dynamique temporelle d'écosystèmes. Plus précisément, nous tenterons de comprendre comment des systèmes, ayant parfois des milliers d'individus, sont caractérisés par des structures similaires et un grand niveau d'organisation. Enfin, ce mémoire est réalisé afin d'aider à mieux comprendre l'application de théories et l'utilisation de méthodes reliées au domaine de l'étude des systèmes complexes à la caractérisation de données environnementales. Ce mémoire est également écrit en partie sous forme d'article scientifique, rendant ainsi l'information disponible et plus accessible à la communauté scientifique.

Le premier chapitre présente la problématique ainsi que les objectifs de la recherche et met en lumière les divers apports de connaissance se rapportant à cette étude. Le second chapitre constitue une revue de la littérature portant sur la théorie et les concepts de l'étude des systèmes complexes. Différentes études se rapportant au sujet d'intérêt y sont également présentées. Le troisième chapitre se compose de l'article scientifique à l'intérieur duquel la méthodologie et les résultats sont présentés. Enfin, le quatrième chapitre est consacré à la conclusion générale du mémoire.

Chapitre 2. Contexte de recherche

Ce chapitre a pour but de tracer un portrait global de l'étude des systèmes complexes ainsi que de définir certains concepts-clés. Il est primordial de définir ce qu'est un système complexe ainsi que de donner quelques exemples de recherches scientifiques.

2.1 Étude des écosystèmes selon la théorie des systèmes complexes

Erwin Schrödinger (1944) est l'un des premiers chercheurs à avoir tenté de rassembler les processus fondamentaux de la physique et de la biologie et à avoir exploré les théories en matière de thermodynamique afin d'analyser et de chercher à mieux comprendre le fonctionnement des systèmes vivants. Cette approche vise à analyser un système vivant, tel un écosystème, selon sa dynamique et non selon sa composition. Or, depuis la publication des travaux de Schrödinger (1944), l'hypothèse affirmant que l'individu joue un grand rôle sur le comportement d'un système a monté en popularité au sein de la communauté scientifique (Kauffman, 1993). Cependant, il ne suffit pas d'approfondir sur la plus petite unité d'un système, mais bien de comprendre et de caractériser la dynamique émergente de l'interaction entre les différentes composantes. Subséquemment, en plus de chercher à mieux comprendre le fonctionnement d'un élément, il est également important d'analyser la dynamique du système. La théorie des systèmes complexes tente donc de répondre à ces questions de dynamique des systèmes.

Un système complexe est un système à multiples composantes dont le comportement global ne peut être réduit à une simple description du comportement d'un individu (Camazin *et al.* 2001; Kauffman, 1995; Nicolis et Prigogine, 1989; Kay, 1984). Les principales caractéristiques d'un système complexe sont l'émergence, la non-linéarité et l'auto-organisation.

2.1.1 Émergence

Dans un premier temps, au sein d'un système complexe, les nombreuses interactions entre les différentes composantes obéissent à une dynamique et à une structure à l'échelle du système (Parrott et Kok, 2000). Ces phénomènes, que l'on qualifie d'émergents, se manifestent tant au niveau spatial que temporel. Cette conception corrobore à l'idée que « *le tout est plus que la somme de ses parties* » (Schrödinger, 1944). La musique peut servir à illustrer la notion d'émergence. Malgré le fait que les sons de deux sources indépendantes entrent dans notre oreille, l'émotion générée par la combinaison des deux est, pour notre cerveau, totalement différente de celle provoquée par les deux sons entendus isolément (Waldrop, 1992). Dans cet exemple-ci, il ne suffit pas de connaître les deux sons ainsi que leurs caractéristiques propres pour comprendre l'émotion qui en découle. En effet, cette émotion est émergente de la combinaison des deux sons.

La littérature scientifique compte plusieurs recherches se rapportant au concept d'émergence, et ce, pour différents types de domaines tels que l'écologie forestière, les populations d'animaux et l'origine de la vie (De Boer, 2001; Kaufmann, 1993, 1995; Nicolis et Prigogine, 1989). En fait, la façon de percevoir les systèmes a beaucoup évolué depuis les deux dernières décennies (De Boer, 2001). Entre autres, la façon de décrire la dynamique de transport de sédiments a pareillement progressé. En effet, il existe des hypothèses selon lesquelles le paysage à macro-échelle aurait des propriétés nouvelles résultant de ce qui se passe à micro-échelle. De Boer (2001) affirme que selon les règles simples d'érosion et de dépôt de sédiments appliquées à l'échelle du grain de sable, il en résulte des formes et des attributs complètement différents et n'ayant aucune ressemblance avec ceux obtenus à micro-échelle. La structure des alvéoles d'une ruche d'abeilles est également un exemple de structure émergente de l'interaction d'individus. La structure des alvéoles ainsi que leur contenu sont primordiaux pour la survie de la colonie d'abeilles. De ce fait, certains patrons spatiaux sont observables dans la subdivision de la ruche en différentes zones concentriques.

Ces différentes zones sont utilisées pour l'entreposage du pollen et du miel ainsi que pour le développement des œufs (Camazine *et al*, 2001). Ce patron concentrique des alvéoles est donc le résultat de centaines d'abeilles et l'explication de cette formation est encore incertaine. Il existe différentes hypothèses, mais il est possible que cette forme concentrique soit le résultat émergent du travail des abeilles et non d'un plan que toutes les abeilles auraient à la naissance (Camazine *et al*, 2001).

2.1.2 Non-linéarité

La dynamique d'un système complexe est particulièrement intéressante du fait qu'elle n'est ni ordonnée ni chaotique. On peut également qualifier la dynamique d'un système complexe de non linéaire (Parrott et Kok, 2000). Un processus est dit non linéaire lorsqu'il n'y a pas de rapport proportionnel simple entre la cause et l'effet. Par conséquent, lorsqu'un système est perturbé, sa réponse ne sera pas nécessairement proportionnelle à cette perturbation (Bak et Chen, 1991). Selon cette notion de non-linéarité, un écosystème serait sujet à un changement drastique d'état suite à de petites perturbations, comme la perte d'un individu, ou suite à de plus grandes, tel qu'un incendie de forêt par exemple. Cette dynamique particulière pose problème lorsqu'il est question de prévisions à long terme. Pour faciliter l'étude de systèmes non linéaires, ainsi que pour d'étudier le comportement d'un système suite à différentes perturbations, la modélisation constitue la méthode la plus utilisée. Le concepteur d'un modèle non linéaire perturbe le modèle, testant ainsi différentes variables afin d'en apprendre davantage sur les points critiques du système et sur son homéostasie (résistance aux changements). Il ne tente pas de contrôler le système complexe en le quantifiant et en maîtrisant sa causalité; il désire augmenter ses « intuitions » en ce qui concerne le fonctionnement du système, afin de pouvoir interagir avec lui de manière plus harmonieuse (Mcglade, 1993)

Un écosystème constitue un bon exemple de système non linéaire. Un simple

changement dans l'état de l'écosystème peut avoir un effet positif ou négatif sur sa dynamique et la magnitude de cette répercussion est presque impossible à connaître avec certitude (Rind, 1999). Tous les écosystèmes sont exposés à des variations graduelles du climat, à la disponibilité des nutriments et à la fragmentation des habitats. On assume donc que la réponse d'un écosystème à ces variations se fera aussi de façon graduelle. Cependant, des études ont démontré que des changements progressifs dans l'état d'un écosystème peuvent être entrecoupés de variations plus radicales, faisant passer l'écosystème par différents états stables (Scheffer *et al.*, 2001). Plusieurs études démontrent que la nature arborée ou herbacée d'un écosystème est représentative de ce changement drastique d'état, et par le fait même, de la non-linéarité dans la dynamique des écosystèmes (Scheffer *et al.*, 2001). Cette non-linéarité est l'une des raisons pour lesquelles ce type de système ne peut être compris au moyen d'une simple description et décomposition de ses composantes.

Ce concept a également été démontré à l'aide de la théorie d'auto-organisation critique proposée par Bak et Chen (1991) grâce à un modèle informatique. Plus précisément, ce modèle permet de simuler des avalanches à partir d'une montagne de sable. Ces avalanches sont causées par un seul et même processus, soit la chute d'un grain de sable. Bak et Chen (1991) ont démontré que sous l'effet d'une même perturbation, la chute du grain de sable, l'amplitude des avalanches (mesurée par le nombre de grains emportés) varie d'un extrême à un autre. Un simple grain de sable peut causer une avalanche d'une amplitude désastreuse, mais il peut également provoquer de très faibles avalanches. Il s'avère donc exact de dire que la dynamique de ce système se situe aux frontières du chaos, puisque la même perturbation peut avoir un impact minime sur le système ou, dans un autre cas, causer sa perte.

2.1.3 Auto-organisation

L'auto-organisation est décrite comme étant un processus par lequel, à l'aide d'un flux d'énergie ou de matière, le système s'organise afin d'utiliser cette matière et cette énergie de façon plus efficace (Kay, 1983). Selon le ratio entre l'énergie qui entre dans un système et l'énergie qui en ressort, une agrégation de différents éléments peut se produire afin d'optimiser l'utilisation de cette énergie. Cette utilisation d'énergie par les agrégats peut être quantifiée et observée dans le temps (Fränzle, 2000). Un exemple simple d'auto-organisation est celui d'un vortex se formant dans le fond d'un bain rempli d'eau. Le vortex se forme dans le fond d'un bain lorsque l'on enlève le bouchon; l'énergie potentielle se dissipe conduisant au retour à un état plus stable. L'eau s'organise afin d'avoir un rapport efficace entre l'air sortant du tuyau et l'eau qui y entre, de manière à évacuer le plus d'eau en moins de temps possible.

L'idée d'utiliser le ratio d'énergie dissipé par un système pour d'écrire son niveau d'auto-organisation est à la base d'un courant de pensée cherchant à lier le fonctionnement d'un écosystème aux principes de thermodynamique (Fränzle, 2000). Dans cette optique, plusieurs chercheurs proposent l'hypothèse qu'un écosystème s'organise afin de mieux répondre au stress et au flux d'énergie et de matière (Kauffman, 1993; Schneider et Kay, 1994). Les plus récents débats chez les théoriciens de l'évolution rapportent que l'évolution constitue un type d'optimisation d'un système afin de mieux répondre au changement survenu dans son environnement (Kauffman, 1993).

En résumé, l'auto-organisation est le processus utilisé par un système vivant, tel un écosystème, pour maintenir et maximiser l'utilisation de l'énergie disponible, c'est-à-dire pour dissiper son énergie. Il est important de noter que les lois qui gouvernent l'auto-organisation des systèmes sont encore sujettes à de nombreux débats (Kutsch *et al.* 2001). Certains scientifiques tentent également de démontrer la relation plausible entre l'auto-organisation des systèmes écologiques et l'intégrité de ces derniers (Schneider et Kay, 1994;

Ulanowicz, 1995; Müller, 1998). En ce sens, plus le niveau d'auto-organisation est élevé, plus l'écosystème peut être qualifié d'intègre (Schneider et Kay, 1994).

2.2 L'auto-organisation au sein des écosystèmes

Chaque individu est assujéti à un ordre quelconque dans son environnement immédiat. La nature déborde d'exemples montrant l'idée d'ordre et d'organisation, de la dynamique d'un cours d'eau en passant par la structure et le fonctionnement d'une plante. Cependant, encore aujourd'hui, les explications pour comprendre la présence de ces structures universelles présentes dans la nature demeurent insatisfaisantes.

L'auto-organisation des systèmes répond peut-être en partie à cette question d'ordre et d'harmonie dans la nature. Cette idée découle du fait qu'il existe un paradoxe entre la deuxième loi de la thermodynamique, qui concerne la transformation de la matière et la dégradation de l'énergie à l'intérieur même des systèmes, et l'ordre retrouvé dans les systèmes vivants. Ce paradoxe existe dû au fait que, selon la seconde loi de la thermodynamique, l'entropie de l'univers augmente lors de chaque processus de transformation d'énergie ou de matière (Hatsopoulos et Keenan, 1965). Cette augmentation d'entropie résulte ainsi en des structures de plus en plus aléatoires ayant une dynamique approchant la stabilité (équilibre thermodynamique) du système en question. Selon la seconde loi de la thermodynamique, plus un système évolue, plus il devient désordonné et en équilibre avec son environnement. Cependant, plus un système vivant évolue, plus il s'éloigne d'un état d'équilibre avec son environnement (Schneider et Kay, 1994).

Prigogine (Nicolis et Prigogine, 1989) a démontré que les systèmes dits ouverts à un flux d'énergie s'éloignent d'un état d'équilibre et que, pour être en mesure de maintenir leur structure et leur forme, ils doivent constamment dissiper l'énergie. De cette façon, l'entropie du système est évacuée par des processus tel le réchauffement par rayonnement. Ce flux d'intrant et d'extrait de matière et d'énergie permet de maintenir l'entropie interne du

système à un faible niveau. En d'autres termes, le système s'organise dans le but de mieux dissiper l'énergie qui est disponible.

2.2.1 Structures de dissipation

La caractéristique la plus représentative des systèmes auto-organisés est la présence de structures de dissipation (Nicolis et Prigogine, 1989). Cette caractéristique découle d'une simple observation de l'évolution de la vie sur la Terre. À défaut de se décomposer en petites particules et de progresser vers un état de stabilité thermodynamique tel que le suggère la seconde loi de la thermodynamique, les systèmes vivants se multiplient et se complexifient (Kay, 1999). En effet, les théories classiques de la thermodynamique ne peuvent s'appliquer à des systèmes complexes comme des écosystèmes.

Prigogine (1955) a démontré que lorsque l'intrant d'énergie augmente dans un système, à un certain moment, la stabilité de celui-ci approche un seuil critique. Par conséquent, cet intrant d'énergie éloigne le système de son équilibre thermodynamique. Dans l'optique de retourner vers leur état d'équilibre, les systèmes dissipent rapidement l'énergie et la matière afin de cheminer vers un état plus ordonné (Kay 1983). Un système dissémine de façon efficace son énergie lors du développement de structures de dissipation dans le temps et dans l'espace. Certains scientifiques proposent la planète Terre comme exemple de système thermodynamique ouvert (Morowitz, 2002; Kaufmann, 1995). Le Soleil impose un flux d'énergie constant sur la Terre. Pour être en mesure de dégrader le maximum d'énergie, des processus chimiques et physiques vont émerger. La formation de courants de circulation atmosphérique et océanique qui dégradent une bonne partie de cette énergie constitue un exemple de ces structures de dissipation. La formation des structures de dissipation est donc à la base de l'auto-organisation des systèmes vivants.

2.2.2 Études antérieures

Schneider et Kay (1994) proposent d'élaborer cette organisation des systèmes vivants en tentant de démontrer le lien entre le développement d'un écosystème et la thermodynamique. Leurs travaux sont basés principalement sur la prémisse affirmant que le développement de systèmes auto-organisés se fait en concordance avec les lois de la thermodynamique. Le système résiste aux différents gradients cherchant ainsi à l'éloigner de cet état d'équilibre (Schneider et Kay, 1994). Le terme « gradients » peut être représenté, entre autres, par les différences de pression et de température.

Schneider et Kay (1994) ont fait l'analyse d'un écosystème, mais selon un point de vue de la thermodynamique. Selon eux, un écosystème constitue un ensemble de facteurs biotiques physiques et chimiques agissant en symbiose. L'hypothèse mise de l'avant suppose qu'un écosystème s'organise, en concordance avec la seconde loi de la thermodynamique, afin d'augmenter la dégradation d'énergie provenant de l'énergie solaire (Schneider et Kay, 1994). La seconde hypothèse, qui découle de la première, affirme qu'un écosystème évolue et s'adapte de façon à augmenter le potentiel de survie de l'écosystème ainsi que de ses composantes (Schneider et Kay, 1994). Les auteurs ont tenté de vérifier ces hypothèses à l'aide du bilan énergétique des écosystèmes terrestres. Les résultats obtenus par Schneider et Kay (1994) suggèrent qu'un écosystème à maturité, ou qui a atteint un stade de climax, est en mesure de mieux dégrader l'intrant d'énergie comparativement à un écosystème qui possède un niveau de maturité plus faible.

Schneider et Kay (1994) ont utilisé des données provenant de Luvall et Holbo (1989) obtenues à l'aide d'un scanner infrarouge thermique installé à bord d'un avion. Cet appareil a permis de recueillir des données d'une longueur d'ondes allant de 8.4 à 9.2 μm , permettant ainsi d'extraire de l'information quant à la végétation, la morphologie des feuilles et de la canopée, la biomasse, la composition des espèces, en plus d'information sur le budget énergétique. Au total, cinq sites ont été étudiés : une carrière, une coupe à blanc, une

budget énergétique. Au total, cinq sites ont été étudiés : une carrière, une coupe à blanc, une plantation de sapins Douglas (*Pseudotsuga douglasii*) de 23 ans, une forêt naturelle de 25 ans et, finalement, une forêt de sapins Douglas (*Pseudotsuga douglasii*) de 400 ans. Grâce à ces données, il a été possible de quantifier le pourcentage de radiation solaire nette (K^*), le pourcentage de radiation solaire qui n'est pas absorbée par l'écosystème (L^*) et finalement, la radiation solaire qui est dégradée en énergie sous forme de mouvement moléculaire (R_n) (tableau 1). Autrement dit, la variable R_n représente l'énergie nette dissipée en fonction de l'évaporation, de la chaleur sensible et du stockage (Schneider et Kay, 1994). Il s'agit en quelque sorte d'une mesure de l'efficacité de la seconde loi de la thermodynamique (Schneider et Kay, 1994). Le ratio de R_n/K^* sert donc à quantifier le degré d'auto-organisation d'un écosystème.

L'hypothèse voulant qu'un écosystème s'organise, en concordance avec la seconde loi de la thermodynamique, afin d'augmenter la dégradation d'énergie provenant du soleil et qu'un écosystème évolue et s'adapte de façon à augmenter son potentiel de survie, ainsi que celui de ses composantes, a été vérifiée. Les résultats de Schneider et Kay (1994) ont permis de constater que la carrière dégradait seulement 62 % de la radiation solaire nette, alors que la forêt de *Pseudotsuga douglasii* vieille de 400 ans dégradait 90 % de cette même radiation solaire nette. Les autres sites se situent entre ces deux extrêmes (Tableau 1).

Tableau 1. Valeurs des variables de réponse thermique pour cinq sites, tiré de Schneider et Kay (1994)

	Carrière	Coupe à blanc	Plantation de <i>Pseudotsuga douglasii</i>	Forêt Naturelle	Forêt de 400ans de <i>Pseudotsuga douglasii</i>
K^* (w/m^2)	718	799	854	895	1005
L^* (w/m^2)	273	281	124	124	95
R_n (w/m^2)	445	517	730	771	830
R_n/K^* (%)	62	65	85	86	90

Suite à ces résultats, Schneider et Kay (1994) ont pu conclure qu'afin de dégrader l'énergie de façon plus efficiente, un écosystème terrestre développe des structures et des fonctions, invoquant ainsi le concept de structures de dissipation. Cette dissipation d'énergie dépend également de l'âge de l'écosystème ainsi que de son intégrité. Ainsi, les résultats confirment l'hypothèse qu'un écosystème à un état de climax dégrade plus d'énergie et que ceci constitue un bon indicateur de l'intégrité écologique (Schneider et Kay, 1994).

Kutsch *et al.* (2001) ont testé cette approche proposée par Schneider et Kay pour quantifier l'auto-organisation. De la même façon que l'étude de Schneider et Kay (1994), seules les données recueillies à midi ont été utilisées afin de maintenir une certaine homogénéité dans les données, sans compter que le rayonnement solaire est à son maximum à ce temps de la journée. Toutefois, les méthodes d'échantillonnage pour les différentes variables, soient K^* , L^* , ne sont pas les mêmes. Kutsch *et al.* (2001) ont opté pour de simples tours d'échantillonnage lors de la cueillette des données, qui consistent en une méthode courante pour l'obtention de données environnementales. De plus, ils ont comparé seulement deux types de sites : champ et forêt.

Les résultats obtenus par Kutsch *et al.* (2001) sont quelque peu surprenants. En effet, l'indicateur utilisé pour quantifier l'auto organisation en fonction de la dissipation d'énergie (R_n / K^*) du système est le même que celui élaboré et employé par Schneider et Kay (1994). Cependant, les résultats ne sont pas aussi convaincants. Le pourcentage de dissipation d'énergie est plus élevé pour le champ que pour la forêt, soit une moyenne (R_n/K^*) annuelle respective de 64 % et 51 % (Kutsch *et al.*, 2001), contrairement à 86 % pour une forêt naturelle selon Schneider et Kay (1994). Selon Kutsch *et al.* (2001) cette façon de caractériser l'auto-organisation est problématique étant donné son incertitude et son impraticabilité afin de faire un contrôle continu. En effet, la technique utilisée par Schneider et Kay (1994) permet seulement de mesurer le niveau d'auto-organisation à un moment précis dans le temps alors que l'utilisation de tours d'échantillonnage permettrait de faire une

analyse temporelle de cette organisation.

Suite à cette étude, l'applicabilité de cette mesure d'auto-organisation est devenue incertaine. En fait, la littérature scientifique cite très peu de mesures simples d'auto-organisation des écosystèmes. basées sur des variables couramment utilisées telles que les variables météorologiques. C'est pourquoi il est important de faire le point sur l'applicabilité de ce genre de mesures et des méthodes de quantification d'auto-organisation au sein des systèmes écologiques.

2.3 Caractérisation de la complexité en écologie

L'auto-organisation est reconnue par certains chercheurs comme étant un élément important de la complexité des systèmes vivants (Richardson, 2001 ; Kay, 1983 ; Decker, 2001 ; Gallagher et Appenzeller, 1999). Il existe différents aspects associés à cette complexité, qu'il s'agisse d'un aspect structurel ou fonctionnel. Lorsqu'il est question de complexité structurelle, la quantité et la diversité des éléments sont deux caractéristiques importantes. La diversité est souvent analysée selon le nombre de composantes d'un écosystème, c'est-à-dire plus il y a de composante, plus la diversité est grande. D'ailleurs, comprendre l'organisation et la diversité des éléments dans un écosystème constitue un grand intérêt en écologie. L'étude de la relation prédateurs-proies à l'intérieur d'un écosystème (son réseau trophique) fournit beaucoup d'information sur la biodiversité, les interactions entre les différentes espèces et la structure des écosystèmes (Dunne *et al.* 2002). Lorsqu'il est question de complexité fonctionnelle d'un écosystème, les aspects spatiaux ou temporels peuvent être explorés. La dynamique temporelle ou spatiale d'un écosystème sert notamment à caractériser sa complexité.

Dans le cas de la dynamique temporelle, la méthode utilisée pour quantifier la complexité d'un écosystème est l'analyse de l'information contenue dans une série temporelle. Cette méthode d'analyse de séries chronologiques est basée sur la dynamique des symboles et provient des études en théorie de l'information. Avant d'effectuer l'analyse, le spectre quasi continu de valeurs de la série originale est converti en une série de symboles discrets qui est généralement composée de valeurs correspondant à 0 et à 1. Par la suite, il est possible, grâce à cette série de symboles, de quantifier la probabilité d'occurrence des séquences des valeurs équivalant à 0 et à 1 de différentes longueurs (L). C'est cette probabilité d'occurrence qui nous renseigne sur la complexité de la série de symboles. Une séquence de valeurs de longueur L peut être définie comme étant un mot (Figure 1).

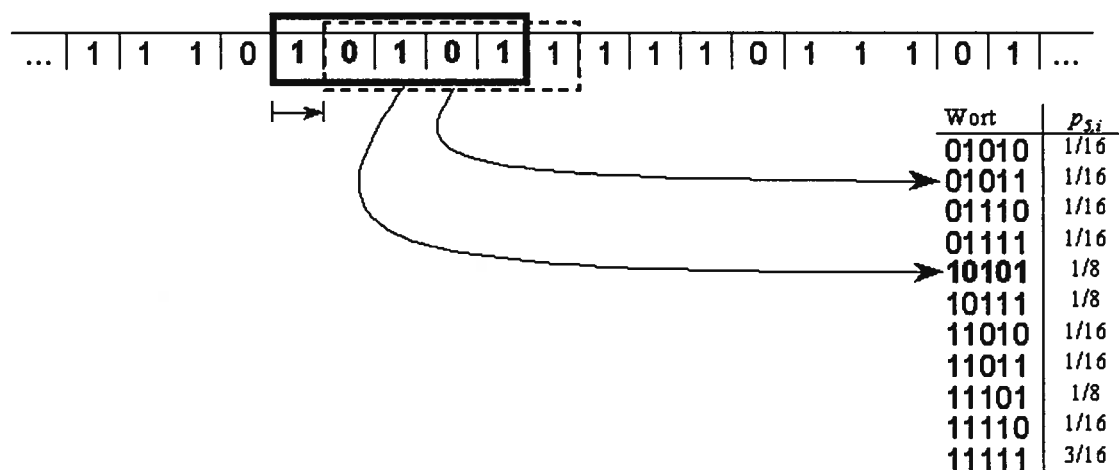


Figure 1. Fenêtre de cinq symboles parcourant une série binaire, donnant ainsi la fréquence de tous les mots possibles dans la série (tiré de Wolf, 1999).

Il existe deux classes de mesures basées sur la théorie de l'information : d'une part, celles qui quantifient seulement l'information contenue dans une série (mesures d'information), et d'autre part, celles qui quantifient la nature des variations de symboles dans une série (mesures de complexité). Lors de l'analyse de la dynamique d'un système, on considère cette dernière comme étant complexe lorsque la dynamique est comprise entre celle dite ordonnée et celle caractérisée de chaotique, c'est-à-dire ayant un certain niveau d'organisation tout en étant difficile à prédire (Figure 2).

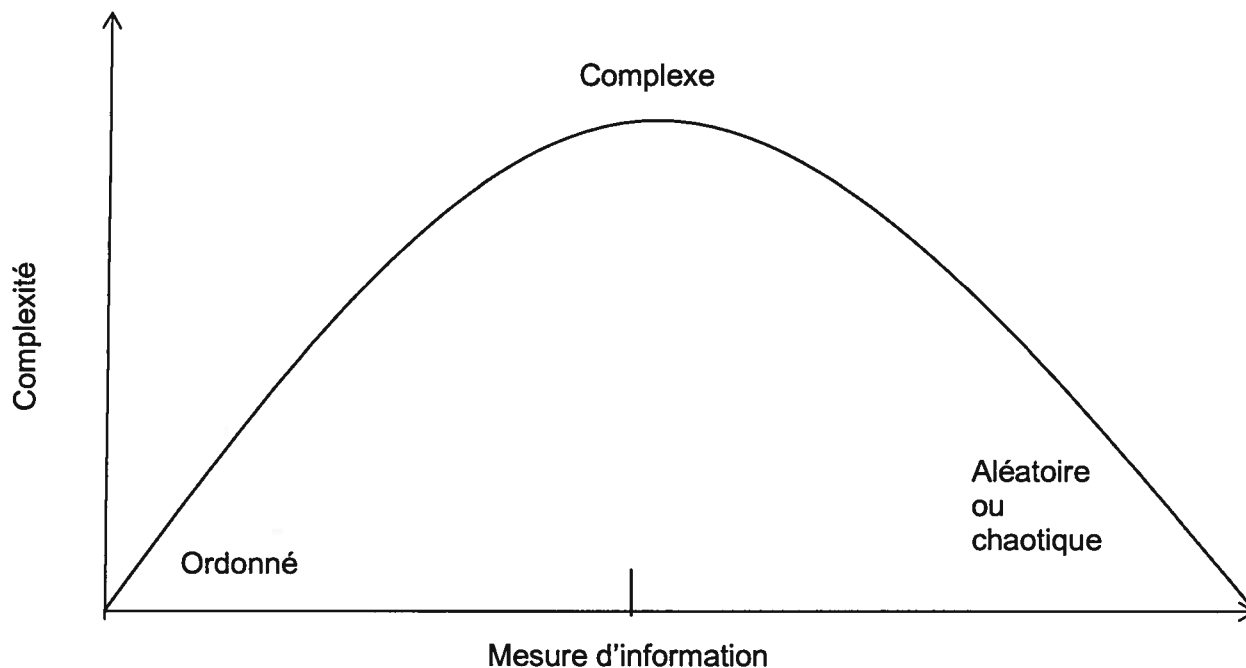


Figure 2. Courbe de complexité en fonction de l'information

2.3.1 Mesures d'information

Les tentatives de quantifier l'information contenue dans une série de symboles ont débuté avec les travaux de C. E. Shannon dans les années 1940. Shannon a présenté une mesure décrivant la capacité d'un télégraphe à transmettre un message. La formule, élevée à une constante, employée par Shannon permettant de calculer l'information en ce qui a trait à la probabilité est la même que celle de Boltzmann utilisée 50 ans auparavant qui permettait de définir l'entropie (Gell-Mann et Lloyd, 1996). L'entropie de Shannon d'une série chronologique se calcule comme suit :

$$H_s = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

où p_i représente la probabilité d'occurrence du mot i de longueur L et n indique le nombre de mots de longueur L .

Cette notion d'information de Shannon ne mesure pas le contenu sémantique d'une série chronologique, mais détecte si la série chronologique est prévisible ou non. Autrement dit, il s'agit de savoir s'il est question d'une série ordonnée ou aléatoire (Wolf, 1999). Lorsque l'indice de Shannon se rapproche de 0, cela signifie que la série de symboles contient peu d'information et que sa syntaxe est assez prévisible. D'un autre côté, une série chronologique contient un niveau élevé d'information lorsque sa syntaxe demeure imprévisible et que l'indice de Shannon se rapproche de $\log L^n$ (Wolf, 1999). Une série complexe de symboles se situe donc au point milieu entre ces deux extrêmes. Ce type de mesure est fondé sur les fréquences de mots à l'intérieur d'une série de symboles, alors que d'autres mesures anticipent des probabilités de transition entre les mots (Lange, 1997).

Afin de quantifier cette probabilité de transition, c'est-à-dire la quantité d'information moyenne obtenue lorsque l'on connaît un symbole du mot suivant ($L+1$), il existe une méthode dérivée de la notion d'entropie de Shannon, le *Mean Information Gain*, qui se calcule comme suit :

$$H_G = - \sum_{i,j=1}^{\lambda^L} P_{L,ij} \log_2 \frac{P_{L,ij}}{P_{L,i} P_{L,j}} \quad (2)$$

où L représente la longueur d'un mot et i et j constituent un mot de longueur L . λ est défini comme étant le nombre de symboles dans l'alphabet (typiquement 2). $P_{L,i}$ équivaut à la probabilité d'occurrence du mot i de taille L et $P_{L,ij}$ correspond à la probabilité que les mots i et j partagent le même symbole $L-1$.

Cette façon de quantifier l'information contenue dans une série de symboles est en réalité équivalente à une différence d'entropie de Shannon, soit :

$$H_G(L) = H_S(L+1) - H_S(L) \quad (3)$$

où $H_G(L)$ est une version plus abrégée du *Mean Information Gain*. Les avantages considérables de cette estimation sont sa stabilité numérique et son efficacité en termes de

temps lors des calculs (Wolf, 1999). Afin de mieux comprendre ce que cette mesure quantifie exactement, prenons la série de symboles *info*, comme exemple. Il y a de fortes chances que le prochain symbole soit un *r*. Il n'y a, par conséquent, aucun gain en information où l'on connaît ce symbole. Par contre, si les symboles *Le_* sont considérés, il devient alors très difficile de prédire le prochain symbole puisqu'il s'agit du commencement d'un autre mot. Généralement, toutes les lettres sont possibles, ce qui veut dire que le fait de connaître cette lettre constitue un réel gain en information pour cette série de symboles. En fait, le H_G indique une quantité d'information obtenue en moyenne pour une série de symboles, et ce, lorsque le symbole suivant est connu (Wolf, 1999).

2.3.2 Mesures de complexité

Selon les mesures utilisées dans le but de caractériser la complexité, le comportement d'un système peut s'avérer intéressant lorsqu'il se situe entre les extrêmes de l'ordre et du chaos (Bates et Shepard, 1993). Deux mesures différentes, servant à caractériser la complexité d'un système, basées sur la théorie de l'information semblent être plus appropriées en ce qui a trait à diverses variables environnementales. Il s'agit du *Fluctuation Complexity* et du *Rényi Complexity* (Lange, 1997). Celles-ci sont adéquates puisqu'elles ne nécessitent pas des séries de symboles trop longues. En outre, lorsqu'il est question de données environnementales, les séries chronologiques ne sont essentiellement pas assez complètes pour l'utilisation de la plupart des mesures de complexité.

La première façon de quantifier la complexité consiste à examiner les variations de gains et de pertes d'information dans une série de symboles. Ceci correspond au *Fluctuation Complexity* (Bates et Shepard, 1993).

$$C_F = \sigma_F^2 = \sum_{i,j=1}^M P_{L,ij} \left(\log \frac{P_{L,i}}{P_{L,j}} \right)^2 \quad (4)$$

où λ est défini comme étant le nombre de symboles dans l'alphabet ou en d'autres mots, la grosseur de l'alphabet. $P_{L, ij}$ représente la probabilité que les mots i et j partagent le même symbole $L-1$ et $P_{L, i}$ ou $P_{L, j}$ sont donc la probabilité d'occurrence du mot i de taille L .

Malgré le fait que ces mesures sont dérivées du H_G et H_S , il n'en demeure pas moins qu'elles ne quantifient pas la même variable. On peut emprunter l'exemple du mot « information » pour expliquer la mesure de *Fluctuation Complexity*. Advenant que la longueur de mots choisie soit de 4, il en convient que dans *Information*, le mot *info* est suivi du mot *nfor*. Dans le cas présent, l'information gagnée en connaissant r est nulle, alors que le déficit en information suite à la perte du i est supérieur. On comprend alors qu'en perdant le symbole i dans la séquence, d'autres mots contenant *nfor* comme *Unfortunately* sont alors possibles. Les fluctuations des différences entre les gains et les pertes d'information constituent la mesure de complexité. Plus l'équilibre entre les gains et les pertes d'information oscille à l'intérieur d'une série de symboles, plus cette dernière est considérée comme complexe.

La seconde technique de quantification de la complexité est en fait une différence d'entropie de Rényi (H_R). Cette dernière est définie comme suit :

$$H_R(\alpha) = \frac{1}{1-\alpha} \log_2 \sum_{i=1}^n P_i^\alpha \quad \text{Si } \alpha \neq 1 \quad (5)$$

où le paramètre α permet de mettre l'emphase sur les mots de grandes ou de faibles probabilités d'occurrence. Lorsque α équivaut à un, l'entropie de Rényi est égale à l'entropie de Shannon. Le *Rényi Complexity* est défini comme suit :

$$C_R(\alpha) = \frac{2}{(\alpha-1)L \ln 2} (H_R(\frac{1}{\alpha}) - H_R(\alpha)) \quad (6)$$

Cette mesure du *Rényi complexity* diffère des autres mesures de complexité. Elle permet de raffiner l'analyse d'une série de symboles avec une emphase sur les mots ayant une haute ou une basse fréquence d'occurrence. Cette méthode mesure en fait la différence d'entropie de Rényi entre un mot de longueur L et celui situé à $L-1$. La série de symboles sera interprétée comme étant complexe lorsque cette différence d'entropie n'est ni trop petite ni trop grande. On associe le plus bas niveau de complexité à deux types de séries de symboles, c'est-à-dire aléatoire ou ordonnée (Figure 3).

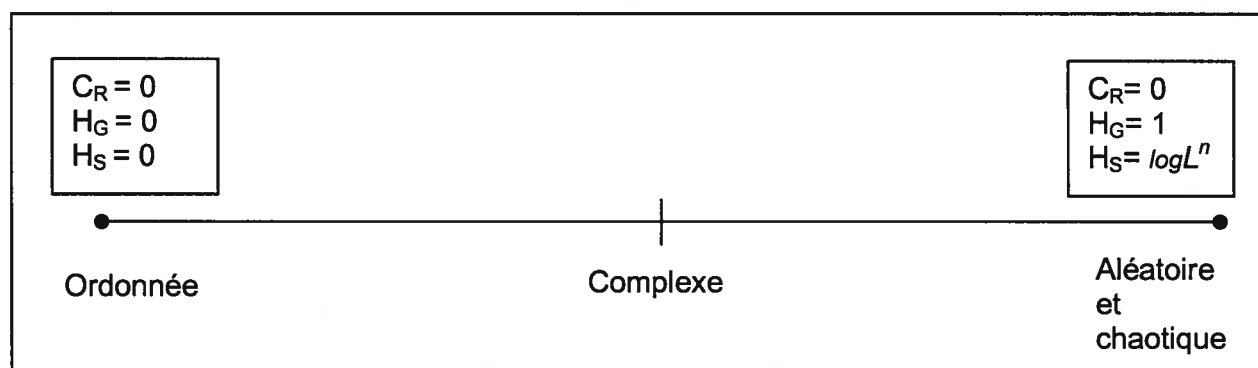


Figure 3. Valeur des différents indices et niveau de complexité associé

2.3.3 Études antérieures

Malgré le fait que l'écosystème est considéré comme étant un paradigme de complexité, la quantification de cette complexité dépasse rarement le cadre théorique. Or, quelques auteurs ont appliqué ces méthodes de quantification de la complexité à partir de données provenant d'écosystèmes réels. Il est important de mentionner qu'il s'agit, dans tous les cas, d'analyses exécutées sur des séries chronologiques puisque les mesures de complexité utilisées réfèrent à la notion de complexité informatique.

Lange *et al.* (1997) ont analysé la complexité des séries temporelles du ruissellement et des précipitations de trois bassins versants différents, c'est-à-dire ceux de Bramke en Allemagne, de Birkenes en Norvège et de Panola aux États-Unis en utilisant des mesures basées sur la théorie de l'information ainsi que d'autres analyses plus courantes. Ces

analyses ont été réalisées dans le but de tester l'hypothèse qu'un écosystème filtre l'intrant de matière (précipitation) et régularise la matière qui en ressort (ruissellement). Étant donné que ces mesures de complexité sont basées sur la théorie de l'information, il s'avère nécessaire de transformer les séries chronologiques en série de symboles binaires. Afin de subdiviser la série en symboles, la médiane est choisie afin de distinguer les valeurs 0 et 1. Toutes les valeurs inférieures à la médiane sont transformées en 0, alors que la valeur de 1 est accordée à celles étant supérieures à la médiane. Le tableau 2 résume les données sélectionnées par Lange *et al.* (1997)

Tableau 2. Propriétés des données sélectionnées, tirées de Lange *et al.* (1997)

Données	Lange Bramke (Allemagne)	Birkenes (Norvège)	Panola (États- Unis)
Bassin versant	76 ha	41 ha	41 ha
Moyenne annuelle de précipitations	1300 mm	1400 mm	1300 mm
Moyenne annuelle de ruissellement	700 mm	1100 mm	400 mm
Période de mesures	1948-1995	1972-1992	1985-1996
Résolution temporelle	Journalier ; depuis 1983 et par heure	Journalier	
Nombre de points d'échantillonnage	Par heure ; précipitation 61000, ruissellement 87600	7700	55000
Données manquantes (précipitations.)	0 (journalier) ; 37 (par heure)	2	0
Données manquantes (ruissellement)	1487	753	0

Afin de caractériser les différentes séries chronologiques, Lange *et al.* (1997) ont en premier lieu utilisé des méthodes courantes, telles que la fonction d'auto corrélation. Dans tous les cas, les résultats de ruissellement obtenus à la suite à ces méthodes d'analyses démontrent la période annuelle, c'est-à-dire les résultats reflètent les périodes de ruissellement accrues du printemps et de l'automne. À l'inverse, le signal temporel donné par les précipitations ressemble plutôt à du bruit; donc aucune périodicité n'est visible. Seul le signal temporel des précipitations de Birkenes possède un bruit avec une période annuelle qui est probablement dû aux hivers caractérisés par de fortes précipitations de neige dans cette région (Lange *et al.* 1997). En deuxième lieu, des mesures d'information, telles que l'entropie de Shannon ainsi que la complexité de Lempel-Ziv, ont été utilisées, permettant ainsi de caractériser efficacement les données du système sans connaissance *a priori* de ce dernier. Les résultats issus de ces mesures ont démontré que, dans tous les cas, les valeurs de complexité pour les précipitations étaient supérieures à celles de ruissellement (tableau 3). Ces résultats confirment l'hypothèse qu'un écosystème filtre l'intrant de matière et régularise la matière qui en ressort. Les résultats ont également démontré que la fréquence d'échantillonnage journalière donne une valeur de complexité supérieure en comparaison à l'échantillonnage horaire.

Tableau 3. Résultats de complexité de Lempel-Ziv, tiré de Lange *et al.*, 1997

Sites	Lange Bramke, Journalier	Lange Bramke, Horaire	Birkenes	Panola
Précipitation	0,9094	0,2281	0,998	0,546
Ruissellement	0,2396	0,0391	0,293	0,123

Ces mesures disposent d'un potentiel à différencier des écosystèmes en fonction de leur efficacité (Lange *et al.* 1997). Cette méthode d'analyse des écosystèmes demeure empirique et très peu utilisée. Toutefois, cette étude constitue un pas en avant lorsqu'il est question de l'analyse des écosystèmes terrestres d'après l'étude des systèmes complexes.

Ce type d'analyse de séries chronologiques peut également servir à caractériser les variations de différents polluants que l'on retrouve dans l'air. Klemm et Lange (1999) ont analysé des séries de données de concentration de SO₂, NO_x et O₃ recueillies à toutes les heures, et ce, pendant 13 ans. Leurs sites d'étude se situent au sud-est de l'Allemagne. Il s'agit d'écosystèmes forestiers à proximité du village de Warmensteinach. Cependant, le site d'échantillonnage a changé de localisation au cours des 13 années du projet afin de bien couvrir la région d'intérêt, soit la chaîne de montagne Fichtelgebirge, allant plus au nord dans la région de Waldstein. Ce changement de site d'échantillonnage n'a cependant pas affecté la continuité et la pertinence des données. L'objectif principal du projet était d'étudier la diminution d'espace forestier et le lien possible avec les variations de polluants atmosphériques dans la région.

Dans cette étude, les mesures de complexité utilisées servent à caractériser les structures à court terme retrouvées dans les séries chronologiques. En analysant les données de cette façon, il est possible d'avoir de l'information sur l'échelle temporelle d'échantillonnage optimale des variables (Lange, 1999). Le *Fluctuation Complexity* est la mesure servant à caractériser la *complexité*, avec une valeur minimale pour des séries constantes, et maximale, pour les séries aléatoires ou chaotiques. Le *Mean Information Gain* sert à quantifier la nature aléatoire de la série et donne une valeur minimale pour des séries constantes, et maximale, pour des séries aléatoires.

Les résultats de ces analyses ont démontré que le changement de sites d'échantillonnage de Warmensteinach à Waldstein n'a pas eu d'effet sur les structures à court terme des séries de données. En effet, en mettant en relation les deux mesures, il est possible de remarquer que la complexité augmente plus la valeur de *Mean Information Gain* accroît. Les résultats ont également démontré que la valeur maximale de complexité pour le SO₂ et O₃ est obtenue lorsque les données sont agrégées à une longueur de deux ou trois heures. Ces résultats démontrent l'applicabilité de mesures basées sur la théorie de l'information afin d'analyser la complexité de séries temporelles de données environnementales. Il a été possible, grâce à ces résultats, de quantifier la complexité d'un écosystème selon sa dynamique temporelle de concentration en gaz à effet de serre.

Comme il a été démontré dans ce chapitre, les fondements de l'étude des systèmes complexes sont un amalgame de concepts comme l'émergence, la non linéarité et l'auto-organisation. L'objectif de cette étude est donc d'utiliser ces différents concepts afin de mieux comprendre et caractériser la dynamique temporelle de différents écosystèmes. La littérature démontre un lien entre le niveau d'organisation et de complexité, ainsi que l'état d'un écosystème (Schneider et Kay (1994); Kutsch *et al.*, 2001; Lange *et al.*, 1997). Cependant, les méthodes de quantifier cette complexité demeurent inadaptées au type de données disponibles. Le chapitre suivant est une application de méthodes encore peu utilisées dans l'analyse d'un écosystème et est présenté sous forme d'article scientifique. La méthodologie utilisée ainsi que les résultats forment la majeure partie d'un chapitre. Le prochain chapitre comprend également une présentation des concepts des systèmes complexes, ainsi qu'une analyse des résultats obtenus.

Chapitre 3. Article

Characterization of Self-Organization and Complexity in Time Series of Standard Productivity Measures of Ecosystems

1. Introduction

Life on Earth is the result of a fine balance between disturbances and adaptation. The influence of human activities and natural events on an ecosystem often results in a change, either structural or dynamical, of that ecosystem. This is why that the measuring and monitoring of such change and its result on the environment is crucial in a sustainable development strategy. It is our belief that the more organized and complex an ecosystem is, the more resilient it is to disturbances.

Over the past decade, different attempts have been made to characterize and quantify the level of self-organization and complexity of ecological systems. These efforts were mainly an attempt at monitoring ecosystems integrity using thermodynamic principles. The importance of quantifying the level of self-organization of an ecosystem is based on the premise that self-organization is an essential component of ecological integrity (Schneider and Kay, 1994).

The theory of biological self-organization attempts to use thermodynamic principles to explain biological processes (Kutsch *et al.* 2001; Jorgensen and Fath, 2004). Erwin Shrodinger (1944) is one of the pioneers behind this approach and was one of the first authors to describe living systems in terms of thermodynamic principles. These ideas were later incorporated into the theory of systems ecology through the work of Odum (1988). The main principle behind systems ecology is that instead of focusing on the individual elements of an ecosystem one analyzes the dynamics of the whole system. This means of analyzing ecosystems is based on the holistic premise that to understand how an ecosystem works, one cannot simply describe and analyze the smallest unit but instead should try to look at the dynamics of the whole.

Solé and Manrubia (1995) studied the spatial distribution of low canopy gaps in the rainforest as a means of linking self-organized criticality and the dynamics of ecosystems. Kutsch *et al.* (2001) took an ecosystem approach to examine the degree of biological self-organization at the ecosystem level using a series of field-based indicators. Lange *et al.* (1999) tested information-based complexity measures using runoff as an indicator of ecosystem function. The main purpose of these attempts at characterizing of self-organization and complexity was to link the dynamics of ecological systems to complex system theories.

Our first approach used to characterize temporal self-organization follows that of Nicolis and Prigogine (1989) and Schneider and Kay (1994) whose main intentions were to link the level of self-organization in living systems to energy dissipation efficiency. Schneider and Kay (1994) used radiative estimates from a Thermal Infrared Multispectral Scanner to quantify the level of self-organization in ecosystems. Because solar energy is the most important gradient source in terrestrial ecosystems, they used the solar energy budget to estimate the amount of energy dissipated by ecosystems. Their results showed that the more mature an ecosystem is, the more energy it can dissipate, suggesting a direct relationship between the state of an ecosystem and its degree of self-organization.

Kutsch *et al.* (2001) also did experiments on this measure of self-organization using data from standard monitoring techniques such as sampling towers, although with their method they found that more mature ecosystems do not necessarily have a higher ratio of dissipated solar energy. They concluded, therefore, that the measure developed by Schneider and Kay (1994) is a problematic indicator because it seems to be too uncertain and unrealistic for monitoring purposes. We will try to demonstrate that.

The second approach used to characterize self-organization is based on the analysis of the structure of time series using power spectrums. This analysis is done to test the hypothesis that forest ecosystems exhibit what is known as Self-Organized Criticality through the temporal dynamics of their carbon dioxide concentrations

It has been claimed that a hierarchy of small-scale subsequences characterizes complex, self-organized systems and may be indicative of a critical state (Bak and Chen, 1991; Jorgensen *et al.* 1998; Solé and Manrubia, 1995; Cronise *et al.* 1996). The notion that biological systems organize into a critical state and then relax from small perturbations through both minor and major catastrophic changes comes from the work of Bak *et al.* (1988) and is called Self-Organized Criticality (SOC). In other words, there is no characteristic scale in a system exhibiting SOC. The reference model system of SOC is a sand pile near its critical angle of rest. As the sand pile is constructed by adding one grain at a time, the size and frequencies of avalanches stay correlated. This critical state is a close cousin of what other scientists call the edge of chaos (Kauffman, 1995). Many studies have suggested that ecosystems may be in an SOC state (Jorgensen *et al.*, 1998; Solé and Manrubia, 2001). More and more time series are found to be examples of self-organized complexity. From the sciences of hydrology to the stock market index, many natural time series show a characteristic power law relationship, also known as flicker noise, in their spectral signatures (Bak and Chen, 1991; Jorgensen *et al.* 1998). When this signature arises as a result of internal dynamical interactions among individuals, the system is said to be self-organized (Müller, 1997).

Biological systems often exhibit their complexity through their organization in space and time. Take for example the structure of beehives, there is a stochastic aspect to their organization. Evidently they exhibit patterns and regularities, but are not simple geometric arrangements. Many authors have proposed that this is how the dynamics of complex systems evolves, trapped between order and chaos (Nicolis and Prigogine, 1989; Lange *et al.*

1997; Lange, 1999; Lange *et al.* 1999 Wolf, 1999). Different attempts have been made to characterize the complexity of the temporal dynamics of biological systems using the quantification methods developed by information theory. In this context, complexity is seen as a system attributes, and the dynamic of a system is considered simple when it is periodic or random.

Our approach regarding the complexity of ecosystems is to use information-based measures, such as the Shannon entropy, the mean information gain, fluctuation complexity and the Rényi complexity to characterize the temporal dynamic of ecosystems. These measures are based on analyzing the discrete symbol sequence of the data. The symbol sequence is a transformation of the quasi-continuous spectrum of the original series into a discrete number of symbols usually 0 and 1. The structure of the symbol sequence is then analyzed, based on the study of the frequency of different sequences or “words” (series of symbols) occurring in the series. Measures of *information* for a symbol sequence do not measure the semantic content of a time series, but rather the level of predictability of it. In other words, they classify the series dynamics on a scale of ordered to random and/or chaotic (Wolf, 1999). A highly complex time series should therefore, have an intermediate value of ‘information’ since such series are neither completely ordered, nor random. Measures of *complexity* on the other hand, consider semantic ordering of words. These measures capture underlying structure and correlation in a time series that is not captured by measures of information. These measures grant their biggest values to highly correlated time series.

A previous study using runoff as a complexity indicator for watersheds subject to different degrees of disturbance concluded that complexity analysis provides a sensitive tool for the characterization of the short-term structure of ecological data sets (Lange *et al.*, 1999). The fact that information-based complexity measures have not been frequently applied to the temporal analysis of forest ecosystem variables other than runoff leaves a gap in studies of their applicability as a measure for ecosystem health. This study will try to help

fill that gap, by analyzing the temporal complexity of standard measures of carbon dioxide concentration above the canopy

The purpose of this study is to assess the ability of different methods of characterizing self-organization and complexity in the temporal dynamics of an ecosystem to differentiate between ecosystem states. In this case we used standard measures of energy and matter fluxes between ecosystems and the atmosphere as our variables of study.

The first step is to validate the measure of self-organization based on the solar energy dissipation rate of ecosystems developed by Schneider and Kay (1994), using standard monitoring measurements such as meteorological data. To demonstrate that mature ecosystem use solar energy more efficiently. The second approach is to use information-based complexity measures to characterize the level of complexity of CO₂ concentration time series from terrestrial ecosystems, thus demonstrate that forest ecosystems are examples of complex systems . Finally, we hope that the methods used in this study can help to find ways of monitoring the health and integrity of ecosystems (Schneider and Kay, 1994; Ulanowicz, 1995; Müller, 1998) from a complex systems perspective.

2. Methodology

The methodology is composed of two sections based on the type of data used, Carbon dioxide concentration or Meteorological data (Figure 1). The self-organization analysis uses two types of data, i.e. meteorological data and carbon dioxide concentration time series, whereas the complexity analysis is only using time series analysis of the carbon dioxide concentration level. To characterize effectively the self-organization of ecosystems we used two different methods, corresponding to the type of data. The first, applied to meteorological data, is an energy budget and the other is a power spectrum applied to the carbon dioxide concentration time series. For the measure of complexity of ecosystems we use information-based measures to quantify the level of order and randomness in different time series. These methods are later described in more detail through section 2.2 and 2.3.

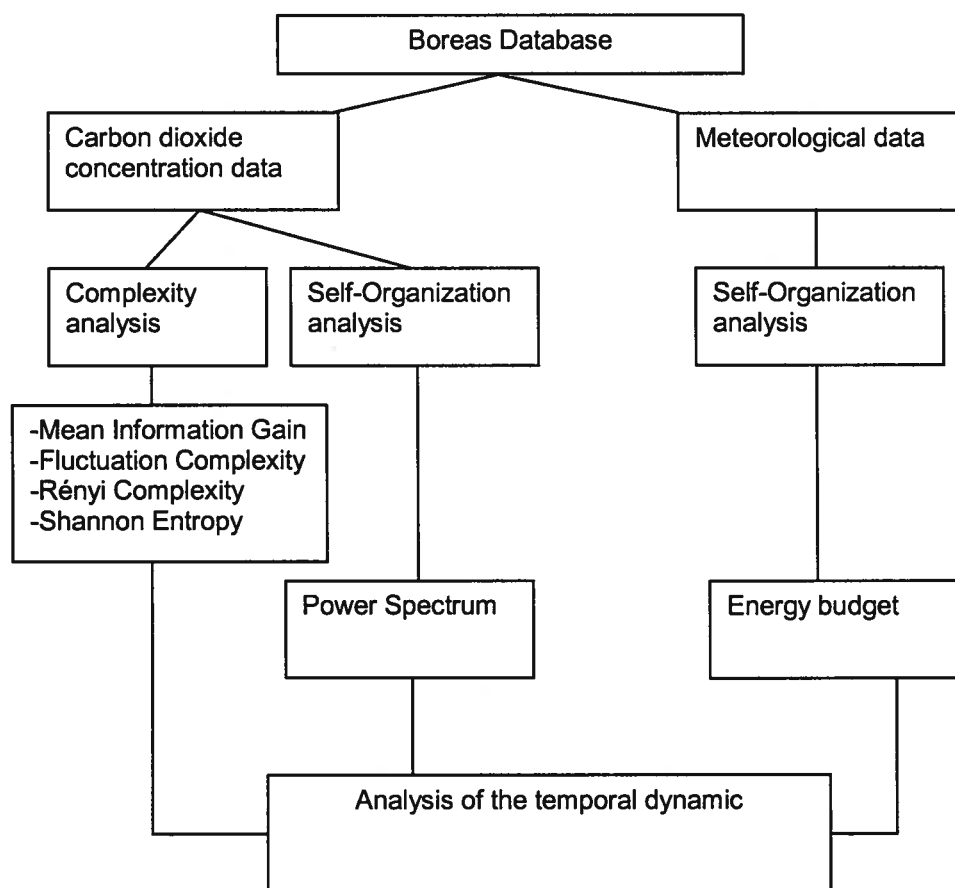


Figure 1. Methodological diagram

2.1. Data sources

The data used for the characterization of both complexity and self-organization comes from the boreal forest (Black, T. A. 2000.; Hartog, G. den, and H. Neumann. 2000.; Sutton, D., M. L. Goulden, A. Bazzaz, B. C. Daube, S.-M. Fan, J. W. Munger, and S. Wofsy. 1998.; Baldocchi, D., and C. Vogel. 1998.; McCaughey, J. H., P. M. Lafleur, and D. Jelinski. 1999). Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.). This database is the result of the work of both Canadian and American scientists whose goal is to improve our understanding of boreal forests, how they interact with the atmosphere, how much CO₂ they can store, and how much climate will affect them (<http://www.daac.ornl.gov>).

The BOREAS team sampled two primary regions (Figure 2). The first is a 100 by 80 km area around the city of Thompson, Manitoba (population: 13 300 inhabitants). The other is in the southern part of the province of Saskatchewan covering a 130 by 30 km area around the city of Prince Albert. The southern part of this region is located in Prince Albert National Park. In each region, six sampling towers were placed in strategic locations to represent the different types of ecosystems of the region and different stages of growth. The experimental stage of BOREAS lasted four years, from 1993 through 1996, and the sampling was done at regular intervals of 30 minutes. The type of data varies from meteorological, hydrological, radar images, and matter and energy fluxes.



Figure 2. Map of the Boreas project region of study.

Source : www.daac.ornl.gov

2.2 Self-Organization analysis

For the measures of self-organization, five different ecosystems have been selected for analysis: old and young Aspen forest (BOREAS sites T1, T6), old and young Jack Pine forest (BOREAS sites T8, T10), and a fenland ecosystem (BOREAS site T11). The T1 site is located inside the boundaries of the Prince-Albert National Park. For each of these ecosystems, two variables were taken from the BOREAS database: the net incoming solar radiation and the outgoing longwave solar radiation. For each type of ecosystem the sampling period was between June 1 (Julian day # 152) and August the 31 (Julian day # 243) 1996 at an interval of 30 minutes.

Table 1. Statistics of solar energy data for five sites

Sites	Number of points	Mean K*	Mean L*	Ecosystem type
T1	4416	180.13	109.8	Old Aspen
T6	3912	149.29	98.83	Young aspen
T8	3889	165.47	107.5	Old Jack Pine
T10	3603	179.84	123.6	Young Jack Pine
T11	1475	152.337	108.16	Fenland

2.2.1 Energy dissipation efficiency

The method used to quantify biological self-organization is to measure the energy dissipation capacity of an ecosystem, as proposed by Schneider and Kay (1994). This approach measures the ratio of the amount of energy used by an ecosystem versus the total energy received. Following Schneider and Kay (1994), the amount of solar energy being transformed into physical or chemical processes by the ecosystem (R_n) is the result of the difference between the net incoming solar radiation (K^*) and the outgoing longwave radiation (L^*).

$$R_n = K^* - L^* \quad (1)$$

To obtain the percentage of solar energy being transformed into chemical and physical processes (R_n) is divided by the net incoming solar radiation (K^*):

$$R_n / K^* \quad (2)$$

Based on the premise that more mature ecosystems have a higher ratio of R_n/K^* this can serve, therefore, as a rough measure of the degree of thermodynamical self-organization of an ecosystem.

To calculate the ratio of R_n/K^* for different sites in the boreal forest, we used the net incoming solar radiation (K^*) and the outgoing longwave radiation (L^*) data for all sites except T4. In the case of T4, for which L^* was not available, we subtracted the outgoing shortwave solar radiation (S^*) from the total outgoing radiation in order to estimate L^* . With these two variables we were able to calculate the amount of energy transformed into chemical or physical processes (R_n). Like Schneider and Kay (1994), only the data for a specific time of the day (12 pm) was taken for analysis. However, in this study, we used time series of the different variables measured over the growing season instead of using spatial data sampled at one point in time. For each time series, observations at 12 pm were taken and averaged to calculate Equation 1.

This approach differs from that of Schneider and Kay (1994) in that we calculate an average value over three months for a specific sampling site, whereas they calculated an average value for a region (many spatial locations) at one specific time. In both cases, averaging is done to give an overall idea of the energy dissipated by an ecosystem at midday, and to avoid reporting spurious results due to overcast conditions at one particular point in time or space.

2.2.2 Power Spectrum

The power spectrum of the seven time series of CO₂ concentration was calculated using the Fast Fourier Transform function of MATLAB (MathWorks, Inc). The power spectrum is strongly connected to the autocorrelation function and serves as a measure of the long and short-term temporal dynamics (Lange, 1997). It breaks down a signal depending on the contribution of each frequency to the variance of the signal. Analysis of the relationship between frequency and amplitude in the power spectrum gives an overview of the level of organization of the time series. A typical signature of SOC is a power law scaling in the power spectrum, in which the signal scales as $1/f^\beta$ where f is the frequency and $0 < \beta < 2$.

Table 2. Statistics and characteristics of seven carbon dioxide time series

Sites	Number of points	Min	Max	Mean	Standard Deviation	Ecosystem Type	Characteristics
T1	4417	323.9	411.3	351.18	10.80336	Old Aspen	In Prince Albert National Park
T2	4416	323.91	402.07	354.06	10.42064	Old Aspen	In Prince Albert National Park
T3	4400	333.035	442.39	354.06	9.617994	Old Black Spruce	Near Thompson Manitoba
T5	4188	325	420	352.51	15.02973	Old Jack Pine	Prince Albert National Park region
T10	4416	334.43	437.09	359.22	10.04267	Young Jack Pine	Near Thompson Manitoba. Result of a fire in the area around 1984 (approx.).
Norunda	4417	338.17	444.6	363.25	13.20074	Young Black Spruce	Harvested forest (200 yrs)
Phoenix	4416	376.15	571.47	415.67	27.04124	City park	Urban ecosystem

2.3 Complexity Analysis

For the measures of complexity, we investigated seven different time series of carbon dioxide concentration above the forest canopy sampled between June 1 (Julian day # 152) and August the 31 (Julian day # 243) 1996 at thirty minute intervals (table 1). This analysis focuses on the temporal dynamics of the systems.

The carbon dioxide concentration is a variable of choice considering its importance for the survival of forest ecosystems and the fact that its variations in time may be a good indicator of important deficiencies in the metabolism of terrestrial ecosystems (Cronise *et al*, 1996).

The sites vary in age and also in perturbation level. Sites T1, T2 and T5 are located near Prince Albert National Park making them almost undisturbed ecosystems. On the other hand, sites T3 and T10 are located near Thompson city in the province of Manitoba making those sites a little more susceptible to urban activities and therefore a less pristine environment. As for T10, the forest of jack pines is a result of a forest fire that occurred around 1984. Two other sites that were not part of the BOREAS project were selected for the purpose of comparison. The Norunda (Sweden) site is a bird's nest spruce and pine forest that has been regularly harvested for the past 200 years. Finally, the Phoenix (Arizona, USA) site represents an urban ecosystem and is actually a manmade woody area near downtown. This comparison with sites outside the BOREAS project was necessary to verify the sensibility of our measures. The characteristics and statistics for each time series are summarized in table 2. Considering that less than 10 % of the data was missing were used, the mean of the two values before and after the missing data point to maintain a continuous time series. The incomplete time series is mainly the result of either equipment malfunction or bad weather conditions. Theses missing values had little or no impact on the results or their interpretation because of the fact that they constitute less than 10 % of the whole dataset.

Each CO₂ time series represents a type of ecosystem going from a typical boreal forest with little or no perturbations to a boreal forest that has been exploited for the past 200 years (Norunda, Sweden) and an urban ecosystem (Phoenix, Arizona). These last two series do not originate from the BOREAS sites and were analyzed here for purposes of comparison with the relatively undisturbed Canadian boreal forest.

For each of these carbon dioxide concentration time series, four different information based measures were calculated. In this study, the Mean Information Gain (MIG) and Shannon Entropy (Lange *et al*, 1999) were used as information measures and Fluctuation Complexity (FC) (Bates and Shepard, 1993) and Rényi Complexity (Lange *et al*, 1999, Wolf 1999) served as measures of complexity. While there exists many different information-based measures of complexity, these two have been selected since they have been shown to accurately capture the different characteristics of ecological time series (Lange and Wolf, 1997). All calculations were done using the SYMDYN program by F. Wolf (Wolf, 1999).

2.3.1 Shannon Entropy

The Shannon entropy of a symbol sequence can be calculated as follows:

$$H_S = -\sum_{i=1}^n P_i \log_2 P_i \quad (3)$$

Where P_i represents the probability of occurrence of the word i with length L and n represents the number of possible words of length L .

2.3.2 Mean Information Gain

The mean information gain of a symbol sequence is calculated as follows:

$$H_G = -\sum_{i,j=1}^{\lambda^L} P_{L,ij} \log_2 \frac{P_{L,ij}}{P_{L,i}P_{L,j}} \quad (4)$$

Where i and j represent two different words of length L and λ is the alphabet size. $P_{L,i}$ is the

probability of occurrence for i -th L -word and $P_{L,ij}$ is the probability for simultaneous occurrences of the i -th and j -th L -word, where word j is a word that follows word i overlapping. Thus, the two words share the same $L-1$ symbols.

This algorithm allows us to quantify the transition probability, meaning the amount of information obtained knowing the symbol of the word at $L+1$. This means of quantifying the information content of a symbol sequence is in fact a difference of Shannon entropies (Wolf, 1999):

$$H_G(L) = H_S(L+1) - H_S(L) \quad (5)$$

2.3.3 Fluctuation Complexity

The fluctuation complexity of a symbol sequence is calculated as:

$$C_F = \sigma_F^2 = \sum_{i,j=1}^{\lambda^L} P_{L,ij} \left(\log \frac{P_{L,i}}{P_{L,j}} \right)^2 \quad (8)$$

This complexity measure reflects the variations of gains and losses of information as a symbol sequence is read, hence the name 'Fluctuation complexity' (Bates and Shepard, 1993). The more this balance between gain and loss of information is fluctuating, the more complex the symbol sequence is in the sense of fluctuation complexity (Wolf, 1999).

2.3.4 Rényi Complexity

Rényi complexity can be defined as a difference of Rényi entropies (H_R) of equally paired orders (Wolf, 1999). H_R can be defined by:

$$H_R(\alpha) = \frac{1}{1-\alpha} \log_2 \sum_{i=1}^n p_i^\alpha \quad \text{If } \alpha \neq 1 \quad (7)$$

The parameter α allows rare or frequent words to be weighted differently. Words with high frequencies are strengthened compared to those with low frequencies for $\alpha > 1$. On the other

hand, when $\alpha < 1$ it is the low frequencies that are strengthened (Wolf, 1999). When $\alpha = 1$ than the Rényi entropy is equivalent to the Shannon entropy.

The Rényi complexity of a sequence is calculated as follows:

$$C_R(\alpha) = \frac{2}{(\alpha - 1)L \ln 2} (H_R(\frac{1}{\alpha}) - H_R(\alpha)) \quad (6)$$

The Rényi complexity measure differs from other complexity measures by giving the opportunity to concentrate the analysis on words with high or low frequencies within a symbol sequence. This opportunity is given by the choice of α and allows to choose what type of information the user wants from the analysis. By separating the analysis of words with high or low frequencies, this complexity measures gives a more reliable result of the complexity of the symbol sequence since it is not influenced by great variations in word frequencies. For our data, the choice was done by testing various α and looking at the different results of complexity. To give an optimal result for environmental variables, Wolf (1999) suggested $\alpha = 1,000001$ which was used for each time series (Figure 3).

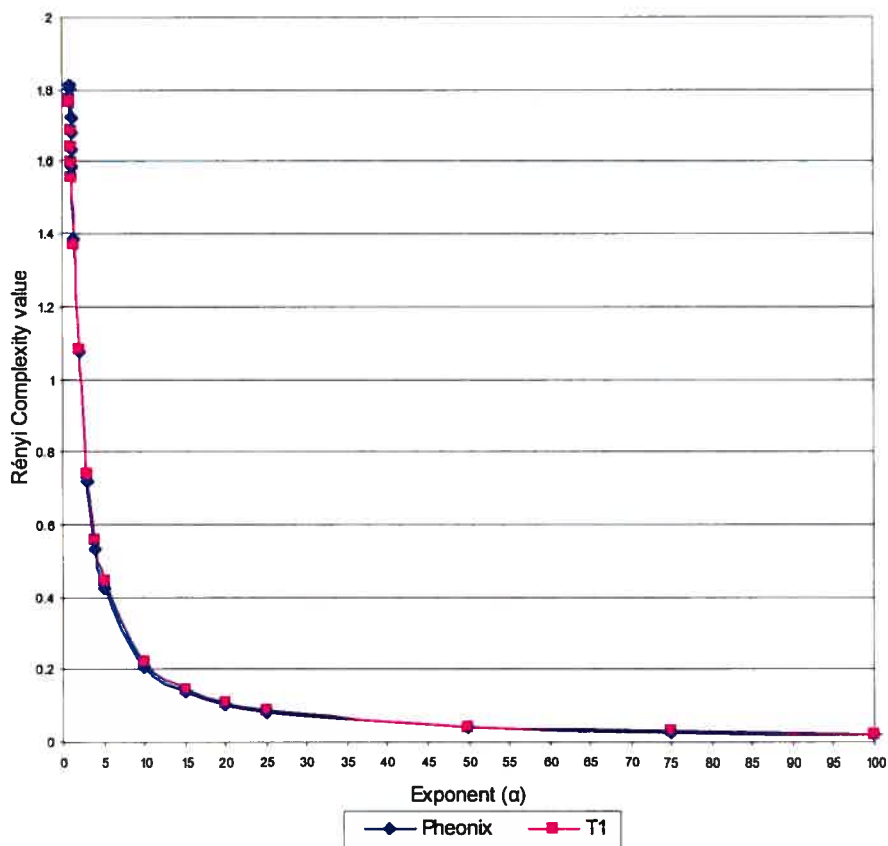
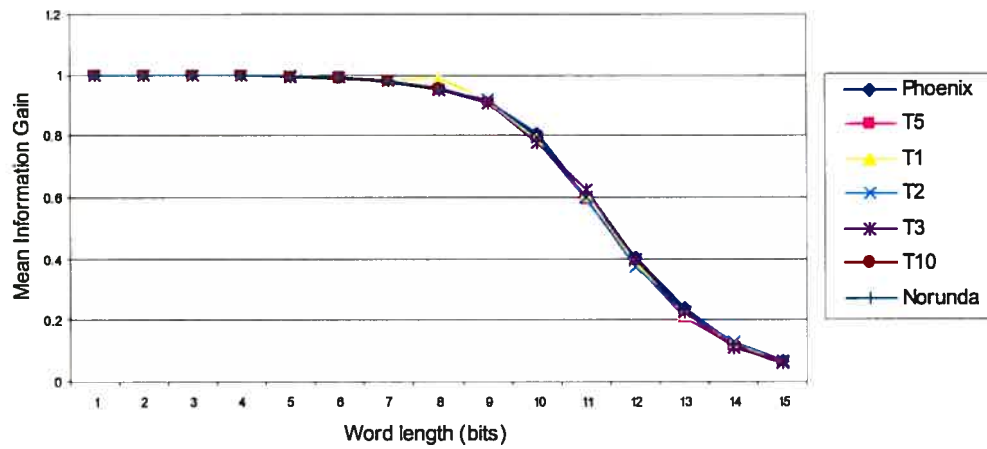


Figure 3. Rényi Complexity depending on different α for the Phoenix and Old Aspen sites.

For all seven time series, the median was used as the partitioning parameter and a word length (L) of six was chosen. Selection of the word length was done according to a recommendation of Dr Holger Lange (personal communication). The first step was to randomize all series using the shuffling option of SYMDYN. For randomized series, MIG should be almost 1 for small word lengths, and FC should be 0 (Figure 4, a and b). For higher word lengths, MIG starts to drop, whereas FC first rises, then passes a maximum and decreases back to 0 again. The word length used should be the one where MIG drops below 0.95 and where FC has a value of 2 times the value at $L=1$, or 0.05 at most. Going along these lines, the appropriate word length for our data was six (Figure 4).

a)



b)

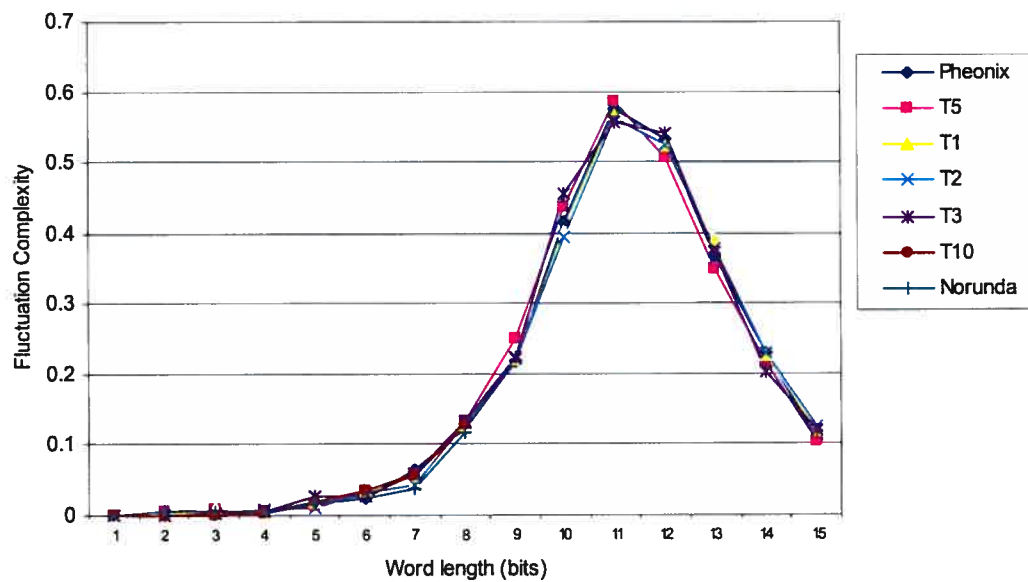


Figure 4. Mean Information Gain (a) and Fluctuation Complexity (b) values as a function of word length for 5 of the study sites.

3. Results

3.1 Self-Organization

3.1.1 Energy dissipation efficiency

The percentages of energy transformed into physical and chemical processes for all five sites are low; every ecosystem sampled shows a R_n/K^* ratio just under 40 % (table 3). Despite the low percentages of dissipated energy, the different ecosystem states can be differentiated. The more mature ecosystems, old aspen (T1) and old jack pine (T8), have the highest ratio of dissipated energy and are the two oldest forests sampled. In contrast, the two younger sites of aspen and jack pine (T6, T10) have a lower R_n/K^* ratio, with values below 35 %. The difference between young and old sites is almost the same for the two species, with 4.1 % for jack pine and 5.2 % for aspen. On the other hand the fenland site shows the smallest ratio of dissipated energy with 29 %. Considering the fact that the number of data points for the fenland site was limited to just the month of August, the R_n/K^* ratio for August for each site was calculated for comparative purposes. The results illustrate a similar tendency showing that the oldest sites have the highest percentage of dissipated solar energy (table 3).

Table 3. Mean R_n/K^* for different sites depending on their dominant species

Sites	Description	Sampling period	N	Mean R_n/K^*	Mean R_n/K^* (August)	Standard Deviation
T1	Old Aspen	June, July and August	51	39.0 %	39.0 %	0.074
T6	Young Aspen	June, July and August	28	33.8 %	28.9 %	0.153
T8	Old Jack Pine	June, July and August	51	35.0 %	37.2 %	0.109
T10	Young Jack Pine	June, July and August	50	30.9 %	30.0 %	0.107
T11	Fenland	August	20	29.0 %	29.0 %	0.092

The results show the same general tendency as those of Schneider and Kay (1994). Even with the low percentages, it was possible to differentiate the maturity level between all five sites. There are several possible explanations for these low percentages, one of them may be the data collection method used in this study compared to the thermal infrared remote sensing technique used by Schneider and Kay (1994). Standard monitoring using sampling towers may not be the best method to estimate the amount of dissipated energy transformed into physical and chemical processes. The quality of data collected from sampling towers depends on a lot more variables (weather, equipment malfunction), but on the other hand this method is a lot cheaper than a Thermal Infrared sensor. The fact that our data covers three months compared to the one day snapshot of Schneider and Kay's method may explain the lower percentages. Nonetheless, the results obtained show that old and more mature sites dissipated a greater amount of solar energy than younger and less mature sites.

A difference between the results can also be seen when looking at the coniferous and leaf species. The percentages of dissipated energy are lower for young and old Black Spruce (35.8%, 30.9%), than the old and young Aspen sites (39%, 33.8%).

We conclude that, because the results given by the R_n/K^* ratio allow us to distinguish the maturity level of different ecosystems it is a good indicator to use. When comparing the results from Schneider and Kay (1994) and Kutsch *et al.* (2001) with the results of this study, it seems that the type of data used has a great impact on the results. Because of its lack of interoperability, this indicator of thermodynamic self-organization has to be used and interpreted with caution. It also brings up the importance of good monitoring and data collecting to assure a better analysis of data. Nonetheless this indicator enabled us to differentiate between more or less mature ecosystems and deserves to be viewed as a potentially good indicator of ecosystem state.

3.1.2 Power spectrum

The power spectrum analysis of the seven carbon dioxide time series showed power scaling in the power spectrum for all sites (table 4), with exponents (β) ranging between -1.53 and -1.84. These values are indicative of highly correlated temporal signals. The result of R^2 also shows a similar trend of correlation within the various time series. At the two extremes were the Norunda and T10 sites with $\beta = 1.84, 1.53$, respectively

Table 4. Result of Fourier Transformation of seven CO₂ concentration time series

Sites	Exponent (β)	Intercept point	R^2
T1	-1.7181	5.939	0.7840
T2	-1.7313	5.9122	0.7860
T3	-1.6711	5.8674	0.7682
T5	-1.5645	5.8206	0.7523
T10	-1.5279	5.4790	0.7610
Norunda	-1.8389	6.3314	0.8134
Phoenix	-1.7034	6.7798	0.7828

The results clearly show that there are no characteristic scales to describe the variations of carbon dioxide in time (table 4). We can therefore say that the temporal dynamics of carbon dioxide in the boreal ecosystems appears to exhibit what is known as SOC. While many processes can give rise to power-law scaling in a time series, it seems logical to conclude that the relationship observed here is the non-trivial result of many interactive processes. This outcome supports the hypothesis that the dynamical activity we observe in many biological systems is a result of many unobserved layers of movement and that this undetectable motion is connected from one level to the next by ways of a scaling factor (West and Shlesinger, 1990).

Besides being an efficient way to show that biological systems are complex and self organized systems, the power spectrum analysis shows a difference between correlation levels for various sites. Sites that are inside a provincial park (T1, T2) show a similar degree of correlation whereas the sites near Thompson, Manitoba (T3, T10) show a lower degree correlation (table 4). It is possible through this analysis to differentiate the 200 year-old harvesting site of young black spruce from other, less distributed sites (table 4). This higher degree of correlation between the amplitude and the frequency of variations in the Norunda symbol sequence may be explained by the fact that the development of this site plantation, thus its capacity to store carbon dioxide, has been controlled for the past 200 years by harvesting.

3.2 Complexity measures

The relationship between information measures and complexity measures for each time series allows an analysis of their level of complexity (table 5 and figure 5). A common feature for each graphic is that the boreal forest ecosystems from the BOREAS study range from 0.24 to 0.3 for the mean information gain measure. As for the Shannon entropy, the range is smaller going from 2.3 to 2.5. The time series associated with the Phoenix urban ecosystem stands out from the others with a mean information gain of 0.5 and a Shannon entropy level of 3.6.

Table 5. Complexity and Information measures for seven CO₂ concentration time series

Sites	Number of Words	Information measures		Complexity measures	
		Shannon Entropy	Mean Information Gain	Fluctuation Complexity	Rényi Complexity
T1	60	2.594	0.303	1.691	1.770
T2	48	2.339	0.260	1.632	1.553
T3	51	2.317	0.247	1.578	1.596
T5	44	2.379	0.267	1.641	1.50
T10	51	2.304	0.251	1.623	1.529
Norunda	42	2.419	0.274	1.644	1.32
Phoenix	63	3.631	0.507	1.578	1.813

It is even harder to differentiate the type of ecosystem based on the fluctuation complexity measure, because of a difference of only 0.12 between the lowest and highest values. The Rényi complexity measure on the other hand, gives a larger range of values. In fact, the difference between the highest and lowest values is 0.31. The Rényi complexity allows us to better differentiate sites from the same region (T1, T2, T3, T5, T10). In fact, the cluster of data points is not as dense as with the fluctuation complexity (figure 5)

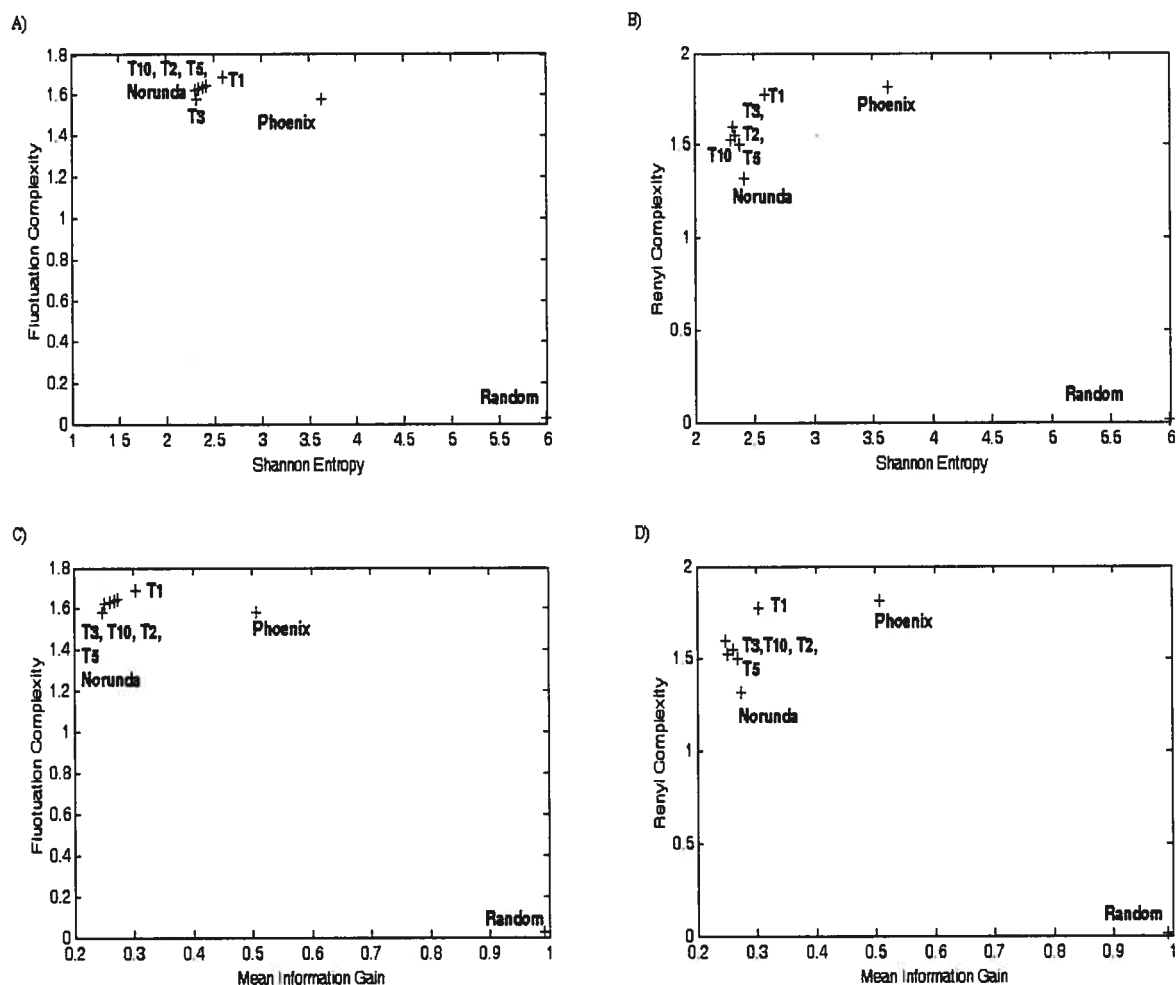


Figure 5. Relationship between information and complexity measures.

Figure 5 clearly shows the cluster created by the BOREAS data and the Phoenix time series stands out from all the others. In the case of figure 5 a), b) and c) even the Norunda site cannot be distinguished, but Figure 5 d) clearly shows a lower level of complexity for the Norunda site compared to the other boreal ecosystems.

The use of information-based measures to characterize the complexity of the time series of CO_2 concentrations enabled us to differentiate types of ecosystems. This technique was found to be the most useful for differentiating between undisturbed and disturbed ecosystems. For the relationship between Rényi Complexity and the Mean Information Gain as shown in Figure 5 (a, b, c and d), one can easily see a difference in the complexity level of

the urban ecosystem compared to the practically undisturbed boreal ecosystems. Only one boreal ecosystem stands out from the others; this is the 200 year-old harvesting site of Norunda. The complexity level of the Norunda site is inferior to all other sites with a Rényi Complexity of 1.32 making it the less complex time series of all seven sites. The low level of complexity could be explained by the intensive harvesting on that particular site. Because this site has been intensively managed, its cycle of growth and development is now controlled not by nature but by the wood industry. The size and height of stands are controlled to maximize production and profit therefore limiting the diversity and complexity of the CO₂ storage and temporal dynamics.

Another interesting element in the complexity analysis of the CO₂ concentration is the high level of complexity of the urban ecosystem compared to the BOREAS sites. With a Rényi complexity of 1.82, the Phoenix site has the highest level. This higher level of complexity can be explained by the fact that the CO₂ concentration of an urban area, even if forested, depends on factors varying drastically and at a faster time scale than those of a forest ecosystem. For example, in a city, the CO₂ concentration varies depending on the time of day, the amount of traffic and other social factors. On the other hand, in a forest, the CO₂ concentration is controlled by the presence of trees and plants making it less susceptible to sudden changes.

Thus, the information-based complexity measures used for this analysis detected significant differences in complexity levels only between urban and forest ecosystems. While the differences between natural ecosystems were less marked, the measures clearly showed the lowest level of complexity for the Norunda site. The inability to detect subtle differences between the natural time series is likely due to the loss of information incurred during the transformation of the continuous-valued time series into a series of binary symbols. This loss of information is a major drawback of all information-based measures. Nevertheless, this drawback does not enable us to see the impacts of intensive harvesting on

the temporal dynamic of an ecosystem. In addition, the choice of parameters such as word length is not always evident for a given time series and few guidelines exist for the selection of appropriate values. On the other hand, these methods may provide a useful way of characterizing a time series when other methods of analysis are not applicable, due to non-stationarity or other irregularities in a dataset. Unlike other methods of time series analysis, they can be applied to relatively short time series and noise reduction is not necessary beforehand.

5. Conclusion

This study provides a good demonstration of how the theory of thermodynamics applied to biological processes and information-based measures of times series can provide useful information about the dynamics of ecosystems. The purpose of this study was to assess the ability of different methods of characterizing self-organization and complexity in the temporal dynamics of an ecosystem in order to differentiate between ecosystem states. In this case we applied the measures to time series of standard variables describing energy and matter fluxes between ecosystems and the atmosphere.

The approach used to study ecosystem self-organization is based on thermodynamic principles and has been developed by Schneider and Kay (1994). It measures the energy dissipation capacity of an ecosystem. This approach measures the ratio of energy used by an ecosystem versus the total energy received. The objective was to test the applicability of those measures using field-based data. Thus, using the principles developed by Schneider and Kay (1994) and using field-based data similar to what Kutsch *et al.* (2001) analyzed it was possible to see a difference in energy dissipation between sites of different states. Old and more mature sites dissipated a greater amount of solar energy than younger and less mature sites. Another measure of temporal organization of an ecosystem was done using a Power Spectrum analysis. The relationship between frequency and amplitude in the power spectrum gives an overview of the level of organization of the time series. The results clearly show that there are no characteristic scales to describe the variations of carbon dioxide in time for the different sites. This result is consistent with studies that have analyzed other natural CO₂ time series (Cronise *et al.* 1996).

The characterization of complexity was done using information-based time series analysis. In this study, *Mean Information Gain* (MIG) and Shannon Entropy (Lange *et al.*, 1999) were used as information measures and *Fluctuation Complexity* (FC) (Bates and Shepard, 1993) and *Rényi Complexity* (Lange *et al.*, 1999) served as measures of complexity.

When looking at the relationship between Rényi Complexity and the Mean Information Gain, a difference in the complexity level of the urban ecosystem compared to practically undisturbed boreal ecosystems is noticeable. In all cases, the natural times series clearly fell in the intermediate range of values between completely ordered and random data. The measures were not, however, sufficiently sensitive to the subtle differences between time series from similar sites and thus could not serve to differentiate between boreal forests of different stages of maturity. We conclude that these methods may provide a useful way of roughly characterizing a time series when other methods of analysis are not applicable, due to non-stationarity or other irregularities in a dataset. Nonetheless, these methods showed that ecosystems are good examples of complex systems and that their analysis could be done using complex systems theory.

This characterization of complexity and self-organization using standard measurements of the boreal forest could serve as a way to help monitor and manage ecosystems based on their dynamics. They could be used to monitor the impact of harvesting on the dynamics of ecosystems and therefore become a tool to better manage our forests. It could also be used to monitor the impact of motor vehicles on forest ecosystems inside city areas. For this reason, it is important to test the applicability of existing measures, such as has been done in this study, and to develop new measures that are more appropriate for ecological data. Attempts have already been made to link self-organization and ecological integrity (Schneider et Kay, 1994a, 1994b; Ulanowicz, 1995; Müller, 1998) and many authors have stressed the need to use a holistic approach to studying ecosystems in order to interpret the causes of underlying structure and organization of ecosystem dynamics. Quantitative measures of self-organization and complexity that consider the global dynamics of an ecosystem may provide a starting point for such a holistic approach to evaluating ecosystem state. It is important to note, however, that the methods used here are purely descriptive: once we have successfully characterized the dynamics, the next step is to discern

the mechanisms responsible for the complex patterns observed. Understanding the source of such complexity in ecological systems may ultimately lead to the development of better methods of management and conservation.

Chapitre 5. Conclusion

La théorie des systèmes complexes constitue un outil analytique servant à comprendre la dynamique des systèmes. Globalement, la communauté scientifique y a eu recours dans le but d'établir une approche écosystémique qui permet d'étudier et de gérer le rôle des sociétés modernes au sein de la biosphère (Kay, 1991). La théorie rattachée aux systèmes complexes comporte différents outils conceptuels, notamment le comportement non linéaire (phénomène de rétroaction) et l'auto-organisation qui tentent d'expliquer la dynamique temporelle des écosystèmes.

L'étude des systèmes complexes offre un cadre théorique permettant de décrire la dynamique des écosystèmes. Dans cette optique, Schneider et Kay (1994) ont développé une méthode de quantification de l'auto-organisation des écosystèmes basée sur leur capacité d'utilisation de l'énergie solaire. Cependant, la validité de cette méthode a été contestée par Kutsch *et al.* (2001) qui affirmait que cette méthode n'était pas adaptée à d'autres types de données environnementales. Dans un premier temps, cette étude avait pour but de palier à cette divergence de résultats en employant une méthodologie similaire à celle de Schneider et Kay (1994) pour analyser de données environnementales provenant de la forêt boréale. Les résultats ont démontré l'applicabilité de la méthode de Schneider et Kay (1994) dans la mesure où les différents stades de maturité des peuplements ont pu être distingués en fonction de leur ratio de dissipation d'énergie solaire.

La théorie de l'information est couramment utilisée lorsqu'il est question d'analyser la dynamique temporelle d'un écosystème. Cette méthode d'analyse de séries chronologiques est basée sur la dynamique des symboles. Cette présente étude visait donc, dans un deuxième temps, à décrire la complexité associée à différents écosystèmes à l'aide de séries chronologiques indiquant les concentrations en dioxyde de carbone qui ont été transformées à leur tour en séries de symboles binaires. Différentes mesures d'information

et de complexité, dont l'entropie de Shannon, le *Mean Information Gain*, le *Fluctuation Complexity* ainsi que le *Rényi Complexity*, ont ainsi été utilisées pour quantifier et analyser le degré de complexité de chacune des séries de symboles. À la lumière des résultats obtenus, il a été possible de noter une différence en termes de complexité au niveau des écosystèmes urbains et forestiers. En effet, il a été possible de constater qu'un écosystème urbain est beaucoup plus sensible aux variations de dioxyde de carbone alors que l'écosystème forestier semble être en mesure de mieux résister à la fluctuation de dioxyde de carbone, ce qui fait en sorte, que sa dynamique temporelle est moins influencée et demeure plus stable. Ces mesures n'ont toutefois pas permis de distinguer les séries provenant de sites semblables, c'est-à-dire ceux appartenant à la forêt boréale. Enfin, l'analyse du spectre de puissance des différentes séries de dioxyde de carbone a servi à quantifier le niveau d'organisation des sites. La valeur de pente des graphiques (Tableau 4) illustrant la relation entre la fréquence et l'amplitude du spectre de puissance a démontré la similarité des différents sites en ce qui concerne l'organisation temporelle des concentrations en dioxyde de carbone.

Cette étude démontre l'applicabilité des méthodes basées sur la théorie des systèmes complexes, et ce, afin de caractériser différents types d'écosystèmes. La théorie des systèmes complexes, notamment son application aux approches écosystémiques, peut constituer un cadre précieux pour les politiques et la gestion environnementale parce qu'elle apporte une vision plus holistique et multidisciplinaire des systèmes environnementaux et des effets interdépendants qu'ils exercent sur d'autres systèmes naturels. L'application de ces mesures pourrait s'avérer utile dans des domaines comme la sylviculture, afin de mieux comprendre l'effet des coupes forestières sur la dynamique temporelle des forêts exploitées. Il serait également possible d'utiliser ces mesures afin de mieux comprendre l'effet des gaz à effet de serre sur les écosystèmes urbains en plus de vérifier l'impact que les villes ont sur la croissance des forêts à proximité.

La théorie des systèmes complexes soulèvera également de nouveaux défis, alors que les scientifiques et les décideurs devront être sur la même longueur d'onde en ce qui a trait à l'application des principes, afin de créer des politiques de gestion des écosystèmes qui appuieront les préoccupations actuelles et futures. Il est important de noter que la méthode utilisée dans cette étude est purement descriptive et que lorsque la dynamique des systèmes biologiques sera bien caractérisée, l'étape suivante sera de comprendre les mécanismes responsables de cette dynamique complexe. Saisir les fondements de cette complexité des systèmes écologiques pourrait mener à la mise en œuvre de méthodes plus efficaces de gestion et de conservation des ressources naturelles.

RÉFÉRENCES

- Adami, C. (2002). What is complexity ?. *Bioessays*. **24**: 1085-1094.
- Bak, P., C. Tang and K. Wiesenfeld (1988). Self-organized criticality. *Physical review A*. **38** (1): 364-374.
- Bak, P. and K. Chen (1991). "Self-Organized Criticality." *Scientific American* **264**: 46-53.
- Baldocchi, D., and C. Vogel. 1998. BOREAS TF-05 Tower Flux & Meteorological Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.
- Bates, J. E. and H. K. Shepard (1993). "Measuring complexity using information fluctuation." *Physics letters A* **172**: 416-425.
- Bessemoulin, P., and D. Puech. 1998. BOREAS TF-06 SSA-YA Surface Energy Flux and Meteorological Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.
- Camazine, S., J. L. Deneubourg, et al. (2001). Self-Organization in biological systems. Princeton, Princeton University Press.
- Cronise, R. J., D. A. Noever, et al. (1996). "Self-organized criticality in closed ecosystems: carbon dioxide fluctuations in Biosphere 2." *International journal of Climatology* **16**: 597-602.
- De Boer, D. H. (2001). "Self-organization in fluvial landscapes: sediment dynamics as an emergent property." *Computers and Geoscience* **27**: 995-1003.
- Decker, E. H. (2001). "Self-Organizing Systems: A tutorial in complexity."
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **99**, 12917–12922.
- Black, T. A. 2000. BOREAS TF-01 SSA-OA Tower Flux, Meteorological, and Soil Temperature Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.
- Fränze, O. (2000). *Ecosystems Research. Handbook of Ecosystem Theories and Management*. S. E. Jorgensen and F. Müller. New-York, Lewis: 89-102.
- Fitzjarrald, D. R. 2000. BOREAS TF-08 NSA-OJP Tower Flux, Meteorological, and Soil Temperature Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. McCaughey, J. H., P. M. Gallagher, R. and T. Appenzeller (1999). Beyond reductionism. *Science*. **284**: 79.

- Gell-Mann, M. and S. Lloyd (1996). "Information measures, effective complexity, and total information." Complexity: 44-52.
- Hari, S. and F. Müller (2000). Ecosystems as Hierarchical Systems. Handbook of Ecosystem Theories and Management. S. E. Jørgensen and F. Müller. New-York, Lewis: 265-280.
- Hartog, G. den, and H. Neumann. 2000. BOREAS TF-02 SSA-OA Tower Flux, Meteorological, and Precipitation Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.
- Hatsopoulos, G. and J. Keenan (1965). Principles of general thermodynamics. New-York, John Wiley.
- Sven E. Jørgensen and Brian D. Fath (2004). Modelling the selective adaptation of Darwin's Finches Ecological Modelling, 176: (409-418)
- Jørgensen, S.E., H. Mejer, S.N. Nielsen (1998). Ecosystem as self-organizing critical systems. Ecological Modelling, 111 (261-268).
- Kauffman, S. (1993). The origins of order: self-organization and selection in evolution. New-York, Oxford University Press.
- Kauffman, S (1995). At home in the universe: the search for the laws of self-organization and complexity. New-York, Oxford University Press.
- Kay, J.J. (1983). Self-organization and the thermodynamics of living systems: a paradigm. Self-organization in living systems. J.J. Kay. Waterloo, University of Waterloo.
- Kay, J.J. (1984). Self-organization in Living systems. System design Engineering. Waterloo, University of Waterloo: 458 pages.
- Kay, J.J. (1991). A nonequilibrium thermodynamic framework for discussing ecosystem integrity. Environmental Management 15(4): 483-495
- Kay, J.J. and H. Regier (2000). Uncertainty, complexity, and ecological integrity: insights from an ecosystem approach. In P. Crabbé, A. Holland, L. Ryszkowsky and L. Westra (eds), Implementing ecological integrity: Restoring regional and global environmental and human health. Kluwer, Nato Science series, Environmental security pp. 121-156.
- Klemm, O. And H. Lange (1999). Trends of air pollution in the Fichtelgebirge mountains, Bavaria. ESPR. 6:193-199.
- Kutsch, W.L., W Steinborn, M. Herbst, R. Baumann, J. Barkmann, and L. Kappen (2001). Environmental indication: A field test of an ecosystems approach to quantify biological self-organization. Ecosystems 4: 49-66.
- Lafleur, and D. Jelinski. 1999. BOREAS TF-10 NSA-Fen Tower Flux and Meteorological Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.

- Lange, H. (1997). Time series analysis in ecology. Encyclopedia of life sciences. 12 pages.
- Lange, H., J. Newig, and F. Wolf (1997). Comparison of complexity measures for time series from ecosystem research. Bayreuther Forum Ökologie 52: 99-116.
- Lange, H. (1999). Time series analysis of ecosystem variables with complexity measures. Interjournal for complex systems. 250.
- Lange, H., F. Wolf, and M. Hauhs (1999) Runoff as a complexity indicator for terrestrial ecosystems. Preprint submitted to Physical review E.
- Levin, S.A. (1998) Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. Ecosystems 1: 431-436.
- Luvall, J.C. and H.R. Holbo (1989). Measurements of short-term thermal response of coniferous forest canopies using thermal scanner data. Science and technology laboratory, NASA.
- McGlade, J. (1993). Alternative ecology. New scientist. 14-16.
- Morowitz, H.J. (2002). The emergence of everything: how the world became so complex. Oxford University Press.
- Müller, F. (1997). State-of-the-art in ecosystem theory. Ecological Modelling. 100:135-161.
- Müller, F. (1998). Gradient in ecological systems. Ecological Modelling. 108: 3-21.
- Nicolis, G. And I. Prigogine (1989). Exploring complexity: an introduction. Munich, Freeman.
- Odum, H.T. (1988) Self-organization, transformity and information. Science. 242:1132-1139.
- Parrott, L. And R. Kok (2000). Use of an object-based model to represent complex features of an ecosystem. Interjournal of complex systems. 12 pages.
- Prigogine, I. (1955). Introduction to thermodynamics of Irreversible processes. Springfield.
- Rind, D. (1999). Complexity and Climate. Science. 284: 105-107
- Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke and B. Walker. (2001). Catastrophic shift in ecosystems. Nature. 413: 591-596.
- Schneider, E., and J.J. Kay (1994). Complexity and thermodynamics: towards a new ecology. Futures. 24(6): 626-647.
- Schrödinger, E. (1944). What is life ?. Cambridge, Cambridge University Press.
- Solé, R.V. and S.C. Manrubia (1995), Are rainforest self-organized in a critical state? Journal of theoretical Biology. 173:31-40.

Sutton, D., M. L. Goulden, A. Bazzaz, B. C. Daube, S.-M. Fan, J. W. Munger, and S. Wofsy. 1998. BOREAS TF-03 NSA-OBS Tower Flux, Meteorological, and Soil Temperature Data. Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.

Ulanowicz, R.E. (1995). Ecosystem integrity: a causal necessity. In L. Westra and J. Lemons (eds). Perspectives on ecological integrity, Kluwer Academic publisher, Netherlands. 77-87.

Verma, S. B., and A. Suyker. 1999. BOREAS TF-11 SSA-Fen Tower Flux and Meteorological Data Ecosystem-Atmospheric Study (BOREAS) database. Data set. Available on-line [<http://www.daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.

Waldrop, M. (1992). Complexity: the emerging science at the edge of order and chaos. New-York, Simon and Schuster.

West, J. And M. Shlesinger (1990). The noise in natural phenomena. American scientist. 78: 40-45.

Wolf, F. (1999). Calculation of information and complexity in time series- analysis of the water budget of forested catchment. Department of ecological modeling of the Bayreuth institute for terrestrial ecosystems research (BITÖK). Bayreuth, University of Bayreuth, Germany. **Phd.**