HAL
open science

Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes

François Goreaud

▶ **To cite this version:**

François Goreaud. Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Sciences de la Terre. ENGREF (AgroParisTech), 2000. Français. NNT : . tel-00005747

HAL Id: tel-00005747

https://pastel.hal.science/tel-00005747

Submitted on 5 Apr 2004

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ENGREF

Laboratoire de Recherche en Sciences Forestières
Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers
Nancy

Cemagref

Laboratoire d'Ingénierie des Systèmes Complexes
Clermont-Ferrand

n° d'ordre : _____

Thèse

pour obtenir le grade de

Docteur de l'ENGREF
Discipline : Sciences Forestières

présentée et soutenue publiquement par

François GOREAUD

le 6 avril 2000, à l'ENGREF, centre de Nancy.

Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes.

Tome 1

JURY

M. Jean-Pierre Pascal,	Président
Mme. Moira Mugglestone,	Rapporteur
M. Gilles Yoccoz,	Rapporteur
M. Guillaume Deffuant,	Examinateur
M. François Houllier,	Examinateur
M. Michel Loreau,	Examinateur
M. Claude Millier,	Directeur de thèse

à l'érable de mon enfance, qui m'a donné le goût des sciences forestières ;

à tous ceux qui, par leur amitié et leur amour, m'ont permis d'attendre tout ce temps...

Avant Propos

Loi de Hofstadter :

"Il faut toujours plus de temps que prévu, même en tenant compte de la loi de Hofstadter."

Hofstadter, 1985.

Pour faire un arbre, mon Dieu que c'est long !
Régénération sur une vieille souche d'épicéa, Parc National du Harz, octobre 1999.

Résumé.

Pour répondre à la demande sociale (conserver la biodiversité, améliorer les paysages et développer durablement nos forêts), les forestiers doivent adapter leurs pratiques sylvicoles et gérer des peuplements de plus en plus complexes : mélangés en espèces et irréguliers en âge. Les modèles classiques, utilisés pour les peuplement réguliers monospécifiques, ne sont plus suffisants pour prédire l'évolution de ces peuplements forestiers complexes.
Pour améliorer ces modèles, il est nécessaire de mieux connaître le fonctionnement de l'écosystème forestier, et en particulier des interactions entre arbres. La structure spatiale du peuplement, c'est à dire la façon dont les arbres sont disposés en forêt, joue un rôle essentiel dans l'expression de ces interactions.

L'objectif de cette thèse est de montrer comment l'analyse de la structure spatiale, couplée avec l'utilisation de modèles dendrométriques et de modèles d'écologie théorique, peut nous aider à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes.

Pour cela, j'ai choisi de présenter quelques exemples de questions écologiques spécifiques à ces peuplements, pour lesquelles la prise en compte de la structure spatiale a apporté des éléments de réponse. Dans ce travail exploratoire, j'ai utilisé trois hypothèses de représentation des peuplements de plus en plus détaillées, tenant compte d'abord uniquement de la position des arbres, puis de l'espèce et de la circonférence, et enfin des éventuelles sources d'hétérogénéité. J'ai utilisé le formalisme des processus ponctuels, et plus particulièrement la fonction de Ripley K(r) et les fonctions dérivées L(r), $L_{1.2}(r)$ et $K_{COR}(r)$, pour analyser des peuplements réels et simuler des peuplements virtuels.

Ces outils ont été utiles à la fois pour décrire les peuplements, et pour concevoir, utiliser et évaluer des modèles. Ainsi, j'ai proposé un modèle de structure spatiale de la mortalité lors des tempêtes dans la réserve intégrale de la Tillaie, et j'ai utilisé la fonction L(r) pour évaluer différents modèles d'éclaircie sur le dispositif de Lamotte-Beuvron.
L'analyse de la structure spatiale peut aussi servir de lieu de rencontre à différentes communautés scientifiques. Sur le dispositif du Beau Poirier, l'utilisation conjointe de modèles dendrométriques et de modèles d'écologie théorique m'a permis d'étudier la survie du chêne dans le mélange chêne et hêtre, et a apporté des éléments de réponse à la question plus générale du rôle de la structure spatiale dans la survie en mélange d'une espèce moins compétitive.

A moyen terme, l'analyse de la structure spatiale pourrait jouer un rôle important dans l'évolution des modèles dendrométriques, et en particulier dans la réflexion sur les données et les dispositifs, dans la prise en compte du compartiment sol, et dans le couplage des modèles dendrométriques avec des modèles d'écologie théorique pour faciliter le passage de l'échelle de l'arbre à l'échelle du peuplement.

Abstract.

In order to take social needs into account (biodiversity conservation, landscape improvement and sustainable development), foresters have to adapt their sylvicultural practices and to manage more complex, mixed or uneven, stands. Classical models, built for regular and monospecific stands, are not adapted to predict the evolution of such complex stands.
In order to improve the models, it is necessary to understand the dynamics of forest ecosystems, and especially the interaction between trees. The spatial structure of the stand, i.e. the way trees are scattered in the forest, plays a key role in the expression of these interactions.

The aim of this thesis is to show how spatial structure analysis, coupled with models from dendrometry and from theoretical ecology, can help us to understand and to model the functioning and the structure of complex forest stands.

Therefore, I present a few examples of ecological questions, specific to these complex stands, where the analysis of spatial structure contributes to the overall understanding of the problem. In this exploratory work, I used three progressive hypotheses to represent the stand, taking first only the location of trees into account, then using the species and circumference of each tree, and finally representing some possible heterogeneity. For real stands analysis, and virtual stands simulation, I used the point processes formalism, and especially Ripley's K(r) function and the derived functions L(r), $L_{1.2}(r)$ and $K_{COR}(r)$.

These tools have been useful for the description of stands, and for the conception, use and evaluation of models. Thus, I proposed a model for the spatial structure of mortality after major storms in the "La Tillaie" biological reserve, and I used the L(r) function to evaluate various thinning models in the "Lamotte-Beuvron" experimental plot.
The analysis of spatial structure can also be a meeting point for various scientific communities. On the Beau Poirier plot, the parallel use of models from dendrometry and from theoretical ecology allowed me to study oak survival in a beech-oak mixed stand. It also contributes to the overall understanding concerning the broader question of the survival of a less competitive species within a mixed stand.

Spatial structure analysis can play a key role in the evolution of the models from dendrometry. It especially concerns the reflection on data and experimental plots ; the integration of the soil compartment ; and possibly the link between models from dendrometry with models from theoretical ecology, thus facilitating the shift from stand scale toward tree scale.

Remerciements.

Quand, au lendemain de la soutenance, je repense à l'étudiant naïf qui commençait son travail de thèse au 1er décembre 1995 je ne peux m'empêcher de comparer ces 4 années à une étrange Odyssée. Rien de cette longue aventure personnelle n'aurait été possible sans les camarades de voyages, amis et collègues, et cette thèse est aussi le fruit de leur gentillesse, et des multiples échanges réalisés le plus souvent dans un cadre informel et amical. Du fond du cœur un grand merci à tous d'avoir partagé cette aventure, et par avance mes excuses à ceux que, écrivant ces lignes à la hâte, j'aurais oublié de citer.

Mes remerciements vont d'abord à ceux qui ont bien voulu me guider. Claude Millier a été un directeur de thèse merveilleux, qui a su libérer du temps pour la discussion, poser les bonnes questions, relire et commenter quelques milliers de pages, tout en montrant des qualités humaines rares. Jean Bouchon, Joel Chadoeuf, Guillaume Deffuant, François Houllier et Michel Loreau l'ont rejoint dans un comité de thèse très efficace, qui a su endiguer et orienter un sujet de thèse d'abord touffu, et me faire profiter des compétences de chacun en tenant compte des contraintes d'une thèse interdisciplinaire. Christine Deleuze m'a offert, avec son amitié, son enthousiasme pour la recherche. La qualité exceptionnelle de son travail et de son sens des relations humaines me serviront toujours de modèle. Marie Claude Roland m'a apporté la lumière sur le questionnement scientifique. Sa formation a été comme une révélation, et ce mémoire de thèse est, jusque dans l'originalité de sa présentation, l'application directe de ses conseils. Merci enfin aux membres du jury, Jean-Pierre Pascal, Moira Mugglestone, Gilles Yoccoz, Guillaume Deffuant, François Houllier, et Michel Loreau qui ont accepté de venir pour certains de très loin, de lire un document volumineux, et de m'apporter un retour de qualité sur mon travail.

Tout navire a besoin de regagner le port. Pendant 3 ans j'ai fait escale à Nancy, au sein de l'équipe Dynamique des Systèmes Forestiers dirigée par Jean François Dhôte. Puis, pour 3/4 de mon temps j'ai regagné mon port officiel, le Laboratoire d'Ingénierie des Systèmes Complexes dirigé par Guillaume Deffuant, au Cemagref de Clermont-Ferrand. Dans ces deux ports j'ai reçu le meilleur accueil, et j'ai bénéficié d'excellentes conditions de travail. Je voudrais donc remercier pour cela les responsables de ces équipes, et en leur nom tous les personnels, chercheurs ou non, qui rendent possible et agréable le travail dans ces organismes. Merci en particulier à M.J. Lionnet, Colette Cadiou, et leurs collègues documentalistes qui m'ont été d'un grand secours dans le travail bibliographique ; à Daniel Rittié et Michel Ravart qui m'ont initié aux joies et aux difficultés du travail de terrain, ainsi qu'à tous les stagiaires et personnels de l'INRA ou de l'ONF qui m'ont assisté lors des campagnes de mesure ; à Jean-Charles Bertrand, Gilles Thirion et Stephan Bernard qui ont (presque) toujours su réparer les pannes de mes ordinateurs successifs.

L'essentiel du voyage réside, je crois, dans les rencontres. Ces 4 années de thèse ont été bien remplies de rencontres toujours fructueuses à Nancy, Champenoux, Lyon, Paris, Montpellier, Garchy, Oeiras, Avignon, Grenoble, Orléans, Göttingen, München, Luminy, Clermont Ferrand... J'y ai trouvé des interlocuteurs de qualité que je tiens à remercier pour leur écoute, leurs conseils, et leur aide. Mes remerciements vont tout particulièrement à ceux qui, en plus, ont bien voulu relire et commenter des parties des différentes versions de ce mémoire, et m'aider ainsi à l'améliorer. Jean François Dhôte, François Houllier, Max Bruciamacchie, Christine Deleuze, Jean Bouchon, Benoît Courbaud, Francis Colin étaient toujours disponible pour répondre à mes questions sur la dendrométrie. Jean Christophe Hervé, Claude Millier, et Thierry Fuhs ont su m'épauler sur les questions statistiques classiques, laissant à Jean Claude Pierrat, Joël Chadoeuf, et Moira Mugglestone le soin de

me guider entre les écueils des statistiques spatiales. Michel Loreau a bien voulu m'initier aux modèles d'écologie théorique et m'encadrer sur cette partie de mon travail. Jean Claude Gégout, Guy Grandjean, Bruno Ferry, Bernard Jabiol ont su faire preuve de patience pour répondre à mes questions parfois naïves et confronter des concepts ou des résultats un peu trop mathématiques à leur expertise écologique. Le petit groupe de réflexion autour de Raphaël Pélissier, Pierre Couteron et des camarades forestiers de Lyon m'a beaucoup aidé dans le murissement des idées développées dans cette thèse. Hans Jurgen Otto, Hermann Spellmann, Peter Biber, Martin Guericke, Hans Pretzsch et la fondation Toepfer ont bien voulu me faire découvrir la recherche forestière allemande. Marie-Claude Roland, Marie Thérèse Saubestre et Anne Marie Goreaud ont en outre assuré une relecture critique de mon mémoire.

Mais l'origine de cette thèse trouve ses racines dans une époque plus lointaine. J'aurais voulu commencer mon mémoire comme un conte de fée : Il était une fois un petit garçon qui voulait comprendre le mystère de la forêt. Ce besoin de comprendre le monde, il me vient d'abord de mes parents, puis de mes instituteurs/trices et professeurs. L'amour des arbres me vient sans doute du bébé érable que j'ai planté et apprivoisé dans mon bout de jardin à Ifs, et qui aujourd'hui encore compte autant à mes yeux que la rose du petit Prince. Marie Thérèse Saubestre, puis Simone Bazin, mes professeurs de biologie au collège et au lycée, ont fait naître ma passion pour les sciences naturelles. Avec Benoît, Ben et Catherine mon amour pour la forêt s'est encore développé à travers de nombreuses randos et activités scoutes. Mon goût pour la recherche s'est confirmé en comptant les épibiontes avec Gérard Lacroix et Françoise Lescher-Moutoué. Les enseignants et les camarades du dea "Ecologie générale et Production végétale" m'ont aidé à transformer ces passions en projet professionnel, qui s'est concrétisé en projet de thèse grâce au soutient de Claude Millier et de Christine Deleuze.
A tous ces amis, qui sont à l'origine de ce travail, merci.

Le travail sait parfois jouer aux sirènes, et enivrer les doctorants au risque de les noyer. Témoins les nuits passées à debugger un programme, les semaines de travail sur le terrain, les kilos de papier noirci, les Week End de rédaction intense. Heureusement, il y a dans ces moments là des amis, qui pensent à nous sortir de la routine et nous ramener à la surface de la réalité le temps d'une soirée ou d'un Week End.
Merci donc à tous ceux là qui, par leur amour ou leur amitié, dans la simplicité de la vie de tous les jours, m'ont sauvé de la noyade. Mes pensées vont tout particulièrement à Christophe, Katell, Xavier et les scouts de Jarville, auprès de qui j'ai tant appris, aux camarades Aikidoka, qui m'ont donné la force intérieure d'aller jusqu'au bout, à Christophe pour me faire penser à respirer, aux choristes du GAM qui ont supporté mes fausses notes, et enfin et surtout à Chak Hon, pour son soutien constant tant dactylographique et logistique que psychologique.

Toute aventure a une fin... Merci encore à celles et ceux qui sont venus me soutenir lors de... la soutenance, de très loin parfois. On se sent des ailes quand on parle devant tant d'amis. Je remercie enfin tout particulièrement ma maman, qui a préparé le pot servi après les hostilités, et Aude, Stéphanie, Nicolas, Alexandra, Chak-Hon, Benoît, Cécile, Marie-Stella qui l'ont aidé dans cette tâche ou dans l'organisation de cette journée.

Thèse : mode d'emploi[1].

Ce mémoire de thèse, fruit d'un travail exploratoire à la frontière entre les sciences forestières, l'écologie et les statistiques spatiales, peut ressembler de loin à un labyrinthe[2]. J'ai essayé, pour le bâtir, d'appliquer les judicieux conseils donnés par Marie Claude Roland lors de ses formations à la rédaction scientifique. Le résultat surprendra peut être certains lecteurs : puissent-ils trouver dans ces quelques paragraphes un fil d'Ariane pour les guider...

J'ai écrit ; nous lisons.

Défendre une thèse est à mon avis de la responsabilité personnelle du doctorant. C'est pourquoi j'ai choisi, dans ce document, d'utiliser la première personne du singulier, le "je", pour parler des choix réalisés, des stratégies suivies, des travaux originaux effectués, et des conclusions retenues au cours de ma thèse[3].
Ce "je" me permet de ne pas utiliser le "nous" de majesté ! Qu'on ne s'y trompe pas : les nombreux "nous" de ce texte sont là pour accompagner le lecteur : il s'agit du "nous" = "je (auteur)" + "vous (lecteur)".
Enfin, j'ai réservé le très impersonnel "on" pour décrire le déroulement de la démarche scientifique : la bibliographie, les méthodes classiques, l'analyse des résultats.

Pour ce mémoire, j'ai choisi une présentation thématique.

J'ai construit les différents chapitres et sous-chapitres de ce mémoire autour de questions écologiques et forestières. Les éléments bibliographiques et méthodologiques sont donc répartis au fil du mémoire dans les chapitres correspondants à la question à laquelle ils se rapportent. La description complète des dispositifs, les démonstrations mathématiques et les listings de programmes informatiques sont regroupés en annexe. Un index et un lexique pluridisciplinaire, en annexe (A2), résument la position, dans le mémoire, des différents éléments bibliographiques, méthodologiques et des résultats correspondant à différents mots clef. Une liste des différentes notations utilisées figure en annexe (A1).

Le mémoire est organisé suivant 4 niveaux emboîtés.

J'ai choisi le chapitre comme unité de questionnement scientifique du mémoire : un chapitre pose une question, et donne quelques éléments de réponse. Chaque chapitre est composé de sous-chapitres, qui correspondent chacun à une étape de la réflexion autour de la question soulevée. On y trouve en particulier les éléments bibliographiques ou méthodologiques, les résultats, et les interprétations. Enfin, chaque sous-chapitre est constitué de plusieurs paragraphes, qui correspondent chacun à un argument, un résultat ou une idée.
Les différents chapitres sont regroupés dans quatre grandes parties : les trois premières correspondent à trois hypothèses de représentation, de plus en plus détaillées, des peuplements forestiers, puis la démarche générale de la thèse est commentée et évaluée dans une quatrième partie de discussion.

Pour faciliter la lecture, et laisser chacun libre de ne lire que certains chapitres ou sous-chapitres, j'ai essayé de les rendre aussi indépendants que possible, et de mettre l'idée principale de chaque paragraphe dans son titre. Le prix à payer pour cette organisation est une légère redondance.

---

[1] Gloire à Bartlebooth ! (Perec, 1978).
[2] Au sens de la bibliothèque de Babel (Borges, 1983).
[3] Ce "je" ne signifie pas pour autant un travail solitaire : il n'a été possible que grâce aux nombreux échanges avec mon directeur de thèse, au sein des équipes qui m'ont accueilli, ou avec d'autres collègues.

Table des matières.

AVANT PROPOS **5**

RÉSUMÉ. 7
ABSTRACT. 8
REMERCIEMENTS. 9
THÈSE : MODE D'EMPLOI. 11
TABLE DES MATIÈRES. 13

INTRODUCTION. **17**

001. Les peuplements complexes, un enjeu socio-économique. *19*
002. Un enjeu scientifique prioritaire : connaître et modéliser les interactions entre arbres. *21*
003. Enjeu épistémologique : instaurer un dialogue entre la dendrométrie et l'écologie théorique. *23*
004. Objectif de la thèse. *25*
005. Stratégie. *25*

I. SI LES ARBRES ÉTAIENT DES POINTS... ..... **27**

10. INTRODUCTION. 29
11. DE LA FORÊT AUX PROCESSUS PONCTUELS. 31
110. Introduction *31*
111. La notion d'individu en forêt : l'arbre qui cache le peuplement ? *32*
112. Semis de points et processus ponctuels. *35*
113. Application à la simulation de peuplements virtuels. *39*
114. Bilan *44*
12. COMMENT DÉCRIRE UNE STRUCTURE SPATIALE ? 45
120. Introduction. *45*
121. Quelles méthodes pour analyser une structure spatiale ? *46*
122. Les fonctions K(r) (Ripley) et L(r) (Besag). *49*
123. Comment interpréter la fonction L(r) en terme de structure ? *54*
124. La fonction L(r) est un bon outil pour décrire la structure spatiale d'un peuplement réel. *62*
125. Bilan. *65*
13. COMMENT LA STRUCTURE ÉVOLUE-T-ELLE AU COURS DU TEMPS ? 67
130. Introduction. *67*
131. La structure spatiale d'un peuplement évolue au cours du temps sous l'effet des processus naturels. *68*
132. Comment modéliser l'évolution de la structure spatiale ? *72*
133. L'analyse de la structure spatiale peut-elle nous permettre d'apprendre quelque chose des processus naturels qui la génèrent ? *77*
134. Bilan. *79*
14. UN EXEMPLE D'APPLICATION À L'ÉVALUATION DE MODÈLES D'ÉCLAIRCIE-MORTALITÉ. 81
140. Introduction. *81*
141. Comment différents modes d'éclaircies ont-elles fait évoluer la structure spatiale dans le dispositif de Lamotte-Beuvron ? *82*
142. Comment modéliser simplement ces éclaircies ? *85*
143. La structure spatiale, critère d'évaluation. *89*
144. Bilan. *95*
15. COMMENT AJUSTER UN MODÈLE DE MORTALITÉ SUR DES DONNÉES DE STRUCTURE SPATIALE ? 97
150. Introduction. *97*
151. Quelle est la structure spatiale des arbres morts à la Tillaie ? *98*
152. Comment modéliser cette structure spatiale ? *101*
153. Comment construire un vrai modèle de mortalité ? *106*
154. Bilan. *110*
16. BILAN GÉNÉRAL. 111

II. QUAND L'ESPÈCE ET LA TAILLE VARIENT **113**

20. INTRODUCTION. 115
21. QUELLES VARIABLES AJOUTER ? 117
210. Introduction. *117*
211. L'arbre est un élément complexe. *118*
212. Le formalisme des processus ponctuels marqués est adapté aux peuplements complexes. *121*
213. Comment simuler des peuplements complexes virtuels ? *125*

214. Bilan. *130*
22. CES VARIABLES SE STRUCTURENT DANS L'ESPACE. 131
220. Introduction. *131*
221. La fonction intertype $L_{1,2}(r)$ permet de décrire la structure spatiale du mélange. *132*
222. La structure spatiale de la circonférence des arbres peut être décrite par une fonction $K_{COR}(r)$. *140*
223. La fonction intertype peut également caractériser la structure de la circonférence. *146*
224. Bilan. *150*
23. CES VARIABLES ÉVOLUENT AVEC LE TEMPS... 151
230. Introduction. *151*
231. Comment décrire l'évolution de la structure spatiale d'un semis marqué ? *152*
232. Quelques notions clef sur la croissance et la compétition. *155*
233. Les forestiers utilisent des modèles dendrométriques. *162*
234. En écologie, on trouve des modèles plus théoriques. *168*
235. Vers un lien entre écologie et dendrométrie ? *175*
236. Bilan. *178*
24. COMMENT MODÉLISER LE MÉLANGE D'ESPÈCES : UNE PREMIÈRE APPROCHE DENDROMÉTRIQUE. 179
240. Introduction. *179*
241. Les peuplements mélangés posent des problèmes spécifiques : l'exemple du mélange chêne et hêtre. *180*
242. L'exemple du mélange chêne et hêtre nous incite à poser une question écologique spécifique des peuplements mélangés. *184*
243. Un premier modèle dendrométrique s'avère insuffisant pour répondre à notre question. *186*
244. Bilan. *191*
25. VERS UN MODÈLE PLUS THÉORIQUE. 193
250. Introduction. *193*
251. Pour rendre compte de la coexistence : spatialiser l'accès aux ressources. *194*
252. Je propose un modèle de compétition spatialement explicite. *201*
253. Comment se comporte le modèle dans des cas très simples ? *205*
254. Limites de ce modèle, et extensions possibles. *210*
255. Bilan. *219*
26. LA STRUCTURE SPATIALE PEUT-ELLE FAVORISER LA SURVIE EN MÉLANGE D'UNE ESPÈCE MOINS COMPÉTITIVE? 221
260. Introduction. *221*
261. Quels paramètres pour les simulations dans le cas bispécifique ? *222*
262. Comment la structure spatiale du peuplement influence-t-elle l'évolution du mélange? *227*
263. Comment, inversement, la dynamique du système fait-elle évoluer la structure spatiale du peuplement ? *239*
264. La dynamique des agrégats joue un rôle important dans la survie de l'espèce moins compétitive. .. *243*
265. Bilan *247*
27. LES MODÈLES DENDROMÉTRIQUES PEUVENT SERVIR À PRÉCISER CERTAINS PARAMÈTRES. 249
270. Introduction. *249*
271. Comment estimer la portée des interactions entre arbres ? *250*
272. Comment confronter les hypothèses de compétition et de coopération ? *259*
273. Bilan. *264*
28. BILAN GÉNÉRAL. 265

III. LA STRUCTURE D'UN PEUPLEMENT FORESTIER N'EST PAS TOUJOURS HOMOGÈNE... 269

30. INTRODUCTION. 271
31. POUR UN PEUPLEMENT FORESTIER RÉEL, LA NOTION D'HÉTÉROGÉNÉITÉ N'EST PAS LA MÊME QUE CELLE DÉFINIE POUR UN PROCESSUS PONCTUEL. 273
310. Introduction. *273*
311. Les processus ponctuels peuvent modéliser des structures spatiales hétérogènes. *274*
312. La spécificité des peuplements forestiers rend difficile l'usage de la définition de l'hétérogénéité au sens des processus ponctuels. *278*
313. Comment définir l'hétérogénéité pour un peuplement réel ? *282*
314. Comment différencier un semis homogène d'un semis hétérogène ? *288*
315. Bilan. *294*
32. QUELQUES RÉFLEXIONS SUR L'INTÉRÊT DE PRENDRE EN COMPTE, MÊME TRÈS SIMPLEMENT, UNE HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA STRUCTURE SPATIALE. 295
320. Introduction. *295*
321. Comment décrire grossièrement la structure spatiale d'un peuplement hétérogène ? *296*
322. Comment intégrer très simplement une éventuelle hétérogénéité dans un modèle de croissance ? .. *308*
323. Bilan. *314*

33. BILAN GÉNÉRAL. 315

IV. DISCUSSION ET PERSPECTIVES..... 317

400. Introduction. 319
401. Quels sont les apports de l'analyse de la structure spatiale à l'étude des peuplements complexes ? 320
402. Comment prendre en compte la structure spatiale dans le travail de modélisation ? 330
403. Quelques autres pistes pour faire évoluer les modèles dendrométriques. 334

CONCLUSION..... 339

BIBLIOGRAPHIE. 341

ANNEXES..... 365

TABLE DES MATIÈRES. 367

ANNEXES A : NOTATIONS ET INDEX. 371

ANNEXE A1 : NOTATIONS. 373
A1.1. Notations de la partie I. 374
A1.2. Notations de la partie II. 375
A13. Notations de la partie III. 379
ANNEXE A2 : LEXIQUE ET INDEX. 381

ANNEXES B : DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX. 409

ANNEXE B1 : DISPOSITIF DU BEAU POIRIER. 411
ANNEXE B2 : DISPOSITIF DE LAMOTTE-BEUVRON. 415
ANNEXE B3 : RÉSERVE INTÉGRALE DE LA TILLAIE. 419
ANNEXE B4 : LISTE DES APPLICATIONS RÉALISÉES SUR LES DISPOSITIFS. 423

ANNEXES C : DÉVELOPPEMENTS MATHÉMATIQUES. 425

ANNEXE C1 : CALCUL DES CORRECTIONS DES EFFETS DE BORD. 427
C11. Principe du calcul. 427
C12. Cas d'un domaine circulaire. 429
C13. Cas d'un domaine rectangulaire. 430
C14. Cas d'un domaine de forme complexe. 432
ANNEXE C2 : MONTRONS QUE "UN PROCESSUS DE MORTALITÉ COMPLÈTEMENT ALÉATOIRE NE MODIFIE PAS, EN MOYENNE, LA STRUCTURE SPATIALE D'UN PEUPLEMENT". 435
ANNEXE C3 : CALCUL DE G(R) POUR UN PROCESSUS DE NEYMAN-SCOTT. 437
C31. Calculons tout d'abord la fonction $g_1(r)$ correspondant à un seul agrégat. 437
C32. Calculons maintenant la fonction g(r) pour un processus de Neyman-Scott. 439
ANNEXE C4 : CALCUL DE G(R) POUR UN PROCESSUS DOUBLEMENT AGRÉGATIF. 441
ANNEXE C5 : CALCUL DES ÉTATS D'ÉQUILIBRE (STABLES) DU MODÈLE DÉFINI AU SOUS-CHAPITRE (234). 443
C51. Quels sont les états d'équilibre de ce système ? 443
C52. Rappel sur la stabilité d'un état d'équilibre. 444
C53. Quelle est la stabilité des états d'équilibre de notre modèle ? 445
ANNEXE C6 : DÉTAILS DU MODÈLE DE HUSTON & DEANGELIS 449
ANNEXE C7 : CALCUL DES ÉTATS D'ÉQUILIBRE (STABLES) DU MODÈLE DÉFINI AU SOUS-CHAPITRE (251). 451
C71. Quels sont les états d'équilibre de ce système ? 451
C72. Expression de la condition de stabilité globale. 453
C73. Condition de stabilité individuelle. 455
C74. Avec ces conditions de stabilité individuelles, on peut montrer qu'il existe au plus un état d'équilibre stable pour le système. 457
ANNEXE C8 : RECHERCHONS LES ÉTATS D'ÉQUILIBRE (STABLES) DU MODÈLE DÉFINI AU SOUS-CHAPITRE (252). 461
C81. Quels sont les états d'équilibre de ce système ? 461
C82. Expression de la condition de stabilité globale. 463
C83. Condition de stabilité individuelle. 464

ANNEXES D : LISTINGS INFORMATIQUES. 467

ANNEXE D1 : QUELQUES ROUTINES DE SIMULATION DE PEUPLEMENTS VIRTUELS. 469
D11 : Simulation de nombres pseudo-aléatoires. 469
D12. Routines pour simuler des processus ponctuels. 471
D13. Routines pour simuler des processus ponctuels marqués. 474

D14. Routines pour simuler des semis hétérogènes. *480*
ANNEXE D2 : ROUTINES D'ESTIMATION DE LA FONCTION L(R). 483
D21. Cas d'un domaine d'étude rectangulaire. *483*
D22 : Cas d'un domaine d'étude de forme complexe. *488*
ANNEXE D3 : SIMULATION DE MORTALITÉ OU D'ÉCLAICIE. 501
D31. Routines de simulation de mortalité ou d'éclaircie proprement dites. *501*
D32. Estimation des valeurs moyennes de L(r) sur plusieurs répétitions d'un processus de mortalité. *506*
D33. Estimation des intervalles de confiance de L(r) pour le semis des arbres survivants à d'un processus de mortalité. *507*
ANNEXE D4 : ROUTINES D'ESTIMATION DE LA FONCTION $L_{1.2}$(R). 509
D41. Cas d'un domaine d'étude rectangulaire. *509*
D42 : Cas d'un domaine d'étude de forme complexe. *513*
ANNEXE D5 : ROUTINES D'ESTIMATION DE LA FONCTION K_{COR}(R). 517
ANNEXE D6 : ROUTINES DE CALCUL DES INDICES DE COMPÉTITION. 521
ANNEXE D7 : PROGRAMME DE SIMULATION DU MODÈLE THÉORIQUE. 523

Introduction.

Dans ce mémoire de thèse, je présente un travail exploratoire sur les apports de l'analyse de la structure spatiale à l'étude des peuplements forestiers "complexes", c'est-à-dire présentant un mélange d'espèces, une irrégularité en âge ou en taille, ou une certaine hétérogénéité. L'expression "structure spatiale" est à prendre ici au sens de la répartition des arbres du peuplement sur un plan horizontal. La thèse que je défends est que l'analyse de cette structure spatiale, couplée avec l'utilisation de modèles dendrométriques et de modèles d'écologie théorique, peut nous aider à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes.

L'enseignement n'est pas au sommet de la montagne, mais sur le chemin tortueux qui y conduit.

Dictionnaire Khazar.

Un chemin tortueux vers le puy du Sancy, juin 1999.

001. Les peuplements complexes, un enjeu socio-économique.

001.1. La demande sociale sur la forêt devient de plus en plus patrimoniale.

"Biodiversité", "Générations Futures", "Développement Durable", "Impact Paysager" : autant d'expressions passées dans le langage courant qui montrent que le citoyen, relayé par les associations, les hommes politiques et les médias, considère aujourd'hui son environnement, et en particulier les forêts, comme un patrimoine précieux et vulnérable (Ferry, 1992; Arnould, 1996; Scarcelli, 1996). Il est loin le temps où on laissait aux ingénieurs des eaux et forêts, héritiers d'une longue tradition, l'entière responsabilité de gérer la forêt française et de produire du bois en abondance. Il a fallu revenir sur certaines pratiques jugées abusives, comme par exemple les plantations de résineux ou les coupes à blanc, et proposer pour la forêt, en plus de la fonction de production, de nouvelles fonctions de protection du milieu et d'accueil du public (voir par exemple le rapport EUROFOR du Parlement Européen (Anonyme, 1997)).

001.2. Pour répondre à cette demande sociale, la sylviculture évolue vers la gestion de peuplements plus complexes.

Le forestier a dû progressivement se remettre en cause pour intégrer cette demande sociale. En Allemagne par exemple, on a pu assister dès 1950 au développement d'une nouvelle sylviculture "proche de la nature" (Fischer, 1990; Anonyme, 1991; Pretzsch, 1993a; Goreaud, 1995b; Otto, 1997b). En France, malgré des débats parfois houleux, les pratiques sylvicoles évoluent également (Crave & Otto, 1990; Lanier, 1992; Buongiorno *et al.*, 1995; Bastien, 1997). Dans tous les cas l'idéal du peuplement pur et régulier est progressivement remplacé par un intérêt croissant pour des peuplements plus complexes (mélange d'espèces, peuplements irréguliers, structure fortement hétérogène) supposés mieux répondre aux fonctions de protection[4] et d'accueil du public (Barthod, 1994; Duchiron, 1994; Dubourdieu, 1997).

001.3. Cependant le gestionnaire forestier manque d'outils pour gérer ces peuplements.

Pour gérer une forêt, il est nécessaire de pouvoir prédire l'évolution des différentes parcelles, en particulier en terme de volume de bois. La recherche forestière, et plus particulièrement la dendrométrie (Pardé & Bouchon, 1988) a pour mission de fournir aux gestionnaires des outils adaptés, par exemple des modèles de croissance (Bouchon, 1995a).
Jusqu'à présent, la sylviculture classique (Anonyme, 1969; Cochet, 1971) utilisait essentiellement comme unités d'aménagement et de gestion des peuplements **purs** (même espèce) et **réguliers** (même âge)[5]. Pour ces peuplements relativement faciles à décrire, la dynamique est une succession de phases bien distinctes ponctuées par les actions des forestiers, et pour les stades adultes[6] la croissance est généralement bien prédite par des modèles assez simples de type "peuplement" ou "arbre moyen" (Houllier, 1994).

---

[4] En particulier de conservation des milieux et des espèces.
[5] C'est en réalité une notion toute relative, qui correspond plutôt à un seuil (moins de 20% d'espèces diverses, et une régénération sur une période de 20 ans environ). La notion de peuplement pur régulier dépend aussi du regard porté sur le peuplement. Ainsi, depuis la mise en place du LOWE (Anonyme, 1991), les forestiers de Basse-Saxe redécouvrent et favorisent le mélange et l'irrégularité dans des peuplements considérés avant comme purs et réguliers (Goreaud, 1995b).
[6] Les stades juvéniles posent encore de nombreux problèmes aux modélisateurs.

A l'inverse les peuplements **complexes** (mélange d'espèces ou irrégularité en âge) sont plus difficiles à décrire, et présentent généralement simultanément plusieurs phases de la dynamique classique. Pour ces peuplements, les phénomènes de régénération et de mortalité sont encore mal compris (Griese, 1991), et les modèles de croissance de type "peuplement" semblent inadaptés (Spellmann, 1992).

Les peuplements complexes posent donc de nouvelles questions de recherche spécifiques, en particulier en terme de description, de dynamique des peuplements, et de modélisation de la croissance.

002. Un enjeu scientifique prioritaire : connaître et modéliser les interactions entre arbres.

002.1. Depuis quelques années, les chercheurs construisent des modèles de croissance individuelle supposés plus adaptés à l'étude de forêts complexes.

Le succès des modèles "peuplement" ou "arbre moyen" pour décrire l'évolution d'un peuplement pur et régulier est généralement attribué à la faible variabilité des conditions de croissance dans ces peuplements. En effet, si tous les arbres subissent des conditions de croissance similaires, des variables moyennes, comme la densité ou la surface terrière, peuvent être utilisées pour estimer l'intensité de la compétition (Houllier *et al.*, 1991). Dans le cas des peuplements complexes, au contraire, on observe une forte variabilité, à la fois des individus eux-mêmes (espèce, âge) et de leurs conditions de croissance (environnement local), si bien que l'approche par "arbre moyen" n'est plus pertinente.

Pour tenir compte de cette forte variabilité, les dendrométriciens ont cherché à modéliser l'évolution de chaque individu arbre en fonction de ses caractéristiques propres et de son environnement local, intégré sous forme d'indices de compétition dans des modèles "arbres" spatialisés. La bibliographie contient de nombreux modèles de ce type, avec une grande diversité d'indices de compétition (Botkin *et al.*, 1972; Ek & Dudek, 1980; Schütz, 1989; Gourlet-Fleury, 1992; Pukkala *et al.*, 1994; Murphy & Shelton, 1996; Moeur, 1997; Cescatti & Piutti, 1998; Nagel, 1999). En France, on peut citer plus particulièrement les travaux de Courbaud (Courbaud *et al.*, 1993; Courbaud, 1997) pour les pessières irrégulières d'altitude, et de Moravie (1995b et 1999) et Gourlet-Fleury (1997) pour la forêt guyanaise. Plus récemment, Czudek (1999) a proposé un modèle "arbres" spatialisé pour modéliser le détourage d'arbres d'avenir dans les hêtraies et Prevosto (1999) a construit un modèle de la dynamique des reboisements spontanés. Toutefois ces modèles "arbres" sont encore en gestation dans la communauté des dendrométriciens, et ne semblent pas encore répondre de façon satisfaisante aux besoins des gestionnaires (Ek & Monserud, 1979; Dreyfus, 1988; Biging & Dobbertin, 1995) : d'une part il s'agit généralement de modèles complexes, qui nécessitent beaucoup de données, comportent de nombreux paramètres, et posent des problèmes d'estimation et de validation; d'autre part le gain sur la prédiction de la croissance par rapport aux modèles "peuplement" est souvent relativement faible.

002.2. Pour améliorer ces modèles, il est nécessaire de mieux connaître le fonctionnement de l'écosystème forestier, et en particulier les interactions entre arbres.

Les interactions entre arbres, que les dendrométriciens cherchent à représenter par des indices de compétition, sont des phénomènes très complexes, qui peuvent faire intervenir des mécanismes de compétition pour plusieurs ressources (lumière, eau, nutriments) avec des portées différentes ; mais aussi d'autres mécanismes moins connus comme par exemple des mécanismes de facilitation lorsque la croissance d'un arbre est favorisée par la présence de ses voisins (Otto, 1997a). Enfin, la réaction d'un arbre à ses conditions de croissance varie fortement selon ses caractéristiques propres et son statut social.

Pour toutes ces raisons, il semble difficile qu'un seul indice de compétition puisse rendre compte de la complexité des interactions entre arbres. Ce constat a suscité plusieurs tentatives pour améliorer les modèles "arbres" spatialisés. Tomé & Burkhart (1989) ont montré comment la prise en compte du statut social permettait d'améliorer les résultats des modèles de croissance. Par ailleurs, plusieurs auteurs ont proposé des indices plus mécanistes (au sens de Legay, 1997) ou fonctionnels, pour rendre compte des phénomènes de compétition en

modélisant par exemple l'utilisation des ressources par les arbres. La majorité de ces travaux ont été effectués pour la compétition pour la lumière (Mitchell, 1969; McMurtrie, 1981; Cannell & Grace, 1993; Deleuze & Houllier, 1995; Williams, 1996; Cescatti, 1997). La compétition pour les ressources du sol et le rôle du système racinaire ont malheureusement été moins étudiés, parce qu'ils sont plus difficiles à mesurer (Otto, 1998, p.263), mais les premiers résultats semblent fort prometteurs (Gagnaire, 1973; Vogt *et al.*, 1989; Ehleringer & Dawson, 1992; Büttner & Leuschner, 1994; Bishop & Dambrine, 1995; Liski, 1995).

002.3. Le fonctionnement de l'écosystème forestier dépend fortement de la structure spatiale.

L'analyse de la structure spatiale d'un peuplement forestier, c'est-à-dire de l'organisation des arbres dans l'espace, semble être un outil intéressant dans l'étude des peuplements complexes. La structure spatiale détermine en particulier l'environnement local autour de chaque arbre (en particulier le nombre de voisins) et donc ses conditions de croissance. Cet environnement local modifie l'expression des processus naturels, comme la croissance et la mortalité (Delvaux, 1981; Barot *et al.*, 1999a). De plus, il influence le choix des arbres éclaircis. Il influence également le développement des graines, et donc la régénération du peuplement. Inversement, ces processus naturels modifient à leur tour la structure spatiale du peuplement qui se trouve donc à l'intérieur d'un cycle de rétroaction, qui peut être représentée de façon simplifiée par la figure (002.a).

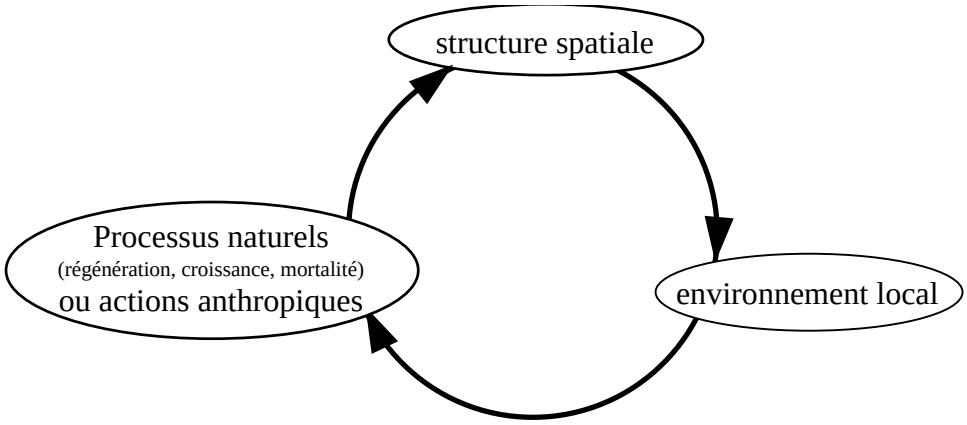


Figure 002.a : La structure spatiale joue un rôle primordial dans la dynamique d'un peuplement forestier.

Plusieurs travaux, essentiellement en forêts tropicales, ont montré comment l'analyse de la structure spatiale pouvait servir de description des peuplements complexes, mais aussi donner des pistes sérieuses pour l'étude de leur dynamique (Tomppo, 1986; Menaut *et al.*, 1990; Gignoux, 1994; Pretzsch, 1995; Bi & Jurskis, 1996; Couteron & Kokou, 1997), en particulier en montrant comment la structure spatiale observée pouvait rendre compte des différents processus naturels à l'origine de l'évolution de l'écosystème (régénération, croissance, mortalité). Plus récemment la structure spatiale a été intégrée directement dans les modèles d'évolution des peuplements (Rathbun & Cressie, 1994; Moeur, 1997; Batista & Maguire, 1998).

003. Enjeu épistémologique : instaurer un dialogue entre la dendrométrie et l'écologie théorique.

003.1. Les questions spécifiques aux peuplements complexes ont déjà été soulevées pour d'autres écosystèmes dans la communauté des écologues.

Les écologues se sont intéressés, sur d'autres écosystèmes, à plusieurs problèmes que nous rencontrons avec les peuplements complexes :

- La notion d'interaction, et plus particulièrement de compétition, joue un rôle très important en écologie (Haskell, 1949 in Leary, 1985; Begon *et al.*, 1990, p.121). Développés dans un premier temps comme des concepts assez théoriques, par exemple en dynamique des populations (Lotka, 1924 et Voltera, 1926 in Grover, 1997), les processus de compétition ont ensuite été étudiés dans des modèles plus mécanistes explicitant la disponibilité des ressources, en particulier de l'azote et des nutriments (Grover, 1997; Leadley *et al.*, 1997).

- La question du mélange d'espèces a façonné certains concepts clefs de l'écologie théorique, comme la notion de niche écologique ou le principe d'exclusion compétitive, qui ont donné lieu à de nombreuses études pour expliquer la coexistence de plusieurs espèces (Levin, 1970; Tilman & El Haddi, 1992; Tilman, 1993 & 1994; Huston & DeAngelis, 1994).

- Un autre thème fréquemment rencontré dans la bibliographie en écologie est l'influence de la forme de la compétition[7] sur les structures en taille des populations monospécifiques (Aikman & Watkinson, 1980; Weiner, 1986; Huston & DeAngelis, 1987; Hara, 1995; Hendry *et al.*, 1996).

003.2. Pourtant le dialogue entre les écologues théoriciens et les dendrométriciens n'est pas très développé.

Ce manque d'échanges entre les deux communautés scientifiques[8], encore regretté récemment lors de l'évaluation du programme "croissance" de l'INRA, peut s'expliquer par plusieurs raisons :

- L'approche phénoménologique adoptée par la dendrométrie est assez éloignée des approches théoriques ou fonctionnelles de l'écologie.

- L'écologie fonctionnelle travaille généralement sur des échelles de temps plus courtes que celle de la croissance des arbres, et s'intéresse donc par exemple plus facilement aux plantes annuelles.

- Notons également que le forestier, pour répondre aux enjeux économiques de la forêt, s'intéresse principalement au compartiment bois des arbres d'un écosystème fortement anthropisé, alors que l'écologue considère généralement l'ensemble des espèces présentes et s'intéresse plus volontiers aux milieux plus naturels.

- Enfin, il faut souligner la spécificité du monde forestier français, regroupé autour du corps du GREF et de l'ONF. La plupart des organismes où se développe la recherche forestière

---

[7] On trouve en particulier beaucoup de travaux sur la comparaison de compétitions symétriques et de compétitions asymétriques.

[8] On peut espérer que ce problème conjoncturel évolue dans les années à venir.

(INRA, CEMAGREF, ENGREF, AFOCEL, etc.), sont naturellement membre de cette communauté, et ont plus de difficultés pour développer des passerelles avec le monde universitaire, au moins pour la forêt tempérée[9].

003.3. La structure spatiale peut-elle servir de point de rencontre entre les deux communautés ?

A cause de leurs spécificités, les forestiers et les écologues ont développé des outils assez différents : pour les premiers des modèles dendrométriques, plutôt phénoménologiques, qui privilégient les données, et pour les seconds des modèles plutôt théoriques qui privilégient l'étude des processus et la dynamique des systèmes (Begon *et al.*, 1990). Cette divergence méthodologique n'a pas facilité les échanges entre les deux communautés.

Aujourd'hui, les problèmes complexes auxquels s'intéressent écologues et dendrométriciens nécessitent d'intégrer à la fois la dimension spatiale et la dimension temporelle (Rathbun & Cressie, 1994; Hara, 1995). Les deux communautés évoluent donc progressivement vers des modèles plus spatialisés de formes variés, comme par exemple les modèles de métapopulations, les modèles "arbres dépendant des distances", ou des modèles de type "automates cellulaires" (Bachacou *et al.*, 1979; Houllier, 1983; Duncan & Stewart, 1991; Silvertown *et al.*, 1992; Thiéry *et al.*, 1995; Elmoznino & Lobry, 1997). Ecologues et dendrométriciens semblent avoir sur ces questions des approches complémentaires, et pourraient gagner beaucoup en collaborant. Il leur manque aujourd'hui un langage commun pour dialoguer.

Je souhaite, dans ce mémoire de thèse, montrer comment la notion de structure spatiale, qui intéresse les deux communautés, pourrait servir de point de rencontre entre dendrométriciens et écologues.

[9] Il est intéressant de remarquer la place particulière de la recherche sur les forêts tropicales, qui se trouve souvent plus proche de la communauté des écologues que de celle des dendrométriciens.

004. Objectif de la thèse.

L'objectif de cette thèse est de montrer comment l'analyse de la structure spatiale, couplée avec l'utilisation de modèles dendrométriques et de modèles d'écologie théorique, peut nous aider à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes.

005. Stratégie.

Pour illustrer l'intérêt de la structure spatiale dans l'étude et la modélisation des peuplements complexes, j'ai choisi de présenter quelques exemples de questions écologiques spécifiques à ces peuplements, pour lesquelles la prise en compte de la structure spatiale a apporté des éléments de réponse. Mon travail est essentiellement exploratoire, parce que cette question, à la frontière entre la dendrométrie, l'écologie théorique, et les statistiques spatiales, a été jusqu'à présent encore peu étudiée. J'ai choisi, pour éviter les dérives théoriques, de restreindre le cadre de l'étude et de comparer mes résultats à des données réelles.

005.1. Plusieurs hypothèses fortes définissent un cadre d'étude simplifié pour le travail de thèse.

- La structure spatiale d'un peuplement forestier concerne l'utilisation horizontale et verticale de l'espace par les arbres. Dans cette thèse, néanmoins, j'ai choisi de séparer la dimension horizontale et verticale, et de m'intéresser plus particulièrement à la répartition horizontale des arbres dans le plan[10]. Je me place d'autre part dans l'hypothèse classique des modèles "arbres", c'est-à-dire que la forêt est modélisée comme un ensemble d'arbres, et que l'évolution d'un arbre est supposée ne dépendre que de son état et de son environnement local. Ainsi, je ne tiens pas compte de l'effet des variations climatiques qui affectent chaque année l'ensemble du peuplement.

- Je propose successivement, au cours des trois premières parties de la thèse, trois hypothèses de représentation du peuplement. Dans la première les arbres sont représentés seulement par leur position ; dans la seconde on considère également leur espèce et leur taille ; et enfin dans la troisième on tient compte de l'hétérogénéité de l'environnement.

- Pour les applications sur des données réelles, j'ai choisi de m'intéresser plus particulièrement aux forêts tempérées, dont la diversité spécifique est assez faible comparée à celle des forêts tropicales ou équatoriales, et dont on peut supposer que l'étude de la structure est plus simple.

[10] La dimension verticale des arbres est prise en compte uniquement à travers la hauteur ou le statut social.

005.2. J'ai effectué un travail exploratoire autour d'une méthode d'analyse de la structure spatiale.

- J'ai choisi de concentrer l'effort méthodologique sur une méthode particulière d'analyse de la structure spatiale : la fonction de Ripley (1977) et les fonctions similaires, qui ont été déjà fréquemment utilisées pour décrire la structure en forêt et semblent particulièrement bien adaptées à l'étude des peuplements forestiers complexes (Goreaud *et al.*, 1999). Elles présentent en particulier l'avantage de caractériser la structure spatiale d'un peuplement à plusieurs échelles[11] simultanément.

- Par ailleurs j'ai exploré plusieurs questions écologiques spécifiques des peuplements complexes. Selon les cas de figure, la méthode d'analyse de la structure spatiale a dû être adaptée à la question considérée ou couplée à d'autres outils, comme les modèles dendrométriques ou les modèles d'écologie théorique. Dans ce mémoire, j'illustre comment l'analyse de la structure spatiale a permis d'obtenir des éléments de réponse à ces questions spécifiques.
  L'exploration de ces différentes questions m'a amené à proposer une démarche générale pour l'utilisation de la structure spatiale dans la description et la modélisation des peuplements complexes.

005.3. Le souci d'appliquer les résultats à des cas réels permet d'éviter les dérives théoriques.

Pour éviter le danger d'une construction trop théorique, j'ai choisi de garder un lien fort avec la réalité, et plus particulièrement de confronter les différents résultats obtenus à des données de dispositifs expérimentaux en forêt.

Il est très difficile de trouver des données adéquates pour les questions écologiques spécifiques aux peuplements complexes. En effet, les échelles de temps de la dynamique forestière sont grandes, et les études de la dynamique nécessitent des données sur des périodes de l'ordre de 50 ans au moins. Les dispositifs expérimentaux anciens (voir par exemple Pardé, 1981) ont l'immense mérite de fournir des données temporelles, mais hélas n'ont pas été installés à l'époque pour répondre aux questions actuelles de la recherche forestière, en particulier ils ont rarement été cartographiés et concernent souvent des surfaces trop petites.
Finalement, j'ai travaillé sur trois dispositifs assez anciens et suffisamment différents pour illustrer, au moins partiellement, quelques résultats de ce travail de thèse.

[11] J'utilise dans ce mémoire le terme échelle au sens de "distance caractéristique" et pas au sens des géographes : une grande échelle correspond à une grande distance caractéristique.

I. Si les arbres étaient des points...

Tout est en un (Abraham)
Tout est amour (J.C.)
Tout est économique (Karl Marx)
Tout est sexuel (S. Freud)
Tout est relatif (Albert Einstein)
Et ensuite ? ...

Edmond Wells,
Encyclopédie du savoir relatif et absolu.

Tout est détruit. Waldschäde dans le Parc National du Harz, octobre 1995.

10. Introduction.

Si les arbres étaient seulement des points disposés dans un plan, le travail du chercheur serait peut être facilité, mais beaucoup moins passionnant. Heureusement les forêts sont des écosystèmes complexes, où il est agréable de travailler et de se promener, et les modèles les plus évolués sont encore très loin de prétendre les représenter intégralement.

C'est justement parce que cette réalité est complexe que nous sommes obligés de la simplifier pour l'appréhender. Dans ma recherche sur l'intérêt de l'analyse de la structure spatiale pour étudier ces peuplements complexes, j'ai choisi de faire successivement 3 hypothèses de représentation du peuplement de plus en plus détaillées. Je propose que nous commencions avec une hypothèse très simple compatible avec l'étude de la structure spatiale :

H1 : Un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1, ..., N), caractérisés par leur position (x_i, y_i) dans un plan horizontal.

L'objectif de cette première partie du mémoire est de montrer comment, avec cette hypothèse de représentation très simple, les outils d'analyse de la structure spatiale peuvent déjà nous aider dans la description des peuplements, leur modélisation, et l'évaluation des modèles.

- Dans le premier chapitre (11), nous préciserons cette hypothèse de représentation des peuplements et le cadre mathématique correspondant : les processus ponctuels.

- Nous verrons ensuite (chapitre 12) comment utiliser la structure spatiale pour décrire des peuplements, et je présenterai la méthode d'analyse de la structure spatiale que j'ai choisi d'utiliser : la fonction de Ripley.

- Le chapitre (13) sera l'occasion d'ajouter la dimension temporelle en étudiant l'évolution d'un peuplement et de sa structure au cours du temps.

Dans les chapitres suivants, qui concernent plus particulièrement les processus de mortalité et d'éclaircie, nous utiliserons des simulations et des données réelles pour étudier comment la mortalité peut influencer la structure d'un peuplement et vice versa.

- La structure spatiale nous servira d'abord (chapitre 14) de critère d'évaluation de modèles simples d'éclaircie-mortalité,

- puis au chapitre (15) elle sera directement intégrée dans un modèle de mortalité plus complexe sur la réserve de la Tillaie.

Finalement, au chapitre (16), je ferai un bilan de l'intérêt de la prise en compte de la structure spatiale dans le cadre de notre première hypothèse de représentation des peuplements, et j'envisagerai les limites de cette hypothèse.

11. De la forêt aux processus ponctuels.

110. Introduction

Le concept de structure spatiale d'un peuplement forestier est un concept assez large, qui regroupe les différentes caractéristiques de l'utilisation horizontale et verticale de l'espace par les arbres (répartition horizontale des arbres sur le sol, répartition verticale du feuillage, etc.). La description de la structure spatiale d'un peuplement réel dépend en particulier de la façon dont on le représente.

Dans ce chapitre, nous préciserons notre première hypothèse de représentation (sous-chapitre 111), en réfléchissant plus particulièrement à la notion d'individu en forêt. Nous verrons ensuite comment des objets mathématiques, les processus ponctuels, peuvent nous aider à décrire des peuplements (sous-chapitre 112), puis nous les utiliserons pour simuler des peuplements virtuels (sous-chapitre 113).

Les sous-chapitres (112) et (113) sont plus particulièrement destinés aux lecteurs peu coutumiers de l'analyse de la structure spatiale, et résument des notions classiques disponibles dans de nombreux ouvrages de référence, comme par exemple : Ripley (1981), Diggle (1983), Cressie (1993). Par égard pour le lecteur non-mathématicien, j'ai essayé de limiter le nombre d'équations.

111. La notion d'individu en forêt : l'arbre qui cache le peuplement ?

La question de l'individualité des arbres et la notion de position nous amènent à préciser notre hypothèse de représentation des peuplements.

111.1. Pour les arbres la notion d'individu n'est pas triviale.

La forêt est classiquement représentée comme un ensemble d'individus "arbres" indépendants. De fait, pour un observateur humain qui se promène en forêt, le champ visuel est principalement occupé par des troncs, bien identifiables et localisés. De plus, pour le forestier, les troncs concentrent l'essentiel de la valeur marchande de la forêt, et les pratiques sylvicoles se déclinent généralement en fonction du comportement individuel des arbres (éclaircies au profit d'arbres d'avenir, prise en compte du statut social de chaque arbre, etc.).

Photo 111.a : Deux cas où la notion d'individualité du tronc n'est pas évidente : un taillis de châtaignier en forêt de Lamotte-Beuvron et une fourche basse dans le Parc Régional des Volcans d'Auvergne.

Pourtant pour d'autres habitants de la forêt, comme un oiseau ou un ver de terre, l'individualité des arbres serait moins évidente. Le couvert forestier est la plupart du temps continu, et pour certaines espèces les houppiers des arbres voisins peuvent s'entremêler plus ou moins intimement. Cette continuité du couvert forestier se retrouve d'ailleurs dans plusieurs modèles de calcul de lumière et de photosynthèse (voir par exemple Cannell & Grace, 1993; Tatsuhara, 1999). Dans le sol, les différents systèmes racinaires peuvent aller exploiter des nutriments très loin de leur souche, s'imbriquer, et même parfois se greffer entre eux (Meusel, 1951/52; Kuiper & Coutts, 1992; Otto, 1997a). Ils sont d'autre part souvent en contact avec des réseaux de mycorhizes (Otto, 1998, p.257). Même pour le tronc la notion d'individualité des arbres n'est pas toujours si évidente (photo 111.a), par exemple dans un taillis où une même souche est à l'origine de plusieurs brins.

111.2. La question de l'individualité des arbres se pose de façon très pratique lors des mesures dans les dispositifs expérimentaux.

- C'est le cas par exemple quand on cherche à identifier avec précision l'arbre à l'origine d'un morceau de racine récupéré dans un échantillon de sol (Büttner & Leuschner, 1994), ou encore quand on souhaite collecter toutes les feuilles d'un arbre, mais celles là seulement (Le Goff & Ottorini, 1996). Même pour une simple mesure de circonférence, effectuée par

convention à 1.30m, (Pardé & Bouchon, 1988, p.82), le cas du taillis ou de la fourche basse peuvent poser des problèmes : faut-il mesurer toutes les tiges, ou bien seulement la plus grosse, ou encore la base du tronc ?

- En outre, il faut souligner le statut particulier de la régénération, qui est rarement considérée comme un ensemble d'individus par les dendrométriciens : les protocoles de mesure définissent généralement un seuil de recrutement à partir duquel un brin de régénération est considéré comme un arbre, les brins plus petits étant simplement négligés[12]. Ceci a certes une justification pratique et économique (pour les peuplements réguliers la régénération s'établit sur une courte période, sa petite taille et sa densité rendent les mesures difficiles et coûteuses), mais elle est discutable sur le plan écologique car elle amène le dendrométricien à négliger le comportement du stade juvénile. Pour les peuplements complexes en particulier on peut penser que les phases juvéniles sont cruciales pour le devenir des peuplements (Lundqvist, 1995; Skovsgaard & Johannsen, 1996; Dubourdieu, 1997).

111.3. Les contraintes pratiques de mesure nous amènent à préciser notre hypothèse de représentation.

Selon le point de vue adopté, et donc selon les objectifs du travail de recherche (sur le houppier, le système racinaire, ou la croissance de la tige), les contraintes de mesures et les problèmes de définition des individus sont différents. Dans mon travail exploratoire sur la structure spatiale des arbres en peuplement, j'ai choisi de m'intéresser à la répartition horizontale des arbres, et j'ai essentiellement mesuré ou utilisé des données de circonférences à une hauteur de 1.30m.

Dans notre hypothèse de représentation, je propose donc de considérer comme individu toute tige identifiable à 1.30m de hauteur.

Ce choix se traduit par deux points importants dans le protocole de mesure : (i) identifier tous les arbres de plus de 1.30m de haut ; et (ii) mesurer séparément les différents brins de taillis et les fourches basses[13]. Il nous éloigne légèrement de la dendrométrie classique, et implique en particulier qu'on identifie des arbres très jeunes qui ne sont pas mesurés dans les dispositifs expérimentaux habituels. Il n'est pas toujours possible de le respecter lorsqu'on utilise des bases de données existantes, pour lesquelles le seuil de recrutement est différent.

111.4. La position découle immédiatement de l'identification de l'arbre, mais pas de façon univoque.

Parce qu'un arbre occupe un certain volume il y a plusieurs façons de définir sa position, comme par exemple le centre de la souche, le centre du tronc à une hauteur donnée, ou le centre du houppier. Ces positions peuvent être très différentes, par exemple pour un arbre penché[14] ou lorsque le houppier est très dissymétrique (Ishizuka, 1984).

---

[12] Ce seuil peut varier d'un protocole à l'autre : diamètre à 1.30m supérieur à 10cm (par exemple dans Pardé, 1981), hauteur minimale (Courbaud, 1997), diamètre supérieur au diamètre de libération au sens de Oldeman (par exemple dans Collinet, 1997), etc..

[13] J'ai choisi ce protocole avec Zobi lors d'un travail commun dans la réserve de la Tillaie (Zobi, 1997).

[14] Czudek (1999) est par exemple amené à modifier l'indice de Schütz (1989) pour en tenir compte.

Toujours en accord avec le choix de privilégier la circonférence à 1.30m, j'ai choisi de définir la position comme le centre de la section de tronc à 1.30m.

Les mesures de position sont usuellement faites au centimètre près, mais elles comportent une certaine erreur liée aux méthodes employées : quadrillage, mesures d'angles et de distances, etc. Il faut toutefois distinguer l'erreur sur la position absolue des arbres par rapport aux limites du domaine d'étude, de l'erreur sur les positions relatives, c'est-à-dire sur les distances entre arbres voisins. Pour les données utilisées dans ce travail de thèse, l'erreur absolue est de l'ordre du mètre, mais l'erreur relative pour des arbres proches est plus faible, de l'ordre de quelques dizaines de centimètres (voir les annexes B1, B2 et B3).

111.5. Finalement, nous pouvons préciser notre hypothèse de représentation du peuplement :

Pour une étude portant essentiellement sur les circonférences, je propose l'hypothèse de représentation suivante :

H1 : Le peuplement est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1,...,N), qui correspondent aux tiges identifiables à 1.30m. Ces arbres sont caractérisés par leur position (x_i, y_i) dans un plan horizontal, qui correspond au centre de la section de tronc à 1.30m.

Notons que dans d'autres contextes d'étude, une hypothèse de représentation formellement identique (liste d'arbres caractérisés par leur position) peut correspondre à une toute autre interprétation. Ishizuka (1984) l'utilise par exemple pour représenter la position des centres des houppiers.

111.6. L'approche réductionniste présente certaines limites.

Cette hypothèse de représentation nous conduit à une approche réductionniste (Jacob, 1970, p.15; Hofstadter, 1985, p.349; Bouchon, 1995b) : nous supposons que pour modéliser le comportement de l'ensemble (la forêt) il suffit de connaître le comportement de chaque élément (chaque arbre), et leurs interactions. Cette approche très classique présente de nombreux avantages, mais peut aussi parfois être dangereuse. Il est donc sage avant de s'y engager d'être conscient de ses limites.

En forêt, le succès mitigé des modèles "arbres", ou encore la grande complexité des modèles architecturaux, illustrent bien les limites du réductionnisme. L'écosystème forestier est trop complexe (forte variabilité des conditions locales et des propriétés individuelles, plasticité des houppiers, partage de plusieurs ressources à des échelles spatiales et temporelles différentes, etc.) pour pouvoir être étudié à une seule échelle, si bien que les différents modèles (à l'échelle du peuplement, de l'arbre, de l'organe, de la cellule) sont à la fois nécessaires et complémentaires.

112. Semis de points et processus ponctuels.

Tout au long du mémoire de thèse, nous allons étudier la structure spatiale de peuplements représentés à partir d'une liste d'arbres. Nous utiliserons pour cela des outils mathématiques, les processus ponctuels, que je présente dans ce sous-chapitre.

112.1. Un peuplement peut être représenté par un semis de points.

Dans cette partie I, un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres, eux-mêmes caractérisés par leur position dans un plan horizontal. Chaque arbre A_i correspond donc au point du plan de coordonnées (x_i, y_i). Le peuplement est alors représenté par un ensemble de points borné par le domaine d'étude (figure 112.a), qui correspond à la carte des centres des sections à 1.30m des arbres du peuplement.

Un tel ensemble de points est appelé un **semis de points.**

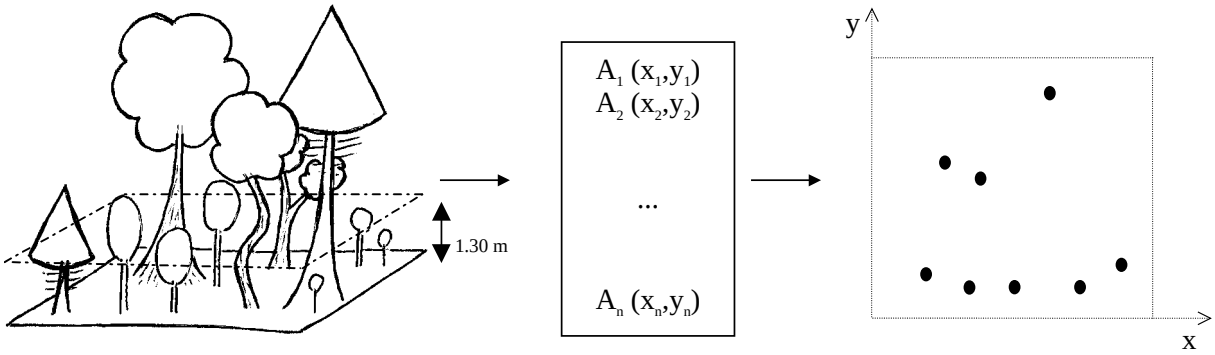


Figure 112.a : Du peuplement réel à la liste d'arbres et au semis de points.

112.2. Les processus ponctuels donnent un cadre mathématique adapté à l'étude des semis de points.

Un processus ponctuel *P* est un processus aléatoire (un objet mathématique similaire à une variable aléatoire) dont les réalisations sont des semis de points. Les propriétés du processus définissent des contraintes sur ses réalisations (densité, voisinage, structure...). En d'autres termes, un seul processus ponctuel *P* peut générer une infinité de semis de points, tous différents, mais qui partagent certaines propriétés communes, et en particulier la structure.

Inversement, pour un semis de points quelconque donné (par exemple la représentation d'un peuplement réel) on peut considérer qu'il existe un processus ponctuel sous-jacent[15] dont le semis est une réalisation dans le domaine d'étude. Quand on étudie la structure d'un semis de points, par exemple avec la fonction de Ripley (que nous verrons au sous-chapitre 122), on fait en réalité implicitement cette hypothèse, et on utilise les propriétés du processus sous-jacent pour décrire la structure de notre semis.

[15] En réalité il existe une infinité de processus ponctuels dont ce semis pourrait être une réalisation, et on cherche généralement à déterminer le plus probable dans une famille de processus de forme particulière. Nous y reviendrons sur un exemple au paragraphe (152.2), puis plus longuement au sous-chapitre (312).

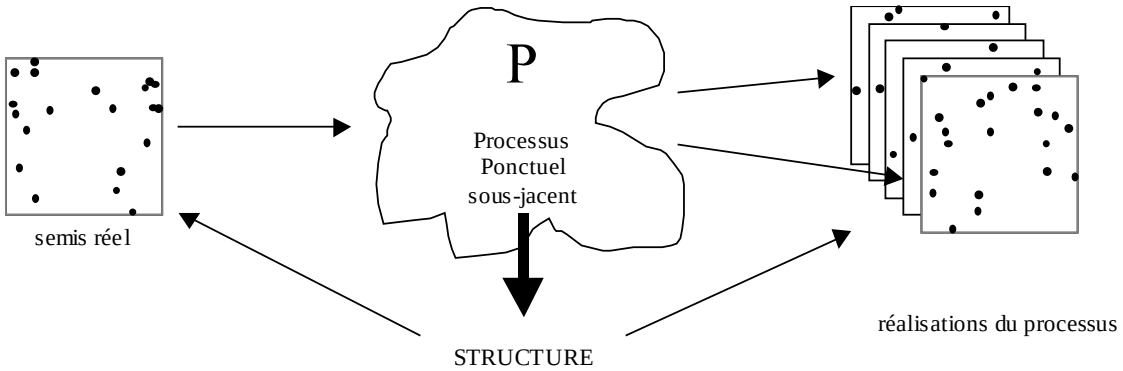


Figure 112.b : Pour étudier la structure d'un semis de points réel, on utilise un processus ponctuel sous-jacent, dont les réalisations partagent la même structure.

Notons que, contrairement aux applications statistiques classiques, nous n'avons à notre disposition qu'une seule réalisation (une seule mesure) du processus ponctuel *P* : le semis de points représentant le peuplement réel. Cette restriction importante nous oblige à faire des hypothèses implicites supplémentaires d'homogénéité, d'isotropie et d'ergodicité pour rendre possible l'analyse de la structure spatiale. Les phénomènes d'hétérogénéité ou d'anisotropie sont donc particulièrement difficiles à étudier, comme nous le verrons au sous-chapitre (312).

112.3. Nous faisons dans un premier temps les hypothèses d'homogénéité et d'isotropie.

- *Un processus est dit homogène*[16] *s'il est invariant par translation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas d'un point à l'autre de l'espace.*
- *Un processus est dit isotrope s'il est invariant par rotation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas avec l'orientation de l'espace.*

Les hypothèses d'homogénéité et d'isotropie assurent que le semis présente les mêmes propriétés partout dans le domaine d'étude (figure 112.c). Elles sont nécessaires pour pouvoir définir des variables synthétiques simples représentatives de l'ensemble du semis.

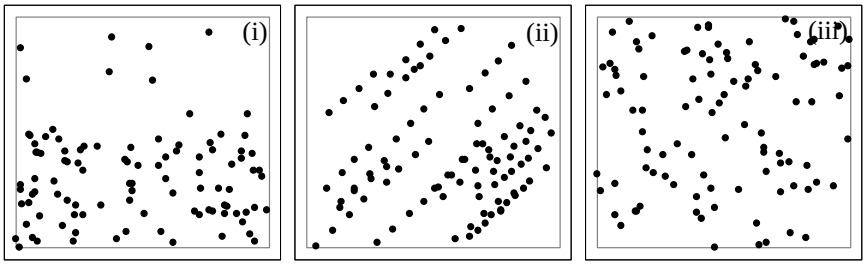


Figure 112.c : Exemples (i) d'un semis hétérogène (deux zones de densités différentes), (ii) d'un semis anisotrope (une direction privilégiée) et (iii) d'un semis homogène isotrope (semis de Poisson).

Dans les deux premières parties de ce mémoire, nous étudierons des processus homogènes isotropes. Dans la troisième partie, je proposerai quelques éléments de réflexion sur la notion d'hétérogénéité.

Pour un semis dans un domaine borné, l'hypothèse d'homogénéité est délicate à définir, puisque par nature les propriétés au bord du domaine, notamment en terme de voisinage, sont différentes de celles du centre. Pour pouvoir utiliser malgré tout l'hypothèse d'homogénéité, je considère par la suite que les semis de points étudiés proviennent de

[16] J'utilise ici, comme les forestiers et les écologues, le terme homogène ; dans la communauté des statisticiens on parlerait plutôt de processus stationnaire.

processus non bornés dans l'espace, qui vérifient, eux, l'hypothèse d'homogénéité, et sur lesquels seules nos mesures sont bornées, restreintes au domaine d'étude. Il sera en particulier nécessaire de corriger les biais dus aux effets de bord dans les calculs effectués sur des semis réels (nous y reviendrons au paragraphe 122.3).

112.4. Un processus ponctuel peut être caractérisé par ses propriétés de premier et second ordre.

- La propriété la plus simple d'un processus ponctuel, dite propriété du premier ordre, est sa densité, notée $\lambda(x,y)$, qui caractérise la probabilité de présence d'un point du semis dans une surface élémentaire dS[17] centrée en (x,y) (équation 112.d)[18]. Pour un processus homogène, la densité λ est constante et peut être estimée par le rapport N/D du nombre de points N sur la surface D du domaine d'étude.

Equation 112.d : $P(\text{présence d'un point dans } dS) = \lambda(x,y)dS$

- La propriété de second ordre d'un processus ponctuel décrit la probabilité de présence conjointe de deux points dans des surfaces élémentaires dS_1 et dS_2 centrées en (x_1,y_1) et (x_2,y_2). Elle peut être caractérisée par une fonction $g((x_1,y_1),(x_2,y_2))$, la fonction de densité des paires de points[19], définie, pour un semis homogène, par l'équation (112.e).

Equation 112.e : $P(\text{un point dans } dS_1 \text{ et un point dans } dS_2)=\lambda^2 g((x_1,y_1),(x_2,y_2))dS_1dS_2$

La fonction $g((x_1,y_1),(x_2,y_2))$ exprime donc d'une certaine façon les relations de voisinage entre deux points d'un semis. Pour cette raison, la propriété de second ordre d'un processus est usuellement utilisée comme outil de description de la structure (nous y reviendrons au sous-chapitre 122). Dans le cas d'un processus homogène isotrope, on peut montrer que la fonction g ne dépend en fait que de la distance r entre (x_1,y_1) et (x_2,y_2) (voir par exemple Ripley, 1977). La fonction g(r) est alors proportionnelle au nombre de couples de points à distance r l'un de l'autre.

112.5. Le processus de Poisson sert usuellement d'hypothèse nulle pour la structure spatiale.

Un processus de Poisson, d'intensité λ, est un processus ponctuel homogène isotrope pour lequel la disposition des points est complètement aléatoire à chaque réalisation. La figure (112.c (iii)) présente une réalisation d'un tel processus. La probabilité de présence d'un point à une position donnée est en particulier indépendante de la position des autres points du processus, ce qui nous permet d'écrire l'équation (112.f), et de conclure d'après l'équation (112.e) que, pour un tel processus, la propriété de second ordre $g((x_1,y_1),(x_2,y_2))$ est constante, égale à 1.

Equation 112.f :

$$P(\text{un point dans } dS_1 \text{ et un point dans } dS_2)=P(\text{un point dans } dS_1)P(\text{un point dans } dS_2)=\lambda^2 dS_1dS_2$$

[17] Pour simplifier les notations, j'ai utilisé dS à la fois pour représenter la région de l'espace considérée et sa surface. La notation dS se rapporte à une surface élémentaire, et je noterai de façon plus générale S pour une surface quelconque.

[18] J'utilise ici une définition simplifiée de la densité $\lambda(x,y)$. Une définition plus rigoureuse figure au paragraphe (311.1).

[19] Appelée "pair correlation function" en anglais (Cressie, 1993, p.623).

Le processus de Poisson sert de référence : il correspond à une structure complètement aléatoire (en anglais : "complete spatial randomness" ou CSR) et est usuellement utilisé comme hypothèse nulle pour les tests statistiques concernant la structure spatiale.

Une telle structure aléatoire présente à toutes les échelles d'observation une forte variabilité intrinsèque du comportement local, avec des zones plus denses et des zones vides (figure 112.g). On peut d'ailleurs montrer que N(S), le nombre de points contenus dans une zone fixée de surface S, suit une loi de Poisson[20] de paramètre λS (équation 112.h). En particulier pour un processus de Poisson sur un domaine fermé de surface D, le nombre de points des différentes réalisations n'est pas constant, mais suit, lui aussi, une loi de Poisson de paramètre λD.

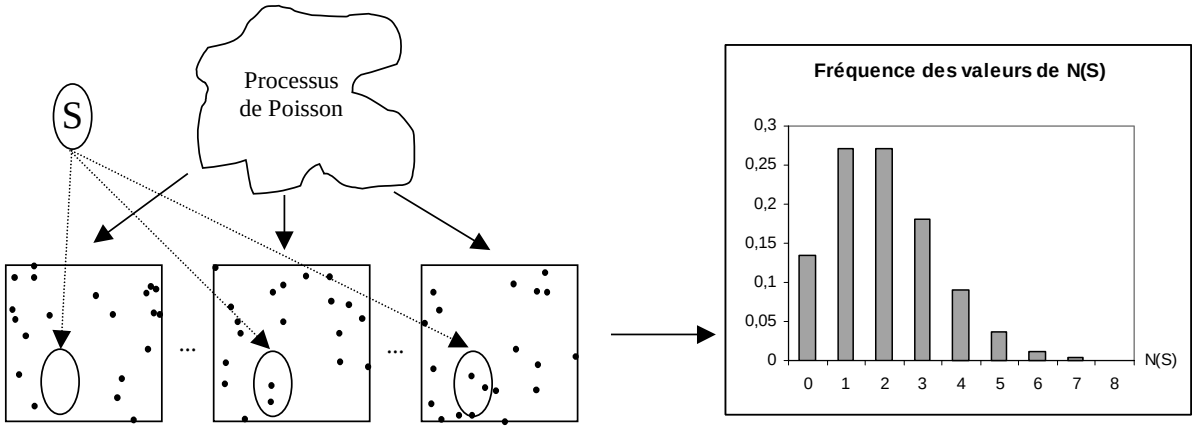


Figure 112.g : Le nombre de points contenus dans une surface S quelconque pour différentes réalisations d'un processus de Poisson suit une loi de Poisson de paramètre λS.

Equation 112.h : $$P(N(S)=n)=e^{-\lambda S}\frac{(\lambda S)^n}{n!}$$

112.6. Nous faisons également l'hypothèse d'ergodicité.

Un processus ponctuel est dit ergodique si la moyenne au sens probabiliste (portant sur les différentes réalisations) peut être remplacée par la moyenne spatiale sur le domaine d'étude (Cressie, 1993, p.53).

A partir d'une unique réalisation (le semis de points représentant le peuplement), il est impossible de calculer des propriétés moyennes au sens probabiliste du terme, et donc finalement de caractériser le processus. L'hypothèse d'ergodicité nous permet de remplacer ces moyennes statistiques par des moyennes portant sur des régions différentes du domaine d'étude. Elle est donc indispensable à toute étude sur le processus ponctuel, et en particulier à l'analyse de la structure spatiale.

Pour les peuplements forestiers comme pour la plupart des problèmes biologiques, l'hypothèse d'ergodicité ne peut être testée, justement à cause de l'unicité de la réalisation[21]. Toutefois, on peut montrer qu'elle est vérifiée pour certaines classes de processus homogènes (Cressie, 1993, p.57).

[20] C'est ce qui a donné son nom au processus.
[21] Nous reviendrons, au paragraphe (312.1), sur cette notion d'unicité et ses conséquences.

113. Application à la simulation de peuplements virtuels.

Nous avons vu que le formalisme des processus ponctuels était bien adapté à la description des peuplements forestiers. Dans ce sous-chapitre, largement inspiré du travail de Tomppo (1986), nous allons l'utiliser pour simuler des peuplements virtuels.

113.1. Pourquoi des peuplements virtuels ?

Parce qu'un peuplement forestier est un système complexe, étendu sur des surfaces importantes, et qui évolue sur de grandes périodes temporelles, les mesures et les expérimentations en forêt peuvent être difficiles et coûteuses, et doivent toujours être envisagées sur le très long terme. L'amélioration des moyens de calcul, et la mise au point de modèles de croissance "arbres", ont récemment amené les dendrométriciens à utiliser des peuplements virtuels.

Un peuplement virtuel est un ensemble de données, créées par un générateur aléatoire, qui dans une certaine mesure représentent un peuplement qui aurait pu exister et être mesuré. En particulier, pour assurer une certaine vraisemblance à ce peuplement artificiel, on impose aux données un certain nombre de contraintes (Pacala *et al.*, 1993; Coquillard *et al.*, 1996), qui correspondent aux lois de comportement connues ou modélisées pour des peuplements réels similaires (densité du peuplement, répartition en essences, distribution des classes de diamètre, relation hauteur-circonférence, structure spatiale du peuplement, etc.).

L'avantage principal des peuplements virtuels est qu'ils sont faciles à manipuler, aussi bien dans l'espace (on peut simuler de grandes surfaces, sans avoir à trouver sur le terrain une station homogène ou à faire les mesures) que dans le temps (avec les modèles de croissance on peut faire évoluer un peuplement virtuel très rapidement). Ils peuvent être très utiles pour remplacer des données manquantes (Lewandowski & von Gadow, 1995; Pretzsch, 1997), tester des protocoles expérimentaux (en particulier des plans d'échantillonnage), comparer différents scénarios sylvicoles (Pretzsch & Kahn, 1996; Courbaud, 1997), faire des tests statistiques (et en particulier des analyses de sensibilité des modèles sur le critère de structure spatiale), ou encore relier l'échelle globale du peuplement à l'échelle locale des arbres (Bouchon, 1995b; Shao & Shugart, 1997).

113.2. Les processus ponctuels peuvent servir à simuler des peuplements virtuels.

Dans le cadre de notre hypothèse de représentation, les peuplements sont représentés par des semis de points. Les peuplements virtuels que nous voulons simuler sont donc des semis de points aléatoires respectant certaines contraintes précises, par exemple en terme de structure[22].

Nous avons vu au paragraphe (112.2) que les différentes réalisations d'un processus ponctuel P sont des semis de points dont les propriétés (en particulier la densité et la structure) sont contraintes par la forme du processus. Pour de nombreux processus il est facile d'écrire une routine informatique qui, grâce à un générateur de nombres pseudo-aléatoires, crée des semis de points correspondant à des réalisations potentielles. Lorsque les équations et les paramètres du processus vérifient les contraintes de peuplements réels, ces réalisations peuvent servir de peuplements virtuels (Tomppo, 1986).

---

[22] Nous simulerons des peuplements virtuels plus complexes dans la partie II.

Dans ce travail de thèse, j'ai implémenté quelques routines en langage C, destinées à simuler les processus ponctuels les plus utiles (annexe D1).

113.3. Un exemple simple et utile : le processus de Poisson.

Le processus de Poisson (cf. 112.5) est à la fois un processus ponctuel très utile et très simple à simuler. La simulation de semis de Poisson est en particulier nécessaire pour le calcul d'intervalles de confiance qui servent à tester l'hypothèse nulle de structure complètement aléatoire (nous y reviendrons au paragraphe 123.1).

Pour simuler une réalisation d'un processus de Poisson homogène d'intensité λ dans un domaine de surface D, on définit d'abord le nombre de points N du semis en tirant un nombre pseudo-aléatoire dans une loi de Poisson de paramètre λD. Pour chaque point A_i, l'abscisse x_i et l'ordonnée y_i sont ensuite définis par un nombre pseudo-aléatoire tiré dans une loi uniforme. Pour un domaine rectangulaire, il suffit de contraindre les bornes du tirage pour x et y en fonction des limites du domaine d'étude. Pour une zone de forme plus complexe, j'ai effectué des tirages dans un rectangle contenant le domaine d'étude, en ne conservant que les points à l'intérieur du domaine, jusqu'à obtention du nombre de points désiré. Enfin, pour respecter la précision des données réelles, j'ai arrondi au centimètre près les coordonnées de position des arbres des peuplements virtuels ainsi obtenus.

Si on étudie un peuplement réel pour lequel le nombre d'arbres N est parfaitement connu, on peut choisir de simuler des peuplements virtuels comportant le même nombre d'arbres N. On utilise alors une hypothèse nulle légèrement différente, correspondant toujours à une répartition aléatoire des points, mais avec un nombre de points fixé à N. Le processus correspondant est un processus de Poisson conditionnel à ce nombre de points, également appelé processus binomial[23] (Tomppo, 1986). On peut montrer que ce processus converge vers un processus de Poisson quand la surface du domaine d'étude tend vers l'infini.

Pour simuler un tel processus de Poisson conditionnel à un nombre fixé de points N, on utilise la même procédure en supprimant simplement la phase de tirage de N. Dans la pratique, c'est le plus souvent ce processus qui est utilisé pour simuler l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire, qui est donc une hypothèse nulle conditionnelle en N. C'est également celle que j'ai utilisée dans cette thèse. Les différents semis de Poisson présentés dans les figures (112.b), (112.c) et (112.g) ont été réalisés avec cette méthode.

Notons enfin que, dans un processus de Poisson, des points aléatoires peuvent se retrouver infiniment proches, ce qui dans la réalité est impossible à cause de l'espace occupé par l'arbre. Les processus "hard core" ont été développés pour tenir compte de ce phénomène (voir par exemple Ripley, 1977 p.174; Cressie, 1993 p.669) : ils correspondent à une répartition aléatoire des points sous la contrainte que deux points ne soient jamais à distance moindre que 2R, où R est le rayon "hard core". On peut également les interpréter comme la répartition aléatoire de disques non superposables de rayon R.

---

[23] Car pour ce processus le nombre de points dans une surface S suit une loi binomiale de paramètres N et S/D, où D est la surface du domaine d'étude.

113.4. Le processus de Neyman-Scott permet de simuler des structures agrégées.

En forêt, la structure est rarement complètement aléatoire, et il est fréquent de rencontrer des structures plus agrégées (Collinet, 1997; Otto, 1997a). Plusieurs processus ponctuels permettent de simuler de telles structures. Le processus de Neyman-Scott est à la fois simple et classique (voir par exemple Ripley, 1977, p.174; Cressie, 1993, p.662) et a déjà été utilisé pour modéliser des structures forestières, par exemple par Tomppo (1986) ou Batista & Maguire (1998).

Le processus de Neyman-Scott est construit à partir d'un processus de Poisson "père", dont les points servent de centres pour des agrégats. Chaque agrégat est constitué d'un nombre aléatoire de points fils dont les positions sont indépendantes et identiquement distribuées autour du point père. Pour les applications, j'ai utilisé comme Tomppo (1986) un processus de Neyman-Scott simple[24] : dans chaque agrégat les points fils sont répartis dans un disque de rayon R centré sur le point père, selon un autre processus de Poisson de paramètre $\lambda_{fils} = N_{fils} / (\pi R^2)$, où N_{fils} est donc le nombre moyen de points dans un agrégat.

Pour simuler une réalisation d'un tel processus, on simule d'abord un semis de Poisson père (conditionnel au nombre d'agrégats désiré N_{ag}) selon la procédure décrite au paragraphe (113.3). Autour de chaque point père A_i, on crée un agrégat dont le nombre de points, N_i, résulte d'un tirage pseudo-aléatoire dans une loi de Poisson de paramètre N_{fils}. Pour chaque point B_j de l'agrégat, les coordonnées dx_j et dy_j (relatives au point père A_i) résultent d'un tirage pseudo-aléatoire dans une loi uniforme sur [-R,R], effectué jusqu'à ce que le point soit effectivement dans le disque de rayon R. Notons que pour les points pères trop près de la limite du domaine d'étude, certains points fils sont en dehors du domaine. Dans ce cas ils sont simplement éliminés[25]. La figure (113.a) présente deux semis agrégés simulés à l'aide de cette procédure. Notons que certains agrégats peuvent bien sûr se superposer.

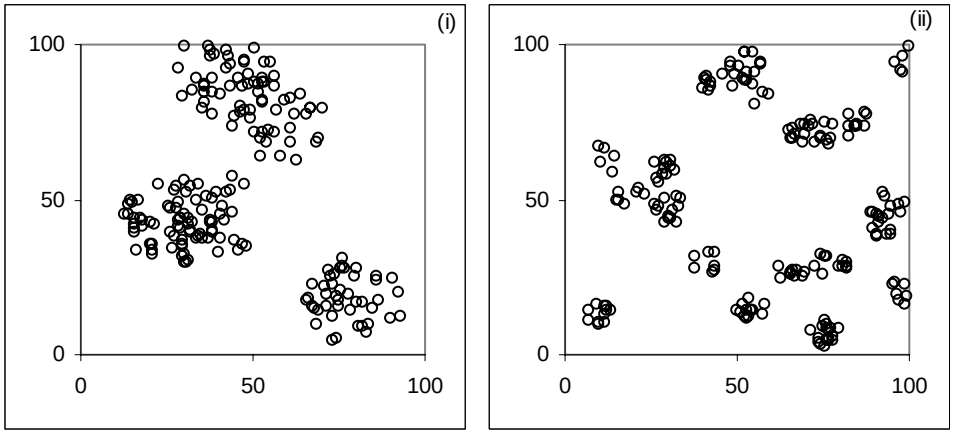


Figure 113.a : Deux exemples de simulations de processus de Neyman-Scott : (i) : 5 agrégats de rayon 15m et de 40 points en moyenne; (ii) : 20 agrégats de 5m de rayon et de 10 points en moyenne.

[24] Pour une définition plus générale des processus de Neyman-Scott : voir Cressie, 1993, p.662.
[25] Dans le cas où le domaine d'étude est considéré comme un tore, ces points se retrouvent de l'autre coté du domaine.

113.5. Pour simuler des interactions complexes, on peut utiliser un processus de Gibbs.

La classe générale des processus de Gibbs permet d'obtenir des structures variées et complexes (voir en particulier Tomppo, 1986). L'idée du processus de Gibbs est de répartir les points du semis selon des relations d'attraction ou de répulsion avec des portées variables. Par exemple, avec une répulsion de 0 à 5m, les points du semis seront répartis de façon à avoir le moins de voisins possibles à moins de 5m. Inversement, une attraction à 3m se traduira par un nombre de voisins à 3m élevé. Il est possible de combiner plusieurs effets.

Un tel processus peut être défini par une fonction de coût[26] f(r), qui représente en quelque sorte le coût associé à la présence dans le semis de deux points séparés par une distance r. Pour un semis de points donné on peut calculer un coût total, égal à la somme des coûts associés à chaque paire de points (équation 113.b). Par définition, la probabilité qu'un semis soit une réalisation du processus de Gibbs considéré est d'autant plus forte que le coût total obtenu sur ce semis est faible[27]. Ainsi, à r fixé si la fonction de coût f(r) est positive, il est peu probable de trouver deux points à distance r (on dira qu'il y a répulsion à distance r). Inversement, si la fonction de coût f(r) est négative, il est très probable de trouver deux points à distance r (on dira qu'il y a attraction à distance r).

Equation 113.b : $$\textit{coût total} = \sum_{\textit{paires de points}} f(\textit{distance}(A_i, A_j))$$

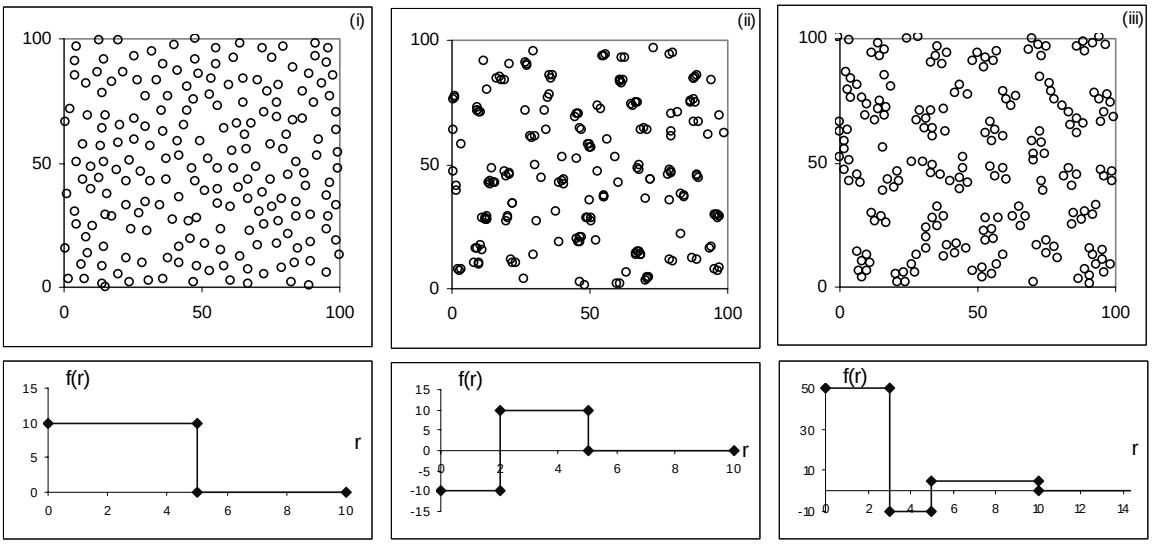


Figure 113.c : Exemple de trois semis obtenus par un processus de Gibbs, avec les fonctions de coût associées : (i) un semis régulier; et deux structures mixtes (ii) et (iii) constituées de petits agrégats répartis régulièrement dans l'espace.

Pour obtenir les réalisations les plus probables du processus, on cherche donc à simuler des semis dont le coût total est suffisamment faible, c'est-à-dire à se rapprocher d'un minimum de la fonction de coût total. De tels semis de points peuvent être obtenus par un algorithme de type "depletions and replacements" : partant par exemple d'un semis de Poisson, on itère un grand nombre de fois une modification du semis, qui consiste à déplacer aléatoirement un point arbitraire. Si ce déplacement augmente le coût total, l'ancienne configuration est conservée. Sinon la nouvelle position est retenue. Ainsi, les attractions et

[26] Cette fonction de coût f(r) est souvent appelée potentiel d'interaction de paire, par analogie avec les interactions entre particules en physique. Je préfère éviter ce terme, qui ne doit pas être confondu avec le terme interaction dans son sens écologique.

[27] Elle est de la forme P=Aexp(-coût total).

répulsions entre points entraînent la réorganisation progressive du semis vers un semis plus agrégé ou plus régulier. D'après Tomppo (1986), cet algorithme converge assez rapidement vers une réalisation probable du processus[28].

Selon la forme de la fonction de coût, ce processus peut être utilisé pour simuler des agrégats de taille variable, des semis plus ou moins réguliers, ou des structures mixtes (figure 113.c). Dans cette thèse j'ai pris une fonction de coût constante par morceaux, et j'ai utilisé les différentes valeurs de cette fonction ainsi que les distances r_i qui limitent les morceaux comme paramètres des simulations. Notons que, dans le cas d'une attraction à courtes distances, il est nécessaire de définir une distance minimale entre points (donc d'utiliser des processus "hard core", cf. 133.3), faute de quoi le processus pourrait converger vers un semis où tous les points seraient superposés (Särkkä, 1995).

[28] Sur un cas particulier, Ripley (1979a) in Tomppo (1986) suggère d'utiliser un nombre de simulations égal à 4 fois le nombre de points.

114. Bilan

Dans ce premier chapitre, nous avons précisé notre première hypothèse de représentation des peuplements : une liste d'arbres représentés par leur seule position. Nous avons vu que le formalisme des processus ponctuels était bien adapté à cette hypothèse de représentation, et nous l'avons utilisé plus particulièrement pour simuler des peuplements virtuels vérifiant certaines contraintes de structure (structure aléatoire, structure agrégée, structure régulière).

L'utilisation du formalisme des processus ponctuels comporte néanmoins quelques inconvénients que je rappelle ici avant d'étudier la description de la structure spatiale.

- Les processus ponctuels nous éloignent un peu plus de notre objet réel, qui est intrinsèquement unique et bornée dans l'espace. De plus nous sommes amenés à faire, souvent implicitement, des hypothèses d'homogénéité, d'isotropie et d'ergodicité qui sont difficiles ou impossibles à vérifier sur une unique réalisation, et qui risquent de cacher certaines particularités de notre objet d'étude.

- L'utilisation de processus ponctuels pour simuler des peuplements virtuels nécessite la simulation de nombres pseudo-aléatoires. Or les générateurs aléatoires des ordinateurs ne sont pas toujours fiables (Ripley, 1983) : ils peuvent suivre des lois non uniformes, ou donner des valeurs corrélées, qui induiraient des artefacts dans les processus simulés. Dans tous les cas, il est prudent de tester la qualité du générateur utilisé. De plus, l'utilisation de ces générateurs pour simuler des processus ponctuels n'est pas toujours simple et peut comporter des erreurs (ce point est détaillé en annexe D1).

- Remarquons enfin qu'un utilisateur pourrait rapidement être séduit par la maniabilité de tels outils, et oublier que le résultat des simulations est intrinsèquement dépendant des modèles qui sont implémentés dans le simulateur... modèles qui sont imparfaits, et nécessitent au moins une confrontation avec des données réelles !

12. Comment décrire une structure spatiale ?

120. Introduction.

Dans notre hypothèse de représentation, un peuplement forestier est représenté par un semis de points. La structure d'un peuplement peut donc être caractérisée par celle du semis. Il existe pour cela de nombreuses méthodes, qui utilisent par exemple la propriété de second ordre du processus. Dans ce travail de thèse, j'ai choisi de me concentrer sur la méthode d'analyse de la structure spatiale proposée par Ripley (1976, 1977), et d'explorer ses différentes extensions.

Dans ce chapitre, nous verrons tout d'abord comment se situe cette méthode parmi les grandes familles de méthodes d'analyse de la structure spatiale (sous-chapitre 121). Nous détaillerons ensuite le calcul des fonctions de Ripley proprement dites (sous-chapitre 122), puis nous les utiliserons pour décrire la structure spatiale de peuplements virtuels simples (sous-chapitre 123), et de peuplements réels (sous-chapitre 124).

Les sous-chapitres (121), (122) et (123) constituent essentiellement une présentation simplifiée, destinée aux lecteurs non-spécialistes, des outils d'analyse de la structure spatiale : ils reprennent des notions classiques disponibles dans de nombreux ouvrages de référence, comme Ripley (1981), Diggle (1983) et Cressie (1993).

121. Quelles méthodes pour analyser une structure spatiale ?

L'objectif de ce sous-chapitre est de situer la fonction de Ripley, que j'ai choisi d'utiliser dans ce travail, par rapport aux autres méthodes d'analyse de la structure spatiale, et de préciser ses avantages.

121.1. Il existe de nombreuses méthodes d'analyse de la structure spatiale d'un semis de points.

Depuis longtemps plusieurs méthodes ont été élaborées par les chercheurs du domaine des statistiques spatiales pour caractériser la structure spatiale de semis de points (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Cressie, 1993), et ces auteurs ont d'ailleurs souvent utilisé entre autres des exemples forestiers pour illustrer ces méthodes (Matern, 1960 in Houllier, 1983; Ripley, 1977 p.187; Diggle, 1983 p.78; Cressie, 1993 p.667).

Bien que la question de la position des arbres en peuplement ait été posée depuis assez longtemps par les forestiers (voir par exemple Bitterlich, 1948; Assmann, 1953; Bouchon, 1979), l'application des méthodes d'analyse de la structure spatiale en écologie et plus particulièrement dans le domaine forestier est assez récente. En effet elles sont souvent complexes et surtout nécessitent des données coûteuses (par exemple la position des arbres), si bien que le forestier néglige souvent la question de la structure spatiale, et considère que la répartition horizontale des arbres est aléatoire ou régulière (Bouchon, 1979)[29]. Toutefois, dans les dix dernières années plusieurs synthèses bibliographiques ont été réalisées par des forestiers ou des écologues pour décrire et comparer les différentes méthodes d'analyse de la structure spatiale pertinentes dans le domaine forestier. Le lecteur pourra en particulier se reporter aux travaux de Curtet (1993) et Derouet (1994), ou plus récemment aux thèses de Couteron (1998), Mercier (1998) et Seynave (1999).

Il m'a semblé inutile de reprendre ici une présentation générale des différentes méthodes d'analyse de la structure spatiale, fort bien réalisée par ces auteurs. Il me semble par contre intéressant de préciser comment la fonction de Ripley se situe par rapport aux grandes familles de méthodes d'analyse de la structure spatiale.

121.2. La fonction de Ripley se classe dans la catégorie des méthodes "basées sur les distances".

Les différentes méthodes d'analyse de la structure spatiale sont usuellement classées en fonction des données nécessaires à leur mise en oeuvre. On distingue en particulier les méthodes "basées sur les quadrats", pour lesquelles les données sont des nombres d'individus dans des quadrats de positions et de tailles variables (voir par exemple Chessel, 1978); et les méthodes "basées sur les distances", pour lesquelles les données sont des distances entre points ou individus, ou encore des positions. Ces mesures sont généralement assez coûteuses. Les méthodes "basées sur les quadrats" permettent d'éviter la mesure précise de la position des individus, mais nécessitent la délimitation des zones de comptage. Elles sont pratiques dans le cas d'études sur des individus petits et denses, comme les plantes annuelles ou la régénération (Fröhlich & Quednau, 1995).

[29] Cette approximation peut entraîner des biais, en particulier sur les échantillonnages (Garcia, 1991).

- Les indices de type "Clark et Evans" (Clark & Evans, 1954 in Curtet, 1993) sont des exemples très classiques de méthodes "basées sur les distances". Ils calculent, pour chaque arbre, un indice de structure spatiale par rapport aux n (fixé) plus proches voisins. La valeur moyenne de cet indice peut ensuite être comparée à la valeur théorique calculée pour une hypothèse nulle (par exemple processus de Poisson, ou indépendance des espèces) afin de caractériser la structure spatiale : agrégats ou régularité, attraction ou répulsion, etc. (voir par exemple Pretzsch, 1993b; Füldner, 1995).

Parmi les méthodes "basées sur les distances", on peut encore distinguer des méthodes qui ne nécessitent que la connaissance des plus proches voisins de chaque point (comme la méthode de Clark et Evans), et des méthodes plus coûteuses qui nécessitent une carte exhaustive du domaine d'étude. Les premières peuvent en particulier souvent être utilisées sur des petites placettes d'échantillonnage, alors que les secondes sont plutôt utilisées sur des dispositifs de grande taille.

- La méthode de Ripley se situe dans ce dernier cas. Elle nécessite donc de connaître la position de tous les arbres dans le domaine d'étude, ce qui représente des données coûteuses et rares. En contrepartie, elle permet de caractériser la structure spatiale d'un semis (agrégation ou régularité) simultanément pour plusieurs distances r. Nous y reviendrons au sous-chapitre (123).

- L'analyse spectrale (Mugglestone & Renshaw, 1996a) est une autre méthode, dans le même esprit que la fonction de Ripley, qui nécessite également une cartographie du domaine étudié, ou bien des données de type "pixel", par exemple les photos aériennes ou les images satellite. Alors que la fonction de Ripley est bien adaptée à l'étude du voisinage immédiat des individus, l'analyse spectrale est plus puissante pour détecter les propriétés périodiques des structures à grande distance, mais aussi les anisotropies. Couteron (1998) a montré, sur l'exemple de la savane, l'intérêt et la richesse de l'utilisation conjointe des deux méthodes.

Dans le cadre de mon approche "arbres", j'ai choisi d'investir principalement sur la fonction K(r), mais il serait intéressant de compléter cette étude par l'analyse spectrale.

121.3. La fonction K(r) de Ripley a plusieurs avantages qui en font un outil particulièrement intéressant pour l'étude de la structure spatiale.

Depuis une dizaine d'années, la fonction K(r) proposée par Ripley (1976, 1977) (que nous détaillerons au sous-chapitre 122) a été utilisée pour un nombre de plus en plus important d'études sur la structure spatiale en forêt (voir par exemple : Szwagrzyk, 1990; Duncan, 1991; Penttinen *et al.*, 1992; Moeur, 1993; Pélissier, 1995; Ward *et al.*, 1996; Riat, 1997; Traissac, 1998b). Il est donc fort probable qu'elle deviendra rapidement un outil classique en recherche forestière. Plusieurs avantages peuvent expliquer cette évolution :

- La fonction K(r) caractérise effectivement bien la structure spatiale d'un semis de points puisqu'elle est directement reliée à la propriété de second ordre du processus. Elle présente également l'avantage de décrire cette structure à plusieurs distances (Cressie, 1993), contrairement par exemple aux critères de type distance au plus proche voisin qui ne caractérisent généralement que la structure à petite distance[30].

[30] Au moins quand on ne considère qu'un petit nombre de plus proches voisins.

- La fonction K(r), ou plus précisément la fonction modifiée L(r) proposée par Besag (1977) (que nous détaillerons au paragraphe 122.5), est facile à utiliser. Son interprétation en terme de structure simple (agrégée, régulière, aléatoire) est immédiate. Par ailleurs elle est normalisée, donc elle permet de comparer la structure de semis qui n'ont pas le même nombre de points.

- La fonction K(r) a une interprétation biologique immédiate puisqu'elle est proportionnelle au nombre moyen de voisins autour d'un arbre du peuplement. Il est en particulier possible de définir une version "individuelle" $K_i(r)$ qui caractérise le nombre de voisins autour de chaque arbre A_i (Getis & Franklin, 1987).

- Les routines de calcul sont maintenant facilement accessibles[31]. En collaboration avec R. Pélissier, D. Chessel et J. Thioulouse, nous les avons intégrées dans le module ADS du logiciel ADE[32] (Thioulouse *et al.*, 1997; Pélissier & Goreaud, 1999a).

- Enfin, ce travail de thèse m’amène à penser que le principe de ces fonctions, c'est-à-dire le calcul d'indices de densité de premier et second ordre sur des voisinages emboîtés, peut être très utile et facilement adaptable à d'autres types de données ou de problèmes. Nous y reviendrons au paragraphe (401.7).

[31] Par exemple dans le logiciel S-Plus ou sur internet.
[32] Disponible gratuitement sur le site http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html

122. Les fonctions K(r) (Ripley) et L(r) (Besag).

Dans ce sous-chapitre, nous allons détailler la construction de la fonction de Ripley K(r) proprement dite, puis de la fonction modifiée L(r) proposée par Besag que nous utiliserons dans toute cette première partie, et enfin expliciter les problèmes d'effet de bord.

122.1. La fonction K(r) de Ripley (1976, 1977) décrit effectivement la structure spatiale d'un semis de points.

Pour un processus ponctuel homogène et isotrope de densité λ, Ripley (1976, 1977) a montré qu'on peut caractériser la propriété de second ordre par une fonction K(r) telle que : λK(r) est l'espérance du nombre de voisins à distance r d'un point quelconque du semis (équation 122.a)[33]. Cette fonction est directement reliée (équation 122.b) à la fonction de densité de paires de points g(r) définie au paragraphe (112.4).

Equation 122.a : $\lambda K(r) = E(\textit{nombre de voisins à distance} \leq r \textit{ de } A_i)$

Equation 122.b : $K(r) = \int_{s=0}^{r} g(s) 2\pi s ds$

Pour le processus de Poisson, qui sert d'hypothèse nulle, l'espérance du nombre de voisins à distance r d'un point quelconque du semis est $\lambda\pi r^2$, et donc $K(r)=\pi r^2$. Pour un processus agrégé, les points ont en moyenne plus de voisins que pour l'hypothèse nulle, et donc $K(r)>\pi r^2$. Inversement, pour un processus régulier les points auront en moyenne moins de voisins que pour l'hypothèse nulle, et $K(r)<\pi r^2$. La figure (122.c) présente la fonction K(r) estimée pour un semis de Poisson, un semis agrégé et un semis régulier.

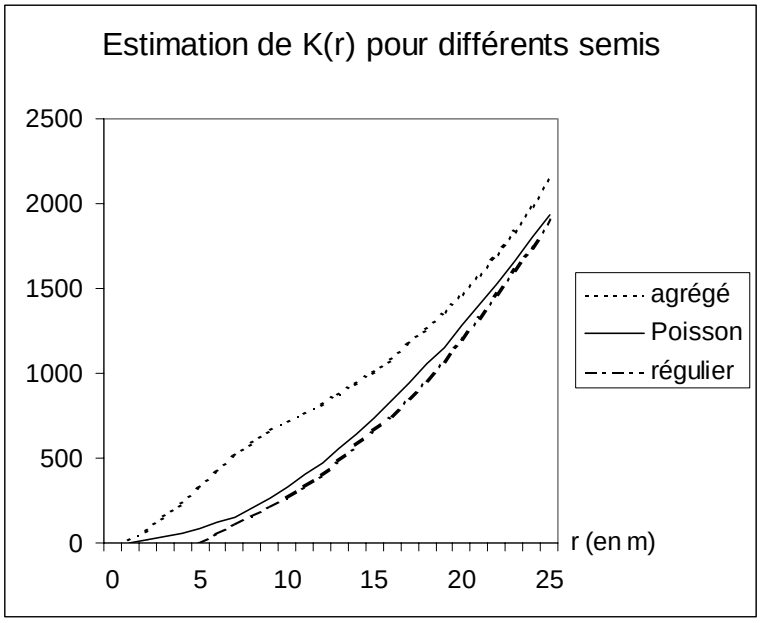


Figure 122.c : Estimation de la fonction K(r) pour un semis agrégé, un semis de Poisson, et un semis régulier.

[33] La fonction K(r) est donc homogène à une surface.

122.2. L'estimation de K(r) peut être biaisée à cause des effets de bord.

Dans le cas (le plus fréquent) où on ne connaît pas le processus, la fonction K(r) doit être estimée avec l'unique réalisation connue : le semis de points réel. On approche dans ce cas, dans l'équation (122.a), l'espérance du nombre de voisins autour d'un point quelconque par sa moyenne sur l'ensemble des individus du semis[34]. On obtient ainsi un premier estimateur naïf de K(r), noté $\hat{K}(r)$ (équation 122.d), où N est le nombre de points dans le domaine d'étude de surface D ; $\hat{\lambda} = N/D$ est l'estimateur de la densité du processus, et k_{ij} prend la valeur 1 si la distance entre les points i et j est inférieure à r, et 0 dans le cas contraire.

Equation 122.d : $$\hat{K}(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} \sum_{j \neq i} k_{ij}$$

Ce premier estimateur est malheureusement biaisé : il sous-estime les valeurs de K(r) à cause des points situés près de la bordure, qui ont dans le domaine d'étude moins de voisins qu'un point quelconque du processus[35] (figure 122.f). Ce problème très général, connu sous le nom d'effet de bord, se rencontre dans beaucoup de méthodes d'analyse de la structure spatiale.

122.3. J'ai choisi de corriger les effets de bord par la méthode de Ripley (1977).

Il existe de nombreuses méthodes pour prendre en compte les problèmes d'effet de bord. La plus simple consiste par exemple à ignorer dans les calculs les points placés à proximité de la bordure, ce qui revient à définir ainsi une zone tampon autour du domaine étudié, mais réduit sérieusement la quantité de données disponibles[36].
Plusieurs auteurs ont fait le bilan des méthodes de correction des effets de bord (voir par exemple Ripley, 1982 ou Biber, 1999), et en ce qui concerne les calculs de K(r) deux méthodes semblent avoir été principalement utilisées : celle de Ohser & Stoyan, et celle de Ripley.

- Ohser & Stoyan (Stoyan *et al.*, 1995) proposent une méthode de correction globale qui repose sur les propriétés géométriques du domaine d'étude. Cette méthode a l'avantage d'être assez simple, donc rapide à calculer.

- Ripley (1977) propose de son côté une méthode de correction locale qui porte sur la contribution de chaque point situé près de la frontière. Cette correction locale présente l'avantage d'être également utilisable pour calculer des indices individuels relatifs à chaque point du semis, comme ceux proposés par Getis & Franklin (1987). Certains travaux semblent montrer d'autre part que cette classe d'estimateur est plus robuste que les estimateurs de type Ohser & Stoyan (Kiêu & Mora, 1999).

Dans ce travail de thèse, j'ai choisi d'utiliser la méthode de correction locale de Ripley, qui me semble mieux adaptée à notre hypothèse de représentation par liste d'arbres.

---

[34] Ce qui n'est possible que sous l'hypothèse d'ergodicité du processus (cf. 112.6).
[35] Si on considère un processus non borné, certains de leurs voisins potentiels sont en dehors du domaine d'étude.
[36] Gignoux *et al.* (1999) ont mesuré la perte de puissance que cette méthode de correction des effets de bord pouvait entraîner sur des tests effectués sur des fonctions d'analyse de la structure spatiale similaires.

122.4. La correction des effets de bord permet de construire un estimateur non biaisé de K(r).

La méthode de correction des effets de bord proposée par Ripley (1977) consiste à remplacer dans l'équation (122.d), pour les points situés près des bords du domaine d'étude, le coefficient k_{ij} par l'inverse de la proportion du périmètre du cercle C_{ij} (centré sur A_i et passant par A_j) qui se trouve dans le domaine d'étude (équation 122.e), ce qui correspond à une estimation du nombre de points à même distance qui seraient en dehors de ce domaine (figure 122.f). Ripley (1977) montre que cet estimateur est non biaisé.

Equation 122.e : $$k_{ij} = \frac{perimetre\ total}{perimetre\ dans\ la\ zone\ d'étude} = \frac{2\pi r}{C_{intérieur}} \geq 1$$

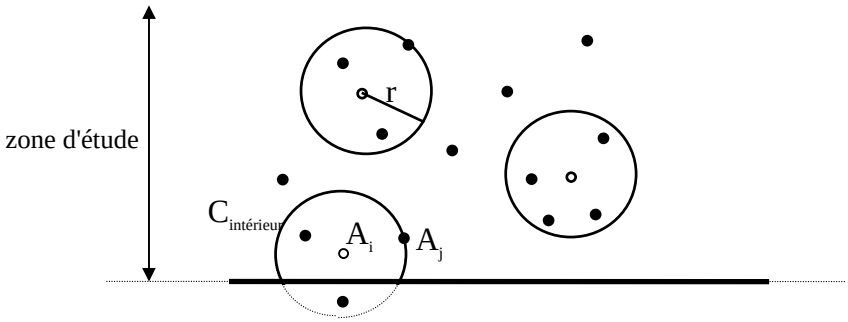


Figure 122.f : Illustration du problème des effets de bord.

Cette formule de correction des effets de bord est très générale, et peut être utilisée pour de nombreuses autres fonctions d'analyse de la structure spatiale. Je l'ai également utilisée, dans la partie II, pour estimer les voisinages et les indices de compétition dans les modèles de croissance.

La figure (122.g) compare, sur le cas d'un semis de Poisson de 200 points sur un domaine carré d'1 ha, l'estimation de la fonction K(r) obtenue avec et sans correction de l'effet de bord. Ce biais est relativement important, en particulier aux plus grandes distances, si bien qu'il est fortement souhaitable de corriger les effets de bord si on souhaite pouvoir interpréter la courbe $\hat{K}(r)$ correctement. Dans la suite de ce mémoire, tous les calculs de structure spatiale ont été réalisés avec cette correction.

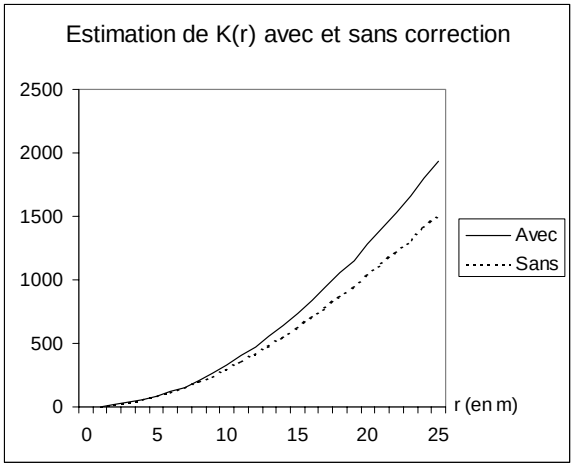


Figure 122.g : Comparaison des estimations de la fonction K(r) calculée, pour un même semis de Poisson de 200 points sur 1 ha, avec et sans correction des effets de bord.

En théorie, cette méthode de correction locale permet d'obtenir un estimateur non biaisé de la fonction K(r) quelle que soit la forme du domaine d'étude. Cependant, on ne trouve la plupart du temps dans la bibliographie que les formules explicites que pour des domaines d'étude de formes simples : circulaires ou rectangulaires, et dans ce cas seulement pour des distances r inférieures à la moitié de la largeur du rectangle (voir par exemple Diggle, 1983). Certains programmes d'estimation de K(r) prennent en compte des domaines de forme polygonale (Rowlingson & Diggle, 1993; Mugglestone, com. pers.), mais ils sont souvent peu documentés. Finalement, au cours de ce travail j'ai été amené à calculer et expliciter les formules de correction des effets de bord, d'une part dans le cas rectangulaire à des distances plus grandes[37], et d'autre part dans le cas de domaines d'étude de forme complexe, approchés par des polygones[38]. Ces différentes formules explicites, et les détails des méthodes de calcul sont présentés dans l'article Goreaud & Pélissier (1999), et résumés dans l'annexe (C1).

Ces formules permettent de calculer un estimateur non biaisé de K(r) jusqu'à des valeurs de r égales à la moitié de la longueur de la zone étudiée, mais il est prudent de se limiter à des distances moindres, par exemple de l'ordre du quart de la longueur du domaine. En effet le nombre de couples de points utilisés dans le calcul de $\hat{K}(r)$ diminue quand r augmente, et l'interprétation des valeurs de $\hat{K}(r)$ n'a plus beaucoup de sens pour les grandes valeurs de r. De plus, pour tenir compte de l'imprécision sur les mesures de position, il est prudent d'estimer les valeurs de K(r) pour des intervalles de distance d'au moins 1 ou 2 m.

122.5. La fonction L(r) de Besag est plus facile à interpréter.

La fonction K(r) n'est pas toujours très facile à interpréter puisque la courbe obtenue pour l'hypothèse nulle est une parabole. De plus les graphes ne sont pas très faciles à présenter.

Suivant Besag (1977), j'ai choisi d'utiliser une fonction modifiée[39], L(r), définie par l'équation (122.h)[40] et plus facile à interpréter. En effet, pour un processus de Poisson, à toutes distances r, L(r)=0. Les processus agrégés et réguliers se situent respectivement au dessus et en dessous de l'axe des abscisses (figure 122.i).

Equation 122.h : $L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r$ estimée par $\hat{L}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}(r)}{\pi}} - r$

L'estimateur de la fonction L(r) proposée par Besag présente en outre l'avantage d'avoir une variance beaucoup plus stable que celui de la fonction K(r). Par contre, à cause de la non-linéarité de la transformation, il n'est plus non-biaisé.

---

[37] Jusqu'à la moitié de la longueur du rectangle, ce qui est utile en particulier pour les transects.

[38] Ce qui est utile par exemple dans le cas de peuplements hétérogènes (cf. 321).

[39] Besag propose en fait une fonction $L(r) = \sqrt{K(r)/\pi}$ et étudie L(r)-r en fonction de r.

[40] La fonction L(r) est donc homogène à une distance.

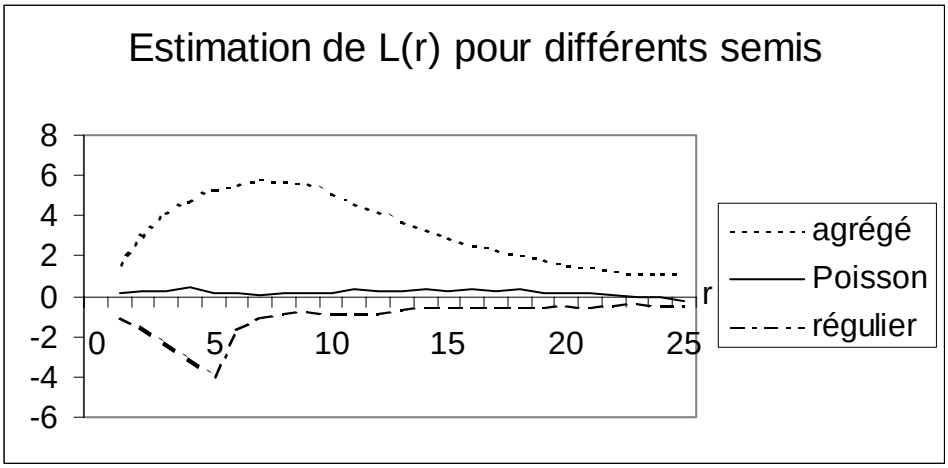


Figure 122.i : Un exemple d'estimation de la fonction L(r) pour les trois semis agrégés, de Poisson et réguliers déjà utilisés pour la figure (122.c)

Dans la suite de ce mémoire, j'utiliserai et je calculerai des estimations des fonctions L(r) et K(r), mais pour simplifier les notations j'écrirai en fait "L(r)" à la place de "$\hat{L}(r)$", et "K(r)" à la place de "$\hat{K}(r)$".
Les routines de calcul que j'ai implémentées en langage C pour estimer ces fonctions sont présentées en annexe (D2).

123. Comment interpréter la fonction L(r) en terme de structure ?

Dans le chapitre précédent, nous avons vu comment construire une fonction, L(r), qui caractérise la structure d'un semis de points à différentes distances r. Dans ce sous-chapitre, nous allons utiliser cette fonction L(r) pour tester l'hypothèse nulle de structure complètement aléatoire, et pour décrire en termes d'agrégation et de régularité la structure de semis simples simulés à l'aide des processus ponctuels présentés au sous-chapitre (113).

123.1. Nous construisons l'intervalle de confiance local de la fonction L(r) pour un processus de Poisson.

L'estimateur de L(r) (cf. équation 122.h) est une variable aléatoire avec une certaine variance, si bien que pour une réalisation particulière d'un processus de Poisson dans un domaine d'étude borné, les fluctuations aléatoires donnent à L(r) des valeurs légèrement positives ou négatives. La figure (123.a) illustre ce phénomène en présentant les fonctions L(r) obtenues pour 100 réalisations différentes du même processus de Poisson.

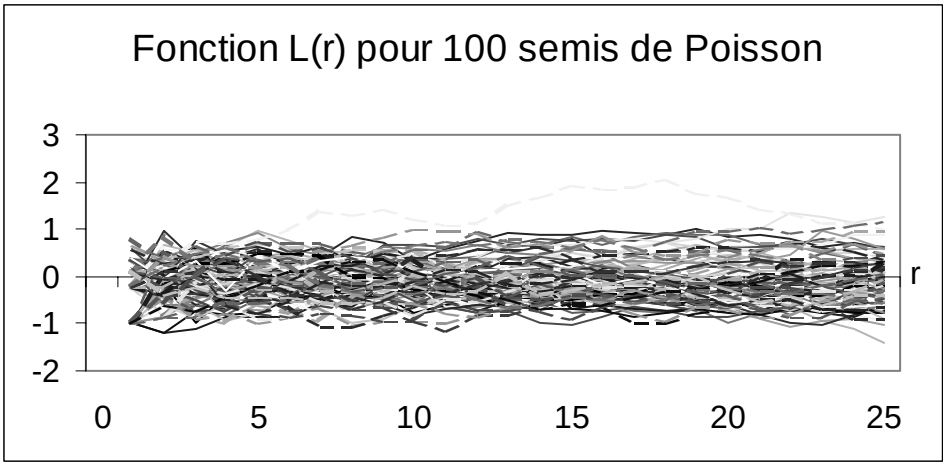


Figure 123.a : Fonctions L(r) obtenues pour 100 réalisations d'un processus de Poisson de 100 points sur un domaine carré de 1ha.

Si on veut tester l'hypothèse nulle correspondant à un processus de Poisson à partir de données réelles, il est nécessaire de tenir compte de cet aléa. On construit pour cela, pour chaque distance r fixée, un intervalle de confiance local [Lic-(r); Lic+(r)] pour un risque de première espèce α fixé, c'est-à-dire tel que la valeur L(r) calculée pour un semis de Poisson sorte de cet intervalle avec une probabilité α.

Comme la loi de l'estimateur $\hat{L}(r)$ n'est pas connue, on construit cet intervalle de confiance local par la méthode de Monte Carlo (Besag & Diggle, 1977). Pour cela, on simule un grand nombre (N_{sim}) de réalisations du processus de Poisson, et on calcule à chaque fois les valeurs de L(r). Pour r fixé, ces valeurs sont triées et les bornes de l'intervalle de confiance local sont estimées, de façon robuste, par les statistiques d'ordre $N_{sim}\alpha/2$ et $N_{sim}(1-\alpha/2)$ sur l'ensemble des N_{sim} valeurs L(r) obtenues[41]. Les routines de calcul correspondantes ont été implémentées en langage C (annexe D2).

[41] En toute rigueur il faudrait faire N_{sim} simulations indépendantes pour chaque distance r, sinon les bornes des intervalles de confiance risquent d'être biaisés. Pour N_{sim}=10000 et pour un semis de 100 points sur 1ha, j'ai comparé les valeurs moyennes de 10 intervalles de confiances calculés par les deux méthodes : la différence reste inférieure à 0.07. En pratique, j'ai donc considéré ce biais comme négligeable, et j'ai utilisé les mêmes simulations pour diminuer le temps de calcul.

La précision de cette estimation augmente avec le nombre de simulations. Dans beaucoup d'articles, et en particulier les plus anciens, cet intervalle de confiance est estimé avec un petit nombre de simulations : en général 19 simulations pour un risque de 5% (Ripley, 1977; Duncan, 1991) ou 99 pour un risque de 1% (Diggle, 1983; Pélissier, 1995), sans doute à cause des limites des calculateurs de l'époque. On obtient ainsi une estimation assez imprécise de l'intervalle de confiance et donc des tests. Avec la puissance des ordinateurs actuels, il est possible et souhaitable d'utiliser un nombre de simulations plus élevé (Moeur, 1997). Pour ce travail de thèse, j'ai utilisé N_{sim}=10000 simulations pour un risque α=1%, ce qui m'a permis d'obtenir une précision de l'ordre de 10^{-2} sur les bornes de l'intervalle de confiance[42]. La figure (123.b) compare, sur un exemple, l'intervalle de confiance à 1% obtenu avec 99 et 10000 simulations.

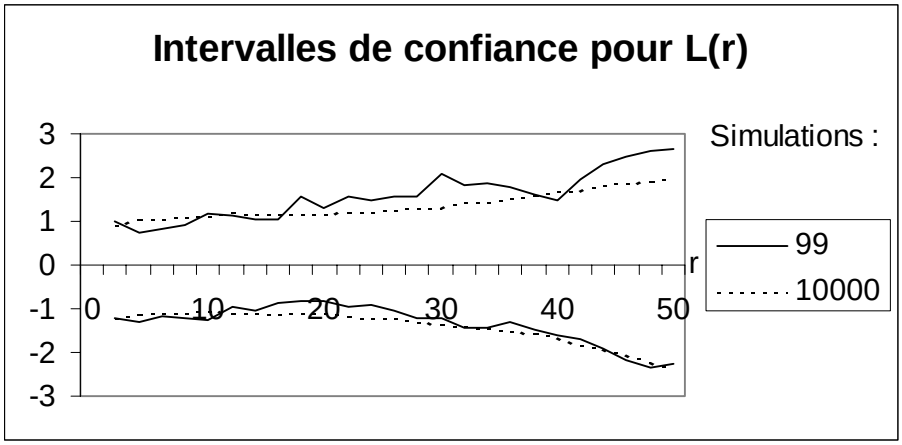


Figure 123.b : Exemple d'un intervalle de confiance à 1% calculé avec 99 (traits pleins) ou 10000 simulations (trait pointillé), pour un semis de 100 points sur une surface d'1 ha.

La largeur de l'intervalle de confiance, et donc sa capacité à discriminer des hypothèses, augmente avec le nombre de points N et diminue avec la surface D du domaine d'étude. La figure (123.c) compare les intervalles de confiance locaux obtenus pour un semis de densité 100 points par hectare sur un domaine de 0.1 ha, 1 ha, et 10 ha. Ripley (1979b) précise que, pour un domaine rectangulaire et une large gamme de distances[43] r les valeurs des bornes de l'intervalle de confiance peuvent être approchées par l'équation (123.d).

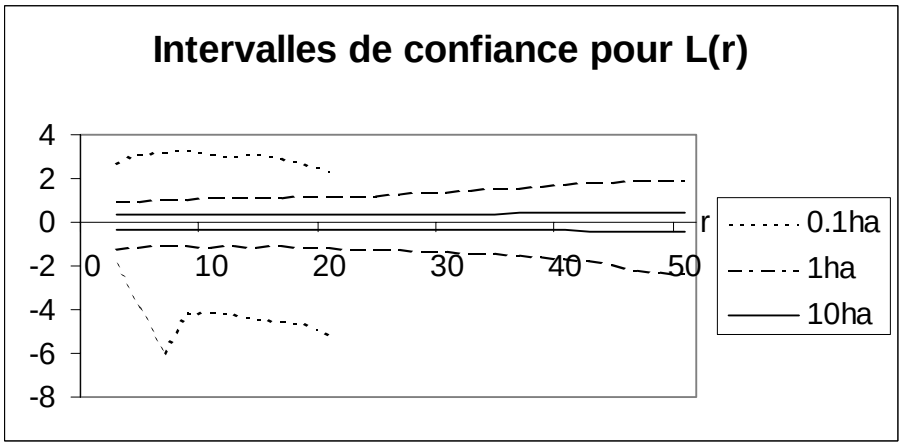


Figure 123.c : Intervalles de confiance locaux à 1% calculés pour un semis de 100 points par hectare sur une surface de 0.1ha, 1ha et 10ha.

[42] En répétant 10 fois le même calcul, pour un semis de 100 points sur 1 ha, j'ai obtenu une estimation de l'écart type des bornes de l'intervalle de confiance local qui varie entre 0.01 et 0.05 selon les valeurs de r.

[43] En fait pour des distances r inférieures au quart de la largeur du domaine d'étude et supérieures à la distance moyenne entre arbres.

Equation 123.d : $Lic = \pm 1.68 \frac{\sqrt{D}}{N}$ pour un risque α=1%

123.2. La fonction L(r) calculée pour un semis réel peut être interprétée par comparaison à l'intervalle de confiance correspondant à un processus de Poisson de même densité.

Considérons un semis de points quelconque, pour lequel on a estimé la fonction L(r). Avec la méthode décrite précédemment, on peut construire pour chaque distance r un intervalle de confiance local correspondant à l'hypothèse de structure complètement aléatoire pour un même domaine et un même nombre de points. Pour une distance r fixée, à laquelle on souhaite étudier la structure du peuplement, la comparaison de L(r) et des bornes de l'intervalle de confiance est un test de l'hypothèse nulle. Si, pour cette valeur de r, L(r) est en dehors de l'intervalle de confiance, alors on peut conclure (avec un risque α) que la structure du semis à cette distance est significativement régulière ou agrégée (selon le signe de L(r)). Si par contre L(r) est à l'intérieur de l'intervalle, on ne peut rejeter l'hypothèse de structure aléatoire.
Cet intervalle de confiance local ne peut en toute rigueur être utilisé que pour tester ainsi l'hypothèse nulle à une distance r fixée avant l'observation de la fonction L(r)[44].

Dans la pratique, on a souvent besoin d'analyser la structure spatiale d'un semis de points sur l'ensemble de la courbe L(r) calculée pour plusieurs distances r (par exemple de 1 à 25 m dans la figure 122.i). Pour cela, il faudrait construire un nouvel intervalle de confiance, global, constitué par exemple de deux fonctions L-(r) et L+(r) telles que α soit le risque qu'une courbe L(r), calculée sur un semis de Poisson donné, sorte de l'intervalle [L-(r);L+(r)] au moins une fois à une distance r quelconque[45]. Cependant un tel intervalle global est difficile à construire, et l'intervalle de confiance local est souvent utilisé à la place.
Cette erreur entraîne une sous estimation du risque de première espèce : en effet, le risque de première espèce global concerne toutes les courbes L(r) qui sortent de l'intervalle de confiance à quelque distance que ce soit, alors que le risque local ne concerne que les courbes qui en sortent à une distance r fixée, qui sont moins nombreuses. On peut estimer ce risque global en comptant le pourcentage de courbes L(r), calculées sur des semis de Poisson, qui sortent d'un intervalle de confiance local calculé préalablement[46]. La figure (123.e) présente des intervalles de confiance locaux calculés avec 10000 simulations, pour un semis de 100 points sur une surface de 1 ha, avec un risque de 1%, 5% et 10%. En utilisant ces intervalles de confiance locaux, on obtient un risque de première espèce global d'environ 8.8% pour α=1%, 36% pour α=5%, et 56% pour α=10%.

[44] Sans quoi on risque d'introduire un biais, par exemple en choisissant la ou les distances r pour lesquelles la courbe sort de l'intervalle de confiance.
[45] Diggle (1983, p.77) propose également un test global sur une mesure intégrale de la distance entre les valeurs mesurées de K(r) et les valeurs moyennes obtenues par simulation de Monte Carlo pour l'hypothèse testée.
[46] La routine informatique correspondante a été implémentée en C, et est décrite dans l'annexe D2.

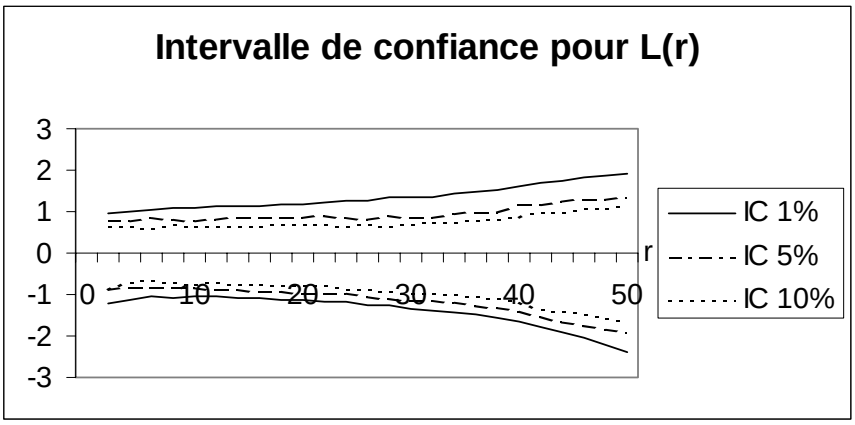


Figure 123.e : Intervalles de confiance correspondant au risque α=10%, 5% et 1%.

Finalement, dans ce travail exploratoire j'ai choisi d'utiliser tout de même l'intervalle de confiance local calculé avec un risque α=1% pour décrire ou analyser la structure spatiale d'un semis de points. D'une certaine façon je fais donc l'hypothèse qu'on peut considérer cet intervalle de confiance local comme une bonne approximation d'un intervalle de confiance global pour un risque de première espèce de l'ordre de 10%. On peut alors caractériser le degré d'agrégation ou de régularité du semis en comparant sa fonction L(r) à cet intervalle. La figure (123.f) illustre la position relative de l'intervalle de confiance local et de la fonction L(r) calculée pour les 3 semis déjà utilisés précédemment. Par abus de langage, je parlerai d'agrégation ou de régularité significative lorsque la fonction L(r) sortira de cet intervalle, bien qu'il ne s'agisse pas dans ce cas d'un test statistique.

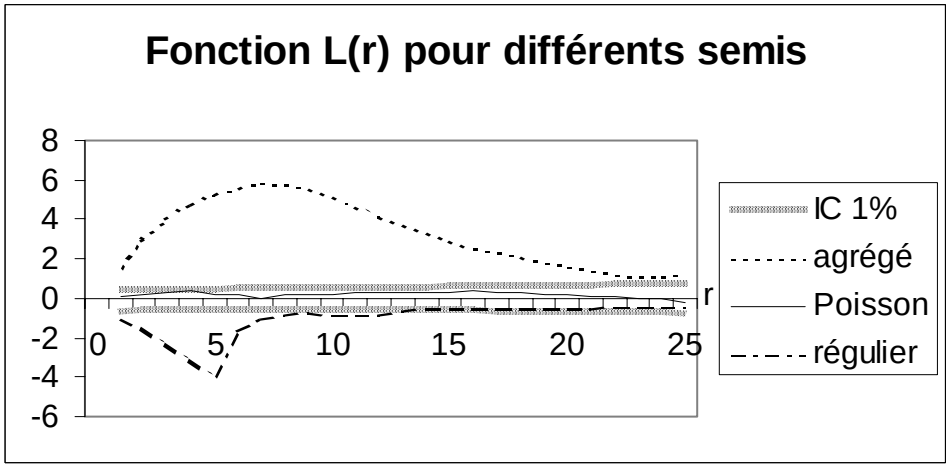


Figure 123.f : Position relative de la fonction L(r) calculée pour trois semis caractéristiques (agrégé, de Poisson et régulier) par rapport à l'intervalle de confiance correspondant à l'hypothèse nulle de répartition aléatoire du même nombre de points dans le même domaine d'étude.

Notons enfin que, comme le risque de première espèce global est mal connu et risque d'être assez élevé (on trouve souvent, dans la bibliographie, un risque local α=10%), il faut rester prudent dans les interprétations, en particulier lorsque la courbe L(r) mesurée ne sort que légèrement de l'intervalle de confiance et en un seul point. Après la première phase d'analyse des données, il est possible de faire un test rigoureux, pour une distance r fixée, en utilisant un deuxième jeu de données. Dans ce cas, l'utilisation de l'intervalle de confiance local à la distance r est pleinement justifiée.

123.3. Les structures régulières sont caractérisées par des valeurs de L(r) inférieures à l'intervalle de confiance.

Les figures (123.g) et (123.h) présentent deux cas de semis réguliers et les fonctions L(r) correspondantes. La grille (figure 123.g) est certainement la structure la plus régulière qu'on puisse rencontrer (en forêt, les plantations peuvent avoir une structure similaire).

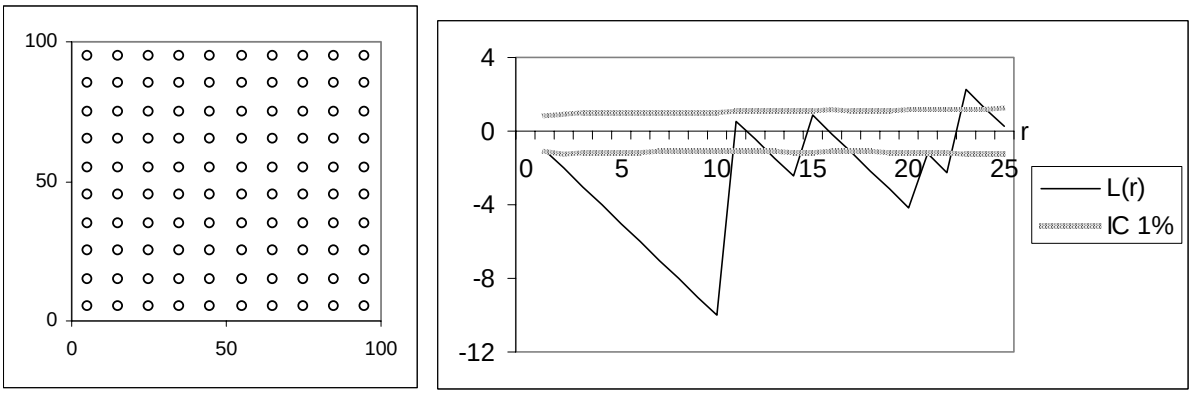


Figure 123.g : Exemple d'une grille régulière (maille de 10m) avec la fonction L(r) correspondante.

La fonction L(r) calculée pour ce type de semis présente plusieurs pics négatifs successifs. Le premier pic est minimal pour une distance r égale à la maille de la grille[47]. Les autres pics successifs correspondent aux distances des voisins d'ordres 2, 3, etc.

Pour une structure régulière moins contrainte, par exemple une grille dont la position des points serait légèrement bruitée par un déplacement aléatoire, ou une structure régulière issue d'un processus de Gibbs (cf. 113.5), on retrouve bien un pic négatif, mais il n'y a plus de pics secondaires (figure 123.h).

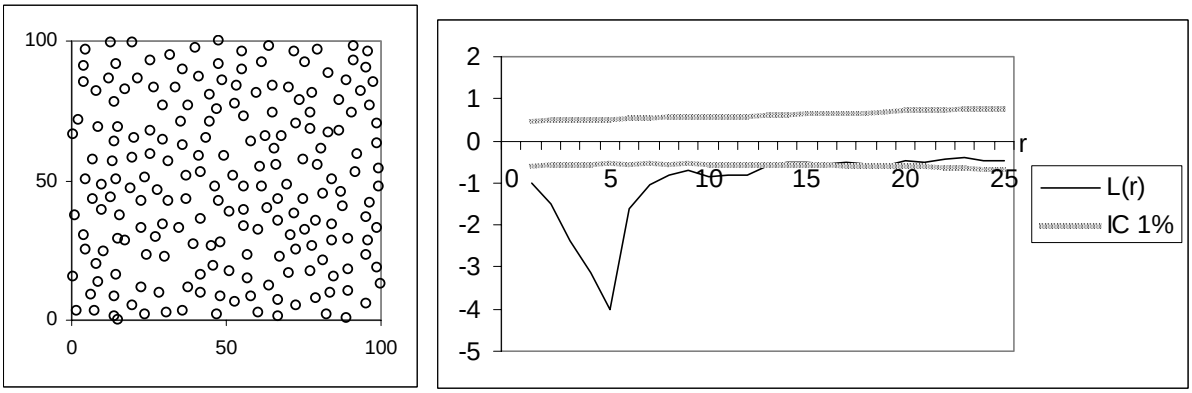


Figure 123.h : Exemple d'un semis de Gibbs régulier avec la fonction L(r) correspondante.

Dans tous les cas, on peut donc retenir que pour les structures régulières la fonction L(r) présente un pic négatif à une distance r qui correspond à la distance minimale entre deux voisins directs.

[47] Pour les distances inférieures, les arbres n'ont pas de voisins et donc L(r)=-r.

123.4. Les structures agrégées sont caractérisées par des valeurs de L(r) supérieures à l'intervalle de confiance.

Les figures (123.i) et (123.j) présentent deux cas de semis agrégés et les fonctions L(r) correspondantes. Ces deux semis ont été simulés par un processus de Neyman-Scott (cf. 113.4), avec pour paramètres respectifs 20 agrégats de 5m de rayon (10 points en moyenne) et 5 agrégats de 15m de rayon (40 points en moyenne).

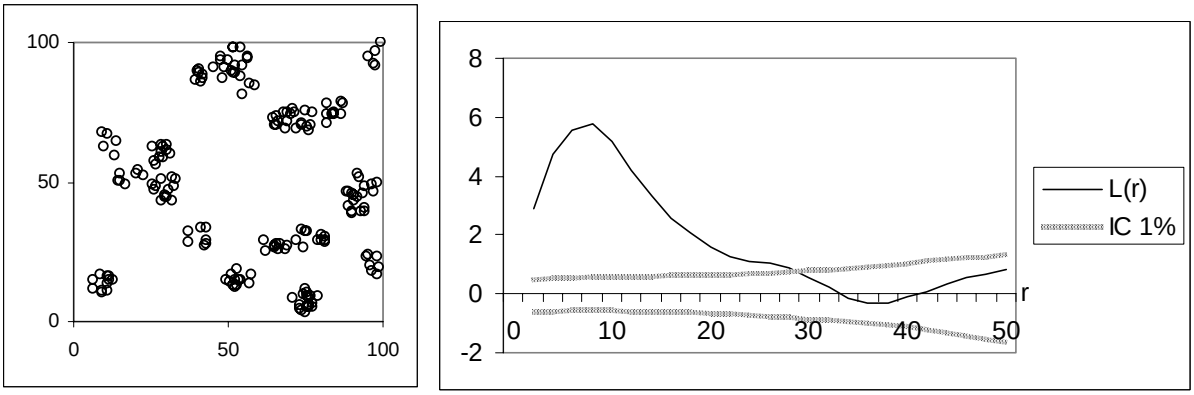


Figure 123.i : Exemple d'un semis agrégé simulé à partir d'un processus de Neyman-Scott (20 agrégats de 5m de rayon), et la fonction L(r) correspondante.

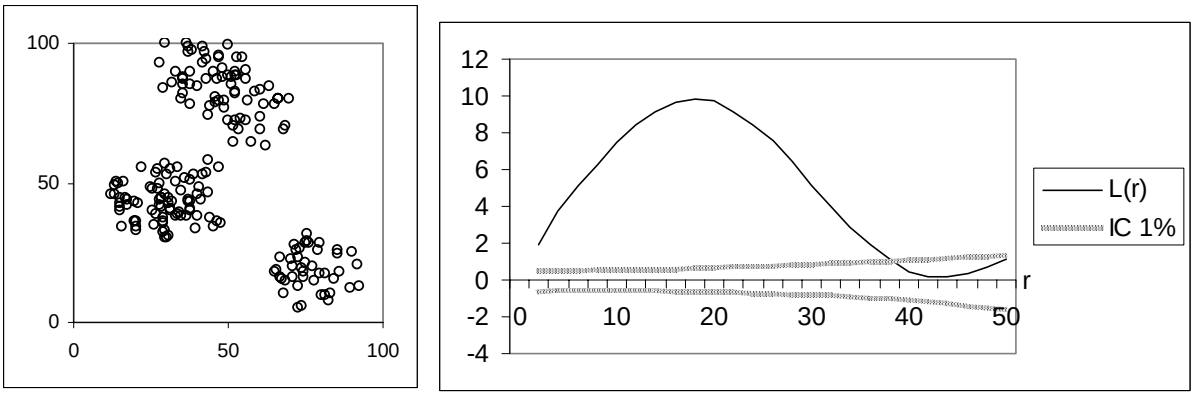


Figure 123.j : Exemple d'un semis agrégé simulé à partir d'un processus de Neyman-Scott (5 agrégats de 15m de rayon), et la fonction L(r) correspondante.

Dans les deux cas, la fonction L(r) calculée a une forme de cloche, et la valeur maximum est atteinte respectivement pour 8 et 18m, distances de l'ordre du rayon des agrégats[48].

[48] Cette distance est en fait légèrement plus grande à cause de la superposition partielle de certains agrégats; nous verrons au sous-chapitre (152) comment préciser l'estimation du rayon des agrégats à partir de la courbe L(r).

123.5. Deux exemples de structures plus complexes.

Les figures (123.k) et (123.l) correspondent à deux exemples de semis de structure spatiale plus complexe obtenus par des processus de Gibbs (cf. 113.5). Dans le premier cas, la fonction L(r) rend compte des différents éléments de structure intervenant à plusieurs distances : régularité jusqu'à 3m, puis agrégation autour de 5m, et enfin de nouveau régularité autour de 15m. Cette structure correspond aux différents éléments de la fonction de coût qui a servi à construire le semis (cf. figure 113.c.(iii)).

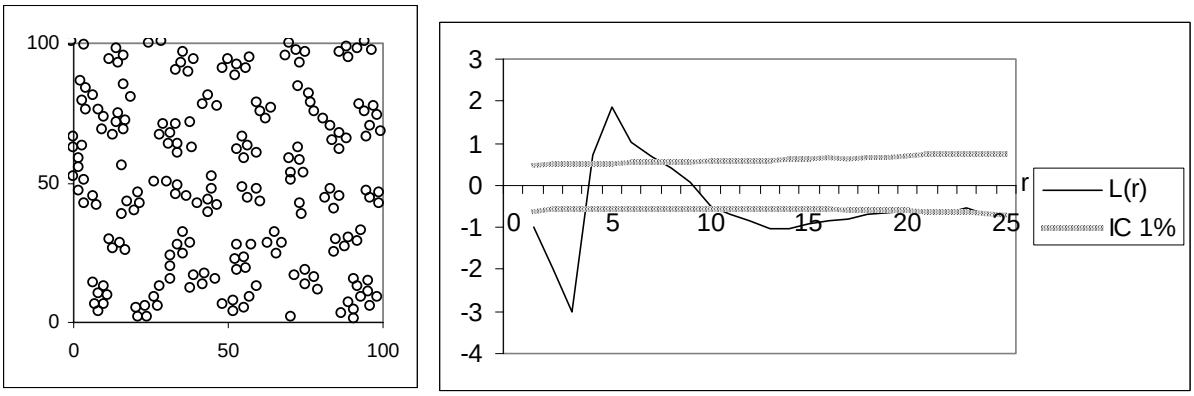


Figure 123.k : Un exemple de semis complexe simulé à partir d'un processus de Gibbs, et la fonction L(r) correspondante.

Toutefois pour certains cas moins favorables la superposition d'éléments de structure à des distances peu différentes n'est pas forcément décelable sur le graphe de L(r). La figure (123.l) correspond au semis présenté dans la figure (113.c.(ii)), créé par un processus de Gibbs avec attraction jusqu'à 2m puis répulsion jusqu'à 5m. La fonction L(r) permet de mettre en évidence l'attraction, mais pas la répulsion.

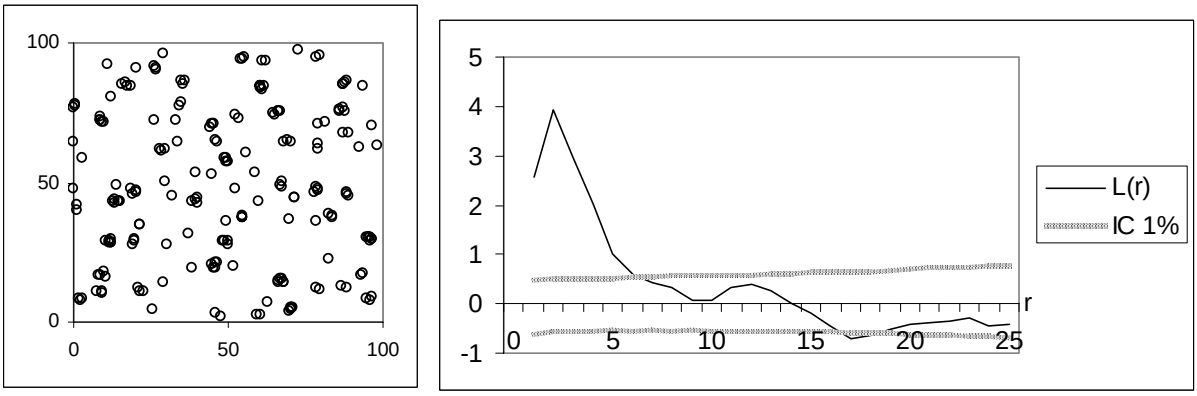


Figure 123.l : Un autre exemple de semis complexe simulé à partir d'un processus de Gibbs, et la fonction L(r) correspondante. Cette fois les différents éléments de structure ne sont pas tous décelables sur la fonction L(r).

Encore une fois, il faut noter que la comparaison de la courbe L(r) à l'intervalle de confiance local est un indicateur pratique des différents éléments de structure du semis de points, mais pas un test statistique rigoureux.

123.6. Cas où l'hypothèse d'homogénéité n'est pas vérifiée.

La figure (123.m) présente un cas où l'hypothèse d'homogénéité n'est visiblement pas vérifiée : la moitié supérieure de ce peuplement virtuel comporte 250 points, et la moitié inférieure seulement 50 soit 5 fois moins. La fonction L(r) calculée sur ce semis présente des valeurs positives, qui restent au dessus de l'intervalle de confiance même pour les grandes distances.

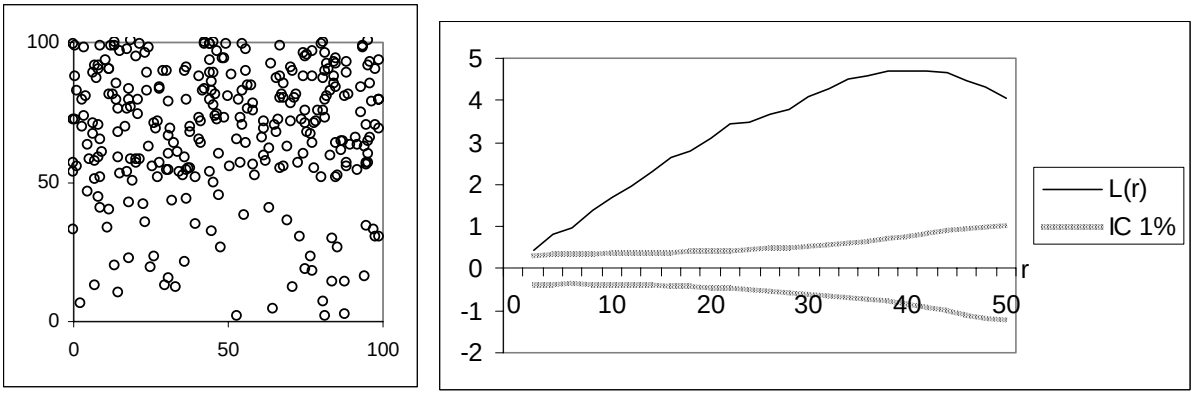


Fig. 123.m : Exemple d'un semis fortement hétérogène, et la fonction L(r) correspondante.

De façon générale, on peut considérer que des valeurs de L(r) en dehors de l'intervalle de confiance pour les plus grandes valeurs de r (de l'ordre de la moitié de la longueur du domaine d'étude) sont le signe d'une hétérogénéité à l'échelle d'observation. En effet, cela signifie que la majorité des points du semis sont concentrés dans une zone plus dense, qui pourrait être interprétée comme un gros agrégat dont la taille caractéristique serait de l'ordre de celle du domaine d'étude. Un agrégat de cette taille ne peut plus être analysé comme un élément de structure : à notre échelle d'observation il s'agit d'une hétérogénéité. Nous y reviendrons au paragraphe (313.4).

124. La fonction L(r) est un bon outil pour décrire la structure spatiale d'un peuplement réel.

Nous avons vu au sous-chapitre précédent comment la fonction L(r) pouvait être interprétée pour des semis simulés simples. Dans ce sous-chapitre nous allons voir comment, sur des peuplements réels parfois complexes, la fonction L(r) couplée avec nos connaissances écologiques est encore utile pour interpréter la structure.

124.1. Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron la fonction L(r) permet de détecter des structures à grande et petite échelle.

Le dispositif expérimental de Lamotte-Beuvron (annexe B2) est un carré gréco-latin de 25 placeaux de 0.1 ha installé dans une plantation de pin sylvestre (Bouchon, 1977). La figure (124.a) présente la carte de position des arbres en 1979, et la fonction L(r) calculée entre 4 et 60 m. Ce dispositif étant dédié à l'étude de différents scénarios sylvicoles, les placeaux présentent des densités différentes qui ressortent sous forme d'agrégats mis en évidence par le pic positif à 20m.

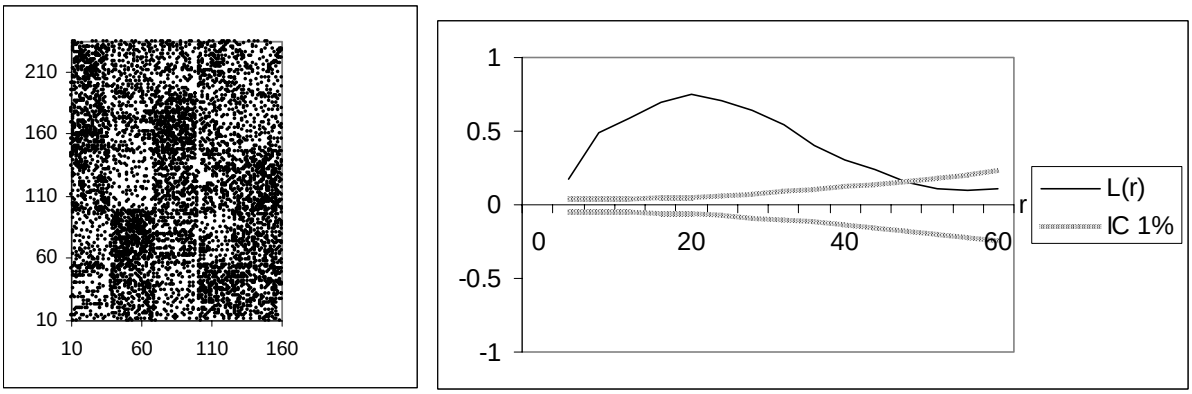


Figure 124.a : Carte de la position des arbres pour le dispositif de Lamotte-Beuvron, et la fonction L(r) correspondante.

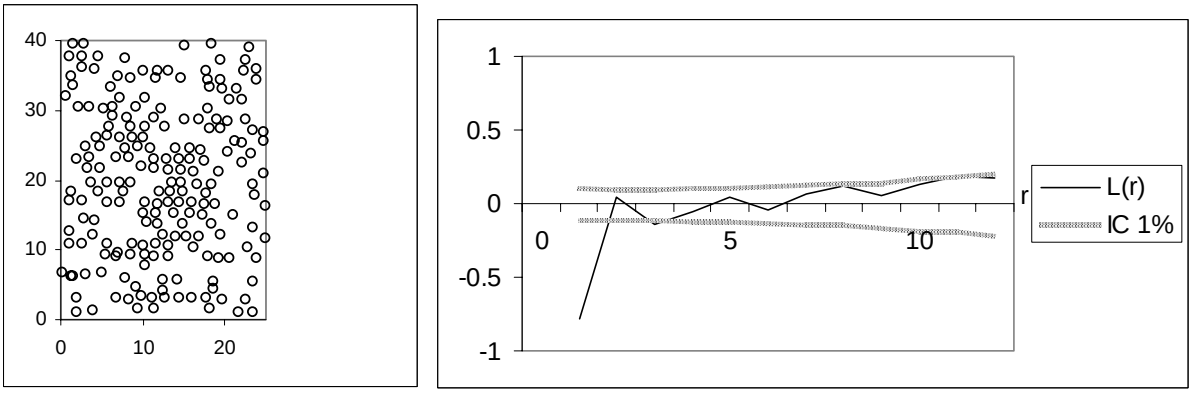


Figure 124.b : Détail du dispositif de Lamotte-Beuvron : le placeau A1, et la fonction L(r) correspondante.

Regardons maintenant à une échelle plus petite la structure d'un placeau, par exemple le placeau A1 en 1979 (figure 124.b). Ici la fonction L(r) calculée de 1 à 12m[49] met bien en évidence la structure locale du placeau, à savoir dans ce cas particulier une régularité de la position des arbres (valeur de L(r) négative à 1m) qui correspond en fait à l'espacement de la

[49] La taille des placeaux ne permet pas de calculer la fonction L(r) à des échelles plus grandes, ce qui rend difficile l'analyse de la structure spatiale du peuplement.

plantation initiale (1.5m). Cette structure locale diffère d'un placeau à l'autre et nous sera utile dans le sous-chapitre (141) pour caractériser les modes d'éclaircie.

Toujours sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, la même fonction L(r) peut être calculée sur le semis de points correspondant à la position des cépées de châtaignier. Sur le placeau C3 par exemple, elle illustre la structure agrégée du taillis qui s'est développé dans les zones les plus éclairées et autour des vieilles souches (figure 124.c).

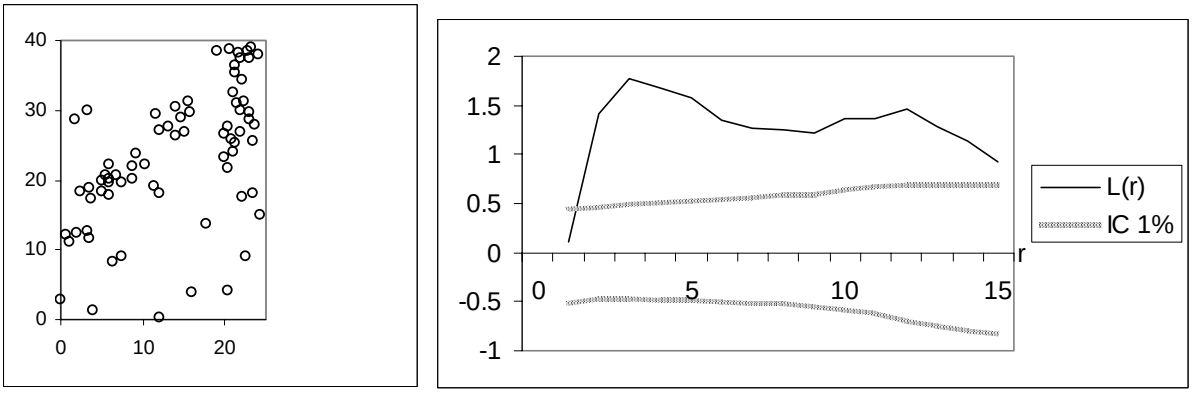


Figure 124.c : Position du taillis de châtaignier sur le placeau C3, et la fonction L(r) correspondante.

124.2. Sur la réserve de la Tillaie, la fonction L(r) met en évidence des structures agrégées.

La réserve intégrale de la Tillaie (annexe B3) est une portion de 25ha de la forêt de Fontainebleau qui depuis longtemps n'a subi que très peu d'interventions humaines (Guinier, 1950). La structure spatiale dans cette réserve s'approche donc de celle des forêts naturelles. En collaboration avec I.C. Zobi (1997), nous avons calculé les fonctions L(r) pour différentes sous-populations d'arbres dans une placette de 1ha de cette réserve. La plupart des structures ainsi analysées présentent une agrégation assez marquée. Nous verrons au chapitre (15) comment cette structure peut être interprétée en terme de mortalité. La figure (124.d) présente la fonction L(r) calculée pour les 379 arbres toutes espèces confondues, et illustre la présence d'une structure agrégée pour des distances de 0 à 35m.

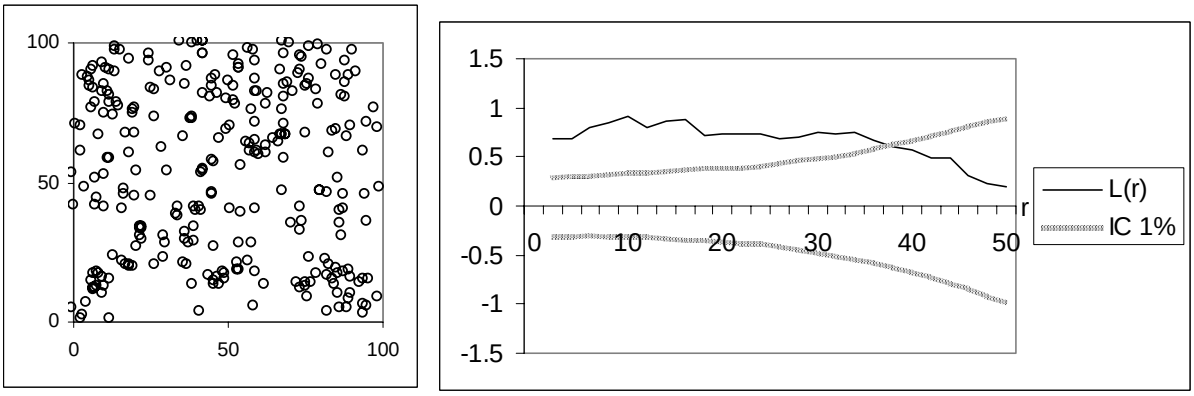


Figure 124.d : Carte d'une zone de 1ha dans la réserve intégrale de la Tillaie, et la fonction L(r) calculée sur tous les arbres.

124.3. Sur le dispositif du Beau Poirier la fonction L(r) illustre la mise à distance des arbres par la sylviculture, mais permet également de détecter une hétérogénéité.

Le dispositif du Beau Poirier (annexe B1) est une placette de 1ha installée dans un peuplement mélangé de chênes et de hêtres de la forêt de Haye (Pardé, 1981). Dans ce peuplement géré le forestier a essayé, par des éclaircies successives, de préserver le chêne qui tend naturellement à être éliminé par le hêtre. La figure (124.e) présente la position des arbres en 1995, toutes espèces confondues, et la fonction L(r) correspondante.

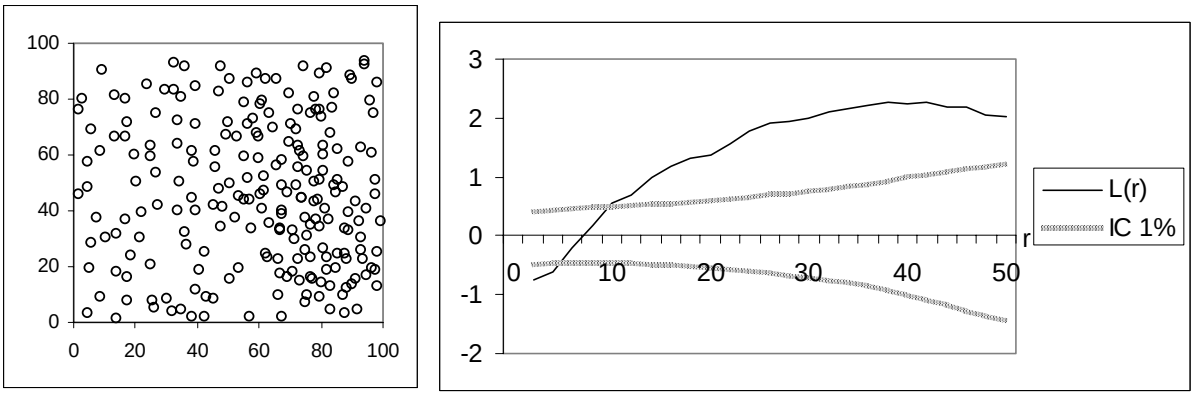


Figure 124.e : Position des arbres dans le dispositif du Beau Poirier en 1995, et la fonction L(r) correspondante.

Aux courtes distances, nous voyons que la structure est significativement régulière, ce qui est souvent le cas en forêt gérée, car le forestier a l'habitude de "mettre à distance" les arbres en martelant les arbres trop proches (nous y reviendrons au paragraphe 131.4). Par contre, aux grandes distances la fonction L(r) reste au dessus de l'intervalle de confiance, ce qui, d'après le paragraphe (123.6), est le signe de la présence d'une hétérogénéité. D'autres éléments nous permettent d'ailleurs, sur ce cas particulier, de confirmer l'existence d'une hétérogénéité. Nous en parlerons plus longuement aux paragraphes (321.5) et (321.6).

125. Bilan.

Nous avons vu dans ce chapitre comment la fonction L(r), calculée à partir de la fonction K(r) de Ripley (1976, 1977), permet effectivement de décrire et de quantifier, à plusieurs échelles simultanément, la structure spatiale de peuplements forestiers, qui n'est pas forcément facile à interpréter à partir de la seule carte des positions. L'utilisation de peuplements virtuels simples a permis de préciser l'interprétation de L(r) en terme de structure (aléatoire, agrégée, régulière), et de relier ensuite, sur des peuplements réels, les valeurs de L(r) à nos connaissances sylvicoles ou écologiques.

Dans le dispositif de Lamotte-Beuvron, la fonction L(r) rend compte de la macro structure des différents placeaux, et de la micro structure régulière héritée de la plantation. Sur la réserve de la Tillaie, elle illustre le caractère agrégé de la structure. Enfin, dans le dispositif du Beau Poirier, elle a permis de détecter une hétérogénéité.

La fonction L(r) présente toutefois certains inconvénients :

- Le calcul de la fonction L(r) nécessite des données cartographiées exhaustives sur une région d'étude assez vaste, données rares et coûteuses, qui ne sont pas toujours disponibles.

- La comparaison de la fonction L(r) à l'intervalle de confiance local est un bon outil de description, mais n'est pas un test statistique. Elle peut être parfois difficile à interpréter dans le cas de structures complexes, par exemple en cas de superposition d'éléments de structure à des échelles proches qui se compensent, ou dans le cas d'effectifs réduits pour lesquels l'intervalle de confiance est très large.

- Enfin, cette fonction n'a de sens que sous l'hypothèse d'homogénéité et d'isotropie, et n'est donc pas directement interprétable sur des zones hétérogènes. Nous y reviendrons au sous-chapitre (321).

13. Comment la structure évolue-t-elle au cours du temps ?

130. Introduction.

Dans les chapitres précédents, nous avons vu comment le formalisme des processus ponctuels et les fonctions de type "Ripley" pouvaient être utilisés pour décrire la structure spatiale d'un peuplement représenté par un semis de points à un instant donné. Cependant la structure spatiale n'est pas figée, car les peuplements forestiers évoluent au cours du temps sous l'effet de processus naturels (régénération, croissance, mortalité) et d'actions sylvicoles.

L'objectif de ce sous-chapitre est d'étudier comment ces processus peuvent modifier la structure spatiale d'un peuplement.

Nous verrons tout d'abord (sous-chapitre 131) quelles sont les évolutions de structure spatiale les plus classiques en forêt, et comment la fonction L(r) peut décrire ces évolutions. Dans le sous-chapitre (132), nous utiliserons des processus ponctuels pour modéliser différentes causes de mortalité et simuler quelques scénarios simples d'évolution. Le sous-chapitre (133) sera l'occasion d'une réflexion sur l'information que l'on peut tirer de l'observation de la structure.

131. La structure spatiale d'un peuplement évolue au cours du temps sous l'effet des processus naturels.

Différents processus naturels (régénération, croissance, mortalité) font évoluer les peuplements forestiers, et peuvent donc a priori également modifier leur structure spatiale. Nous allons faire un rapide tour d'horizon des effets de ces processus sur la structure spatiale, puis illustrer, sur des exemples réels, comment la fonction L(r) peut rendre compte de cette évolution.

131.1. Dans notre hypothèse de représentation, la structure spatiale peut évoluer avec les processus de régénération et de mortalité.

En effet, si un peuplement est représenté par un semis de points, la seule évolution de la structure possible est liée à l'apparition ou à la disparition de points. L'apparition de nouveaux points dans le semis correspond de façon générale au phénomène de régénération, ou plus exactement à l'arrivée de jeunes arbres au seuil de recrutement. La disparition de points du semis correspond à la mort d'arbres, soit de façon naturelle, soit lors d'éclaircies. La figure (131.a) illustre, sur le cas du dispositif du Beau Poirier (annexe B1), ces différentes sources d'évolution de la structure entre 1950 et 1995.

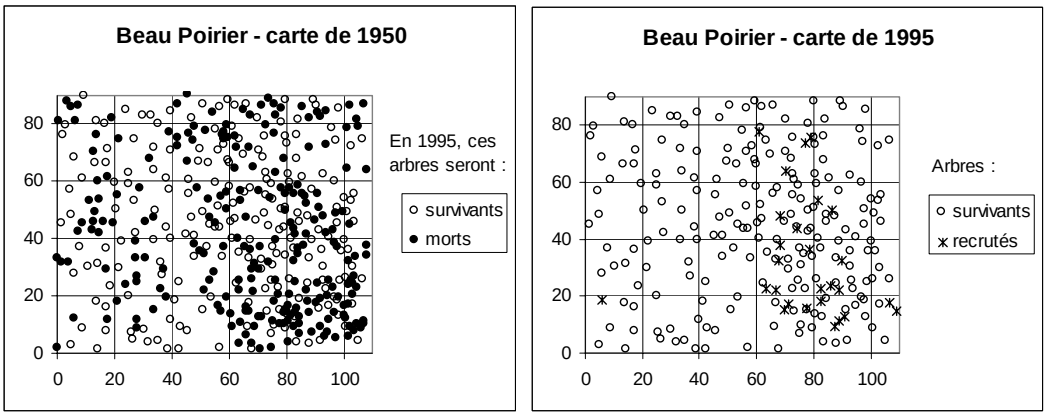


Figure 131.a : Carte des positions des arbres du dispositif du Beau Poirier en 1950 et 1995. Les points blancs correspondent aux arbres ayant survécu entre 1950 et 1995, les points noirs aux arbres morts ou éclaircis entre 1950 et 1995 et les étoiles aux arbres ayant atteint le seuil de recrutement dans cette même période.

131.2. La grande variabilité des modes de régénération est à l'origine de structures très différentes.

La régénération est la phase où se décide la position des individus, elle peut donc avoir une forte influence sur la structure du peuplement futur, en particulier quand elle s'installe dans un grand espace vide, par exemple après une coupe ou l'ouverture d'une trouée. La position des individus dépend du mode de dissémination des graines de l'espèce, mais aussi des facteurs extérieurs qui influencent la survie des graines ou des jeunes plants (Begon *et al.*, 1990, p.65; Batista & Maguire, 1998; Barot *et al.*, 1999b).

- Collinet (1997) a mis en évidence, pour les espèces principales du dispositif de Paracou (Guyane), une relation forte entre le degré d'agrégation de la structure spatiale des adultes et le mode de dissémination des graines. Elle a constaté en particulier que les espèces anémochores, autochores et barochores s'organisent la plupart du temps en agrégats dont la

taille correspond aux distances de dissémination des graines, entraînant des structures en bouquets, agrégats ou plaques.

- De plus, pour une même espèce, la structure de la régénération peut être différente selon qu'elle s'installe dans un milieu ouvert ou sous le couvert forestier (Kohyama, 1991; Reader *et al.*, 1995). Batista & Maguire (1998) la caractérisent, en forêt brésilienne, dans le premier cas par un processus agrégé de type Neyman-Scott (cf. 113.4), et dans le second cas par un processus de Poisson hétérogène. La survie des jeunes plants peut aussi être influencée par les arbres adultes via des processus de compétition, mais aussi de facilitation (Berkowitz *et al.*, 1995; Kubota, 1995). Couteron (1998) a montré par exemple que la structure spatiale de la savane tachetée peut être expliquée par un modèle théorique, initialement proposé par Lefever & Lejeune (1997), dans lequel la régénération subit de la part des adultes une influence de facilitation à courte distance, puis d'inhibition aux distances plus grandes.

Pour conclure, nous retiendrons que la régénération peut induire, suivant les cas, des structures très différentes (Bachacou *et al.*, 1978; Fröhlich & Quednau, 1995), principalement agrégées ou aléatoires. Notons toutefois que notre hypothèse de représentation ne s'intéresse pas à la régénération proprement dite, mais aux individus recrutés, c'est-à-dire de hauteur supérieure à 1.30m, qui ont donc déjà subi une phase de compétition et de mortalité.

131.3. Les différentes causes de mortalité naturelle entraînent différentes évolutions de la structure.

La mortalité naturelle modifie tout au long de la vie du peuplement la structure initiale issue de la régénération. Cette mortalité correspond en fait à plusieurs processus (maladie, compétition, accident) qui peuvent avoir un effet différent sur la structure spatiale (voir par exemple le travail de synthèse bibliographique de Zobi, 1998).

- Dans le cas de mortalité accidentelle, par exemple lorsque des chablis ou des volis frappent des individus isolés, on peut s'attendre à une répartition aléatoire des arbres morts. Si toutefois la chute d'un arbre provoque l'ouverture d'une trouée, la structure risque d'évoluer vers une structure plus agrégée (voir par exemple la synthèse bibliographique de Moravie, 1995a, sur les "gap models").

- Dans le cas d'une compétition pour une ressource limitée, la mortalité est généralement d'autant plus forte que le peuplement est dense, ce qui doit logiquement entraîner une régularisation du peuplement. Cette même mortalité par épuisement compétitif peut également exprimer des hétérogénéités de la fertilité du site (Pacala & Tilman, 1994; Trichon, 1997; Couteron, 1998).

- Enfin, dans le cas de mort par maladie ou par attaque d'insectes, on peut s'attendre à des processus agrégés de type contagion (Chadoeuf *et al.*, 1993).

Notons que, pour un système en équilibre les effets de la mortalité et de la régénération peuvent se compenser et laisser une structure à peu près stable. Toutefois, dans la plupart des cas l'équilibre du système est un équilibre très relatif, à grande échelle, qui résulte de modifications profondes à petite échelle (Auger *et al.*, 1992, p.13; Otto, 1998, p.179).

131.4. Dans les peuplements gérés, le forestier modifie la structure spatiale du peuplement.

Pour un peuplement géré classiquement, la régénération est généralement concentrée dans le temps et correspond à l'ouverture rapide du peuplement (coupe de régénération par exemple), si bien que la structure initiale du peuplement se met en place sur une période assez courte. Le cas des plantations est bien évidemment encore plus accentué, et conduit à une structure spatiale régulière et à des alignements.

Au même titre que la mortalité naturelle, les opérations sylvicoles, et plus particulièrement les éclaircies, modifient la structure du peuplement en prélevant un nombre souvent important d'arbres (Pierrat *et al.*, soumis). Les différents modes d'éclaircie entraînent des évolutions différentes de la structure. Dans les éclaircies "classiques", le sylviculteur a souvent tendance à éliminer les arbres trop proches, et donc à régulariser la structure spatiale du peuplement. Les éclaircies au profit des arbres d'avenir peuvent au contraire apporter une structure plus ou moins agrégée en négatif, en ouvrant des trouées autour de ces arbres. Enfin, la sylviculture "proche de la nature" favorise la création d'ouvertures et de bouquets d'arbres, donc là encore une structure agrégée (Bastien & Otto, 1998).

Finalement l'évolution de la structure spatiale dans les peuplements gérés est également très variable.

131.5. La comparaison des courbes L(r) à des dates différentes met en évidence cette évolution.

Lorsque les données de position des arbres sont disponibles sur une période assez longue, il est possible de calculer les courbes L(r) pour un même peuplement à différentes époques, et donc de quantifier l'évolution dans le temps de la structure spatiale (figure 131.b).

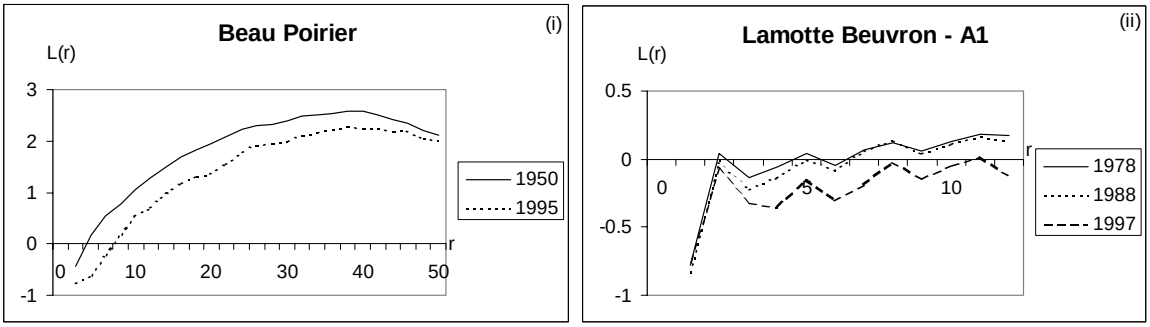


Figure 131.b : Fonction L(r) caractérisant la structure de la placette du Beau Poirier (i), et du placeau A1 du dispositif de Lamotte-Beuvron (ii), calculée à plusieurs dates.

L'écart entre deux courbes successives mesure l'intensité de l'évolution de la structure pendant la période considérée : il varie donc en fonction du type d'évolution de la structure spatiale et de la période entre les calculs. Dans le cas du dispositif du Beau Poirier (figure 131.a.(i)), la forme générale de la courbe L(r) est conservée, mais subit un décalage vers le bas : il y a diminution de l'intensité de l'agrégation. Pour le dispositif de Lamotte-Beuvron (figure 131.a.(ii)), nous disposons de deux périodes assez courtes (10 ans) pendant lesquelles l'évolution de la structure a été très différente, sans doute à cause d'une différence de traitement sylvicole[50].

[50] Le placeau A1 est resté placeau témoin jusqu'en 1983, où, âgé de 36 ans, il a subi sa première éclaircie.

131.6. Comment mieux rendre compte de cette évolution ?

L'analyse de l'évolution de la structure spatiale est un problème complexe qui nécessite par définition de prendre en compte simultanément la dimension spatiale et la dimension temporelle (Traissac, 1998a).

Dans le paragraphe précédent, nous avons suivi une démarche descriptive, qui consiste à comparer les valeurs prises à des dates successives par un indicateur de structure, par exemple la carte des positions des arbres (figure 131.a), ou les courbes L(r) (figure 131.b). Le problème majeur de cette démarche est que nous manquons, pour nos peuplements forestiers, de données fiables de structure spatiale sur de longues périodes, qui nous permettraient par exemple de tracer une courbe d'évolution de ces indicateurs, par exemple, pour une distance R fixée, une courbe d'évolution de L(R) en fonction du temps.
Dans tous les cas, si on souhaite prédire l'évolution de la structure spatiale d'un peuplement, l'approche descriptive n'est plus suffisante, et il devient nécessaire de modéliser les relations entre les indicateurs de structure et le temps. On peut donc envisager d'appliquer, au problème de l'évolution de la structure spatiale, les différentes méthodes usuelles de la modélisation.

- Les modèles statistiques semblent assez mal adaptés puisque nous manquons justement cruellement de données spatiales, et plus encore de données spatiales suivies pendant une longue période. De plus l'échelle de temps de l'évolution de la structure spatiale d'un peuplement forestier est trop longue pour pouvoir valider de tels modèles à court terme.

- Des modèles plus mécanistes ou théoriques peuvent par contre s'avérer des outils très utiles. Les processus ponctuels (sous-chapitre 112) peuvent en particulier être utilisés dans un modèle dynamique[51] pour modéliser ou simuler l'évolution de la structure spatiale d'un peuplement (Rathbun & Cressie, 1994). C'est la démarche que nous allons suivre dans le sous-chapitre qui suit, pour étudier l'évolution de la structure spatiale sous l'effet de différentes causes de mortalité.

De tels modèles d'évolution de la structure spatiale pourraient être couplés à d'autres modèles, comme des modèles de croissance "arbres", et exprimer une sorte de contrainte de structure à l'échelle du peuplement, comme il en existe déjà pour la croissance dans certains modèles (Dhôte, 1991).

[51] Il s'agit alors de processus ponctuels spatio-temporels.

132. Comment modéliser l'évolution de la structure spatiale ?

Nous avons vu au sous-chapitre (131) la grande diversité des processus naturels qui peuvent agir, de façons très différentes, sur la structure spatiale d'un peuplement. L'objectif de ce sous-chapitre est d'illustrer, sur l'exemple de la mortalité, comment des processus ponctuels peuvent être utilisés pour modéliser et simuler cette évolution.

132.1. Je propose des processus ponctuels simples pour modéliser 3 types de mortalité, et étudier leur effet sur la structure spatiale de 3 peuplements virtuels.

La mortalité, qui dans notre hypothèse de représentation correspond à la disparition de points du semis, peut être bien modélisée par la famille des processus ponctuels d'éclaircie[52] (Diggle, 1983; Cressie, 1993), processus ponctuels dont les réalisations sont définies, à partir d'un semis initial, par la suppression d'un certain nombre de points. Les règles de suppression définissent les propriétés du processus.

J'ai défini 3 processus ponctuels d'éclaircie pour modéliser trois types de mortalités différents : une mortalité complètement aléatoire (paragraphe 132.2), une mortalité par trouée (paragraphe 132.3) qui pourrait correspondre par exemple à des cas de chablis, et une mortalité qui dépend de la densité locale (paragraphe 132.4), qui pourrait correspondre à certains cas de mortalité par compétition (cf. 131.3).

Pour étudier comment ces trois modèles de mortalité peuvent faire évoluer la structure spatiale des peuplements, je les ai simulés sur trois peuplements virtuels d'environ 200 arbres[53] représentatifs des trois grandes classes de structure spatiale : un semis de Poisson, un semis régulier et un semis agrégé (figure 132.a). Afin de pouvoir facilement comparer les différents résultats, j'ai simulé des modèles de mortalité de même intensité moyenne, correspondant à la suppression de 10% du peuplement sur une période unitaire de 10 ans.

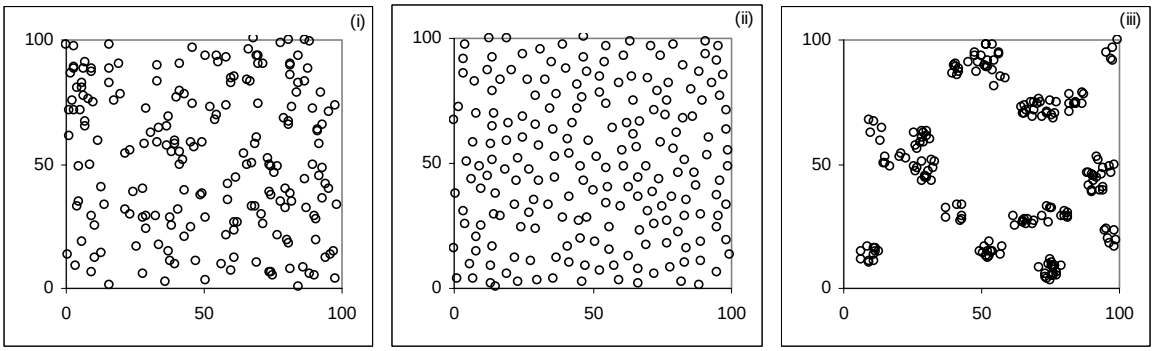


Figure 132.a : Les trois peuplements virtuels utilisés comme états initiaux des simulations : (i) semis de Poisson, (ii) semis régulier et (iii) semis agrégé.

L'évolution progressive de la structure spatiale peut être mesurée avec les courbes L(r) correspondant à la structure spatiale des peuplements après des simulations de mortalité sur 10, 20, 30, 40 et 50 ans. Les différentes routines de calcul pour simuler les modèles de mortalité, et calculer ces valeurs moyennes de L(r) ont été implémentées en langage C (annexe D3).

---

[52] Le mot "éclaircie" n'est pas à prendre au sens forestier du terme : il s'agit ici de la traduction d'un terme statistique, "thinning process" qui se rapporte à cette famille de processus ponctuels.

[53] Ces peuplements virtuels ont été créés selon les règles données au sous-chapitre (113).

132.2. Un processus de mortalité complètement aléatoire ne modifie pas en moyenne la structure spatiale d'un peuplement.

Le modèle de mortalité le plus simple est le modèle de mortalité complètement aléatoire, pour lequel la probabilité de survie est la même pour chaque arbre. Dans ce cas les arbres morts sont choisis complètement aléatoirement dans la population des arbres vivants : il s'agit de l'équivalent, dans la famille des processus ponctuels d'éclaircie, du processus ponctuel de Poisson. Comme au paragraphe (113.3), on peut en fait distinguer plusieurs cas de figure selon que le nombre d'arbres morts est constant, suit une loi de Poisson, ou suit une loi binomiale.

On peut montrer (annexe C2) qu'un processus de mortalité complètement aléatoire ne modifie pas en moyenne la structure spatiale d'un peuplement. En d'autres termes, si on fait un grand nombre de simulations d'une telle mortalité, la moyenne des fonctions L(r) obtenues pour chaque simulation est égale à la fonction L(r) du peuplement initial. Toutefois, pour une simulation particulière, la structure peut varier légèrement. Pour illustrer cette évolution, j'ai successivement simulé ce modèle sur les 3 peuplements présentés au paragraphe (132.1).

Une mortalité d'intensité moyenne égale à 10% du peuplement correspond, pour le modèle de mortalité aléatoire, à une probabilité de survie Ps de 0.9[54]. Pour chaque période de 10 ans, on effectue donc pour chaque arbre du peuplement un tirage pseudo-aléatoire dans une loi uniforme [0,1], et on considère que l'arbre meurt si ce nombre est supérieur à 0.9. La figure (132.b) présente, pour les trois peuplements, un exemple d'évolution de la fonction L(r) au cours du temps, pour une simulation particulière.

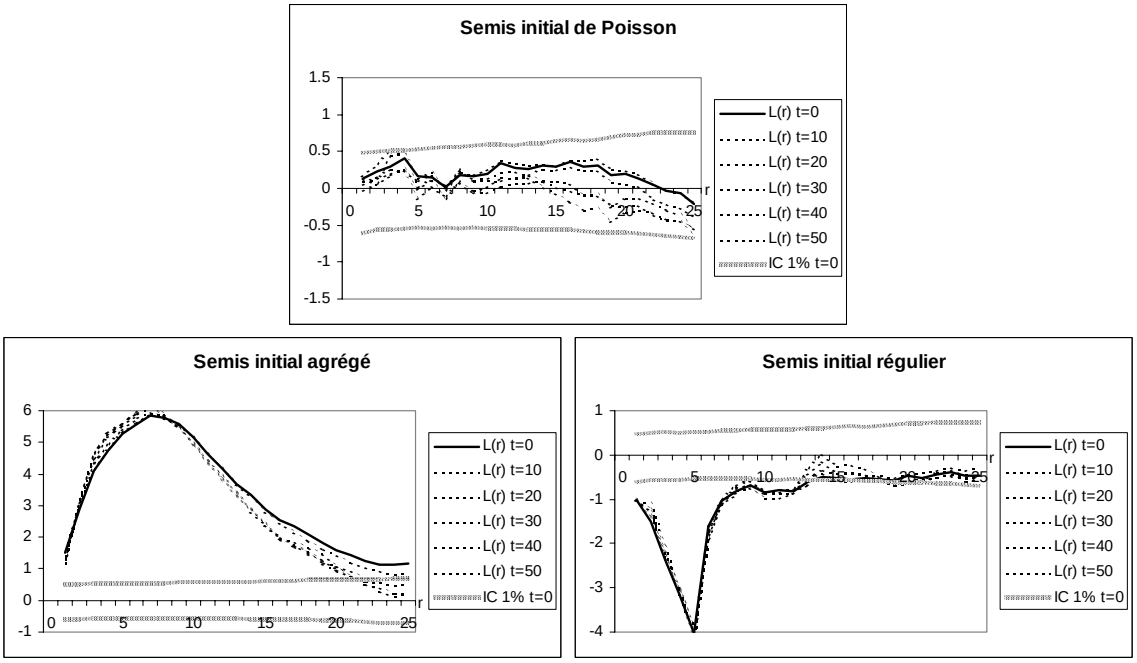


Figure 132.b : Valeurs successives de la fonction L(r) au cours d'une simulation de mortalité complètement aléatoire, pour 3 peuplements initiaux différents. L'intervalle de confiance (courbe grise) correspond à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire pour l'état initial du peuplement.

Les courbes L(r) successives présentent effectivement de légères fluctuations, positives ou négatives, autour de la courbe initiale. Pour les semis réguliers et agrégés en particulier le pic positif ou négatif caractéristique de la structure est conservé. Pour le semis de Poisson les

[54] Dans ce cas le nombre d'arbres mort dans le peuplement suit une loi binomiale de paramètres N (le nombre d'arbres dans le peuplement) et 0.1.

courbes L(r) restent, au cours de l'évolution du peuplement, à l'intérieur de l'intervalle de confiance[55].

132.3. Un exemple où un processus de mortalité par trouées fait évoluer la structure spatiale du peuplement dans le sens de l'agrégation.

Pour simuler un processus de mortalité par trouées, j'ai construit un processus ponctuel d'éclaircie assez proche du processus ponctuel de Neyman-Scott vu au paragraphe (113.4). Dans un premier temps, les centres des trouées sont définis par un processus de Poisson "père", ou plus précisément par un processus de Poisson conditionnel au nombre de trouées fixé. Dans un deuxième temps, les arbres situés dans les disques de rayon R centrés sur ces positions subissent un processus de mortalité aléatoire, défini comme précédemment par une probabilité de survie constante Ps.
Dans le cadre de ces simulations, j'ai utilisé un processus qui simule, pour chaque peuplement virtuel de 1ha, une trouée de 20m de rayon tous les 10 ans. La probabilité de survie à l'intérieur de cette trouée est calculée de façon à obtenir, sur l'ensemble du peuplement, une mortalité d'intensité moyenne égale à 10% de l'effectif total N[56].

Pour étudier l'effet d'une telle mortalité par trouées sur la structure du peuplement, j'ai successivement simulé ce modèle sur les trois peuplements définis au paragraphe (132.1). La figure (132.c) présente l'évolution moyenne, au cours du temps, de la fonction L(r). Afin de bien illustrer l'effet moyen du processus de mortalité sur la structure, j'ai calculé, pour chaque simulation, les valeurs moyennes de L(r) obtenues à partir de 10000 répétitions.

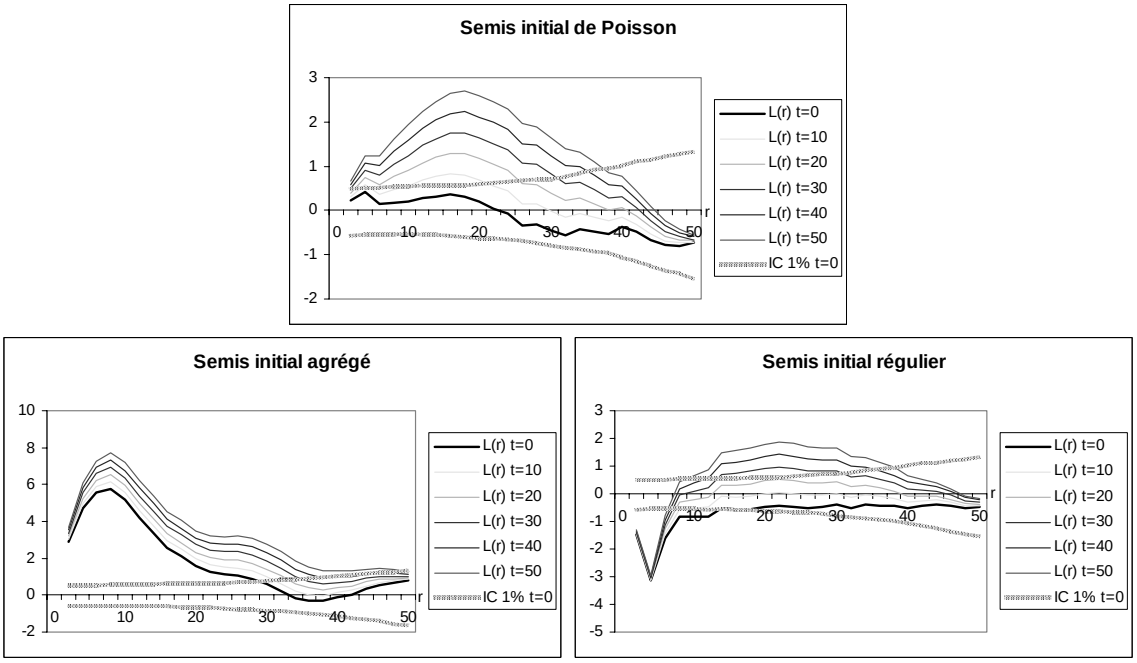


Figure 132.c : Valeurs moyennes successives de la fonction L(r) au cours de simulations d'une mortalité par trouées, pour trois peuplements initiaux différents. L'intervalle de confiance (courbe grise) correspond à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire pour l'état initial du peuplement.

---

[55] L'intervalle de confiance représenté sur la figure correspond à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire pour l'état initial du peuplement; les intervalles de confiance correspondant aux structures successives, non représentés ici, sont de plus en plus larges.
[56] On calcule le nombre de points dans les trouées, $N_{trouées}$, et on prend pour valeur de Ps le rapport : $0.1N/N_{trouees.}$

Pour le semis de Poisson et le semis régulier, on note pour une large gamme de distances l'apparition progressive de valeurs positives, qui traduisent une structure agrégée de plus en plus forte, résultant de l'ouverture des trouées dans le peuplement. La distance correspondant aux valeurs maximums de L(r) est difficile à interpréter, elle correspond à la taille caractéristique moyenne des agrégats de formes très variables qui résultent de l'ouverture des trouées. Notons que cette agrégation n'élimine pas le pic de régularité initial du peuplement régulier : il y reste toujours une distance minimale entre arbres voisins, héritée de l'état initial. Pour le semis initialement agrégé, on observe un renforcement de la structure agrégée.

On peut donc conclure que l'ouverture de trouées dans le peuplement entraîne l'apparition de valeurs de L(r) positives, mais pour des distances caractéristiques variables. Cette structure agrégée doit être distinguée de celle par exemple des processus ponctuels de Neyman-Scott (cf. 113.4), pour lesquels les pics sont plus nets et caractérisent la présence d'agrégats de taille fixe.

132.4. Un exemple où un processus de mortalité qui dépend de la densité locale entraîne une légère régularisation de la structure du peuplement.

Pour un modèle susceptible de rendre compte de la mortalité induite par la compétition, la probabilité de survie d'un individu, bornée par 0 et 1, doit être d'autant plus faible que l'intensité de la compétition est forte. J'ai choisi comme mesure de cette compétition le nombre de voisins dans un rayon fixé R autour d'un arbre, soit n(R), et je modélise donc la probabilité de survie de cet arbre par une fonction décroissante de n(R). La fonction de mortalité logistique (figure 132.d) est bien adaptée et usuellement utilisée pour les modèles de survie (Meredieu & Colin, 1996; Dursky, 1997; Batista & Maguire, 1998). Le modèle de mortalité dépendant de la densité correspondant est défini par l'équation (132.e).

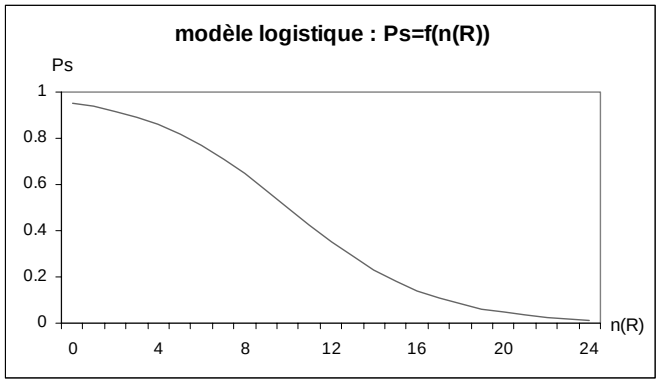


Figure 132.d : Le modèle logistique de survie, pour les paramètres α=-3 et β=0.3.

Equation 132.e : $$Ps = \frac{NORME}{1 + e^{\alpha + \beta n(R)}}$$

Pour étudier l'effet d'une telle mortalité dépendant de la densité sur la structure du peuplement, j'ai successivement simulé ce modèle sur les trois peuplements définis au paragraphe (132.1). Pour le peuplement de Poisson et le peuplement régulier, la compétition est estimée par le nombre de voisins dans un rayon de R=7m (la distance moyenne entre arbres dans le peuplement initial[57]), et j'ai utilisé arbitrairement[58] les coefficients α = -3 et β =

[57] Nous préciserons au chapitre (26) la notion de distance d'interaction entre arbres.
[58] J'ai choisi ces coefficients en modifiant légèrement ceux obtenus sur cas réels (que nous verrons au paragraphe 142.3).

0.3, pour lesquels le modèle a un comportement satisfaisant : Ps # 1 pour les arbres isolés, Ps = 0.9 pour la densité moyenne de 3 voisins, et Ps # 0 pour les très fortes densités (figure 132.d). Pour le peuplement initialement agrégé, dans lequel la densité locale est plus élevée, ces paramètres conduisent à une mortalité trop forte, et j'ai utilisé des paramètres plus favorables : R = 5m, α = -3 et β = 0.1. Dans tous les cas, le coefficient NORME est calculé de façon à ce que, pour chaque condition initiale, l'intensité moyenne du processus de mortalité soit de 10%[59].

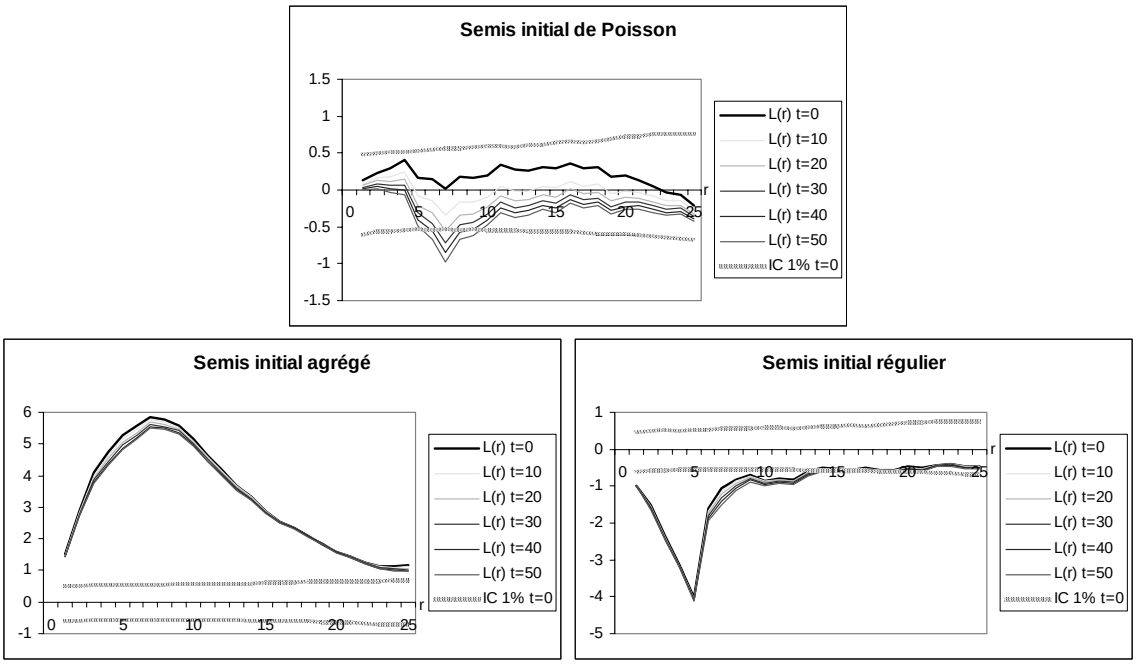


Figure 132.f : Valeurs moyennes successives de la fonction L(r) au cours de simulations d'une mortalité dépendant de la densité, pour 3 peuplements initiaux différents. L'intervalle de confiance (courbe grise) correspond à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire pour l'état initial du peuplement.

La figure (132.f) présente l'évolution moyenne de la fonction L(r), c'est-à-dire de la moyennes des valeurs de L(r) obtenues à partir de 10000 répétitions. Pour le semis initial de Poisson, on note l'apparition au cours du temps d'un pic de régularité pour une distance de 7m, qui résulte de la mortalité préférentielle des arbres les plus proches les uns des autres dans ce voisinage. Dans le cas du peuplement régulier, qui présentait déjà un pic de régularité à 5m, l'évolution par mortalité dépendant de la densité a légèrement amplifié le caractère régulier de la structure spatiale du peuplement, mais n'a pas amené de modification majeure, en particulier la diminution de L(7m) est relativement faible par rapport au pic de régularité déjà existant. Enfin, dans le cas du semis initialement agrégé, la diminution de L(7m) est également faible et n'entraîne qu'une diminution légère du degré d'agrégation : la mortalité totale sur la période de 50 ans n'est pas suffisante pour modifier fortement la structure agrégée initiale...

On peut donc conclure que, sur nos trois exemples, le modèle de mortalité dépendant de la densité amène une structure plus régulière du peuplement, mais que cette modification est moins forte, à mortalité égale, que celle entraînée par le modèle de trouées.

[59] On s'assure d'abord que, pour les paramètres retenus, la probabilité de survie avant normalisation est très proche de 0.9; puis on calcule NORME de façon à ce que la somme, sur tous les arbres, des probabilités de survie individuelles soit égale à 0.9N.

133. L'analyse de la structure spatiale peut-elle nous permettre d'apprendre quelque chose des processus naturels qui la génèrent ?

Dans les sous-chapitres précédents, nous avons vu que la structure spatiale évolue sous l'effet des différents processus naturels, et nous avons essayé de donner des éléments pour relier la structure observée à ces processus. Nous allons maintenant préciser dans quelles limites cette démarche peut être valide.

133.1. Nous posons en réalité un problème d'induction.

La structure spatiale d'un peuplement résulte de la superposition, et de l'interaction entre de nombreux processus naturels à l'échelle de chaque arbre (échelle micro). Ces processus (régénération, croissance, mortalité, etc.) nous intéressent directement puisqu'ils déterminent la dynamique du peuplement que nous souhaitons prédire. Malheureusement, ils sont difficiles à mesurer ou à caractériser. La structure spatiale par contre est assez facile à décrire, et constitue en quelque sorte une variable de l'échelle macro. Il est donc légitime d'essayer de caractériser ces processus naturels indirectement en observant leur effet sur la structure spatiale.

Nous posons donc bien un problème d'induction, c'est-à-dire que nous voulons trouver les causes (les processus) à partir des effets (la structure).

133.2. Les questions d'induction sont délicates.

La recherche des causes à partir des effets prend l'ordre logique à rebrousse poil, et soulève de nombreuses difficultés.

- Dans notre cas, nous devons en particulier faire face à une forte sous-détermination : des structures similaires peuvent correspondre à des fonctionnements très différents des écosystèmes (figure 133.a), c'est-à-dire que différentes causes peuvent avoir les mêmes effets. Ainsi comment savoir, sur une parcelle donnée où on observe une régularisation de la structure spatiale, si celle-ci provient principalement de la sylviculture, de la compétition pour la lumière, ou de la compétition pour l'eau ? Dans de telles conditions, une induction directe est bien sûr impossible.

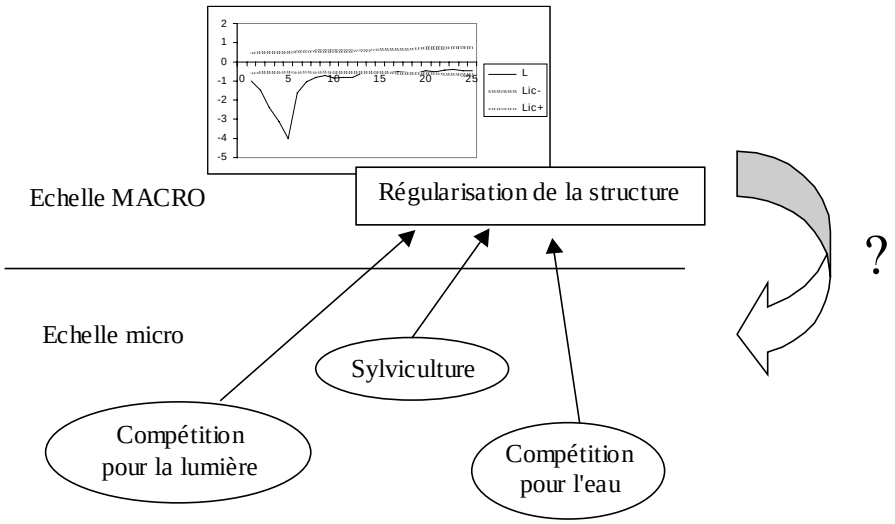


Figure 133.a : Plusieurs processus peuvent entraîner une même structure spatiale...

- De plus la notion même de causalité est délicate pour des systèmes biologiques (Begon *et al.*, 1990, p.66) : nous avons vu par exemple que si les processus influencent effectivement la structure, celle-ci modifie également en retour le fonctionnement de l'écosystème.

133.3. Pour dépasser ce problème, on peut utiliser des modèles dynamiques justifiés par des hypothèses écologiques.

Pour lever une sous-détermination, il faut en général apporter des données supplémentaires.
Le passage de données statiques (description de la structure à une date fixée) à des données dynamiques d'évolution de la structure peut par exemple, dans certains cas, permettre de caractériser les processus (Rathbun & Cressie, 1994).
Pour les problèmes forestiers, ces données supplémentaires peuvent également provenir des connaissances écologiques ou historiques sur le système étudié. Ainsi, sur un site particulier et selon les espèces présentes, on peut savoir si la compétition est plus ou moins forte pour la lumière ou pour l'eau, ou quelle sylviculture a été réalisée.

Dans tous les cas ces connaissances permettent de préciser les hypothèses de fonctionnement, et donc de construire un modèle, représentation certes simplifiée de la réalité, mais suffisant pour que son comportement puisse lever, au moins en partie, la sous-détermination. Les données réelles peuvent ensuite servir à ajuster ou à évaluer le modèle (Vanclay & Skovsgaard, 1997). Nous rejoignons donc en ce sens l'approche de Legay (1973) : les modèles ne sont pas seulement des outils de prédiction, ils sont aussi et avant tout des instruments de mesure sur un réel complexe, et peuvent aussi bien servir à préciser la valeur d'un paramètre qu'à comparer différentes hypothèses de fonctionnement. Cette utilisation n'est toutefois possible que lorsque les systèmes sont déjà bien décrits et compris, de telle sorte que les modèles permettent de poser les bonnes questions aux données.

Dans les deux chapitres suivants, je propose quelques applications dans ce sens : tout d'abord un exemple d'évaluation de modèles d'éclaircie-mortalité par la structure spatiale (chapitre 14), puis un exemple d'ajustement de processus spatial de mortalité (chapitre 15). Pour ces deux applications la fonction L(r) sera utilisée comme mesure macroscopique, et nous aidera à préciser nos connaissances sur le fonctionnement des processus de mortalité.

134. Bilan.

Les peuplements forestiers évoluent sous l'effet des différents processus naturels (régénération, croissance et mortalité) et des éclaircies. Dans ce chapitre, nous avons vu comment ces processus modifient également la structure spatiale du peuplement. Selon les cas de figure, celle-ci peut évoluer dans des directions très variées.

Les processus ponctuels et la fonction L(r) peuvent être utilisés pour décrire, modéliser et simuler cette évolution de la structure spatiale des peuplements. Ainsi, parmi les trois modèles proposés, le modèle de mortalité aléatoire ne modifie pas la structure spatiale moyenne des peuplements; le modèle par trouées entraîne l'apparition progressive d'agrégats, et le modèle dépendant de la densité fait évoluer lentement la structure vers la régularité.

Dans l'étude et la modélisation de cette évolution, j'ai été confronté à plusieurs difficultés :

- Les données de suivi temporel de peuplements cartographiés sont malheureusement rares, alors que les échelles de temps de l'évolution de la structure spatiale en forêt sont très grandes.

- L'utilisation de modèles de processus naturels (mortalité, régénération) pour simuler l'évolution de la structure spatiale est très pratique, mais comme pour les peuplements virtuels (cf. 114) il faut prendre garde à ne pas oublier qu'il ne s'agit que de modèles, souvent d'autant plus simplistes que les données sont rares. Dans tous les cas ces modèles doivent être confrontés à la réalité.

- Il est très tentant d'utiliser la structure spatiale pour étudier les processus naturels. Ceci est effectivement possible, à condition de pouvoir faire des hypothèses écologiques fortes sur le système étudié, en s'aidant par exemple de modèles. Hors de ces limites, il faut se méfier des dangers de l'induction.

14. Un exemple d'application à l'évaluation de modèles d'éclaircie-mortalité.

140. Introduction.

Nous avons vu que les processus naturels et les éclaircies modifient au cours du temps la structure du peuplement. Les modèles de régénération, de mortalité ou d'éclaircie modifient eux aussi, souvent sans l'expliciter, la structure des peuplements dont ils simulent l'évolution. Il est donc possible de comparer la structure spatiale modifiée par ces modèles à celle du peuplement réel.

L'objectif de ce chapitre est d'illustrer comment la structure spatiale peut ainsi être utilisée comme critère d'évaluation ou de comparaison de modèles. Je présente pour cela une application à l'évaluation de modèles d'éclaircie-mortalité sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, qui présente l'avantage de contenir des placeaux ayant subi des traitements sylvicoles très variés.

Nous analyserons tout d'abord l'état réel du dispositif de Lamotte-Beuvron (sous-chapitre 141), puis nous construirons différents modèles d'éclaircie-mortalité (sous-chapitre 142), que nous utiliserons en simulation dans le sous-chapitre (143) pour finalement évaluer la capacité des différents modèles à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale.

141. Comment différents modes d'éclaircies ont-elles fait évoluer la structure spatiale dans le dispositif de Lamotte-Beuvron ?

Dans ce premier sous-chapitre, nous allons caractériser, à l'aide de la fonction L(r), l'évolution de la structure spatiale dans différents placeaux du dispositif de Lamotte-Beuvron.

141.1. Le dispositif de Lamotte-Beuvron présente une grande variété de conditions d'éclaircie.

Le dispositif de Lamotte-Beuvron (annexe B2) a été installé en 1965 dans une jeune plantation de pins sylvestres, avec une distance entre arbres de 1.5m (Bouchon, 1977). C'est un carré gréco-latin de 25 placeaux, c'est-à-dire un plan expérimental qui croise 5 modes d'éclaircie et 5 intensités (1 seule répétition). La figure (141.a) précise le plan du dispositif.

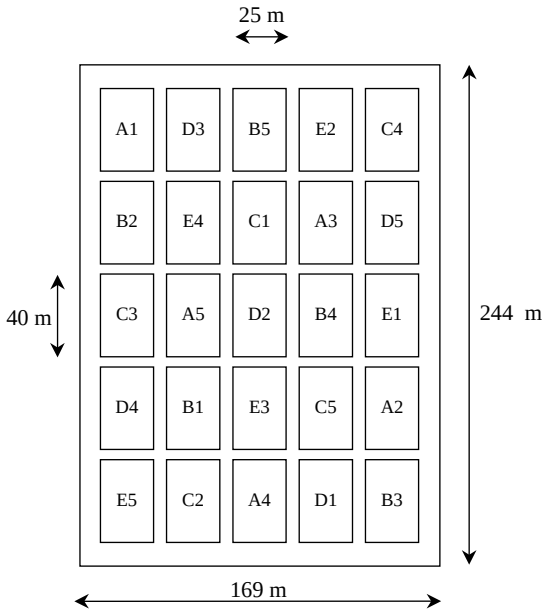


Figure 141.a : Plan du dispositif de Lamotte-Beuvron, d'après Bouchon (1977).

Les différents placeaux sont repérés par une lettre, qui correspond au mode d'éclaircie, et un chiffre qui correspond à une intensité. Les cinq modes d'éclaircie se répartissent comme suit : A : éclaircie par le bas (les arbres dominés) ; B : éclaircie par le haut (les arbres dominant, sauf les arbres d'avenir) ; C : éclaircie au profit des 25 arbres d'avenir choisis en 1965 ; D : éclaircie mixte classique ; E : éclaircie par rangées aléatoires (sauf les arbres d'avenir). Nous utiliserons dans ce chapitre plus particulièrement l'intensité 3, qui sert de référence[60].
Bouchon (1977) a effectué une analyse de variance pour étudier l'impact des intensités et des modes d'éclaicie sur les caractéristiques moyennes du peuplement.

[60] L'intensité 3 suit la table de production de Décourt (1965); les intensités 2, 4 et 5 correspondent respectivement à des éclaircies qui laissent 1.2, 0.8 et 0.7 fois la surface terrière de référence. L'intensité 1, initialement témoin, a été éclaircie à partir de 1983 de façon à laisser 1.3 fois la surface terrière de référence.

141.2. La structure spatiale des placeaux est relativement variable.

Lors de l'installation du dispositif, dans une plantation homogène, la structure spatiale des différents placeaux était à peu près régulière. La figure (141.b) présente une simulation de ce que pourrait être la fonction L(r) du peuplement lors de la plantation en 1948[61].

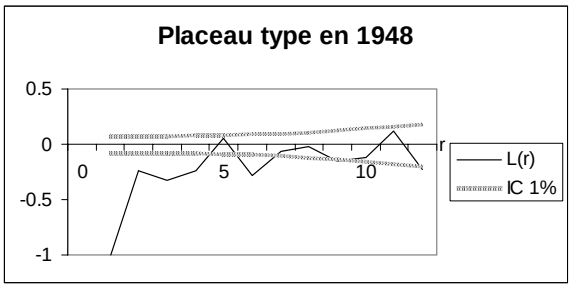


Figure 141.b : Fonction L(r) calculée sur un peuplement virtuel supposé correspondre à l'état initial de la structure spatiale du peuplement lors de la plantation, en 1948.

La position détaillée des arbres a été relevée en 1979, qui sera donc l'année de départ des analyses de structure spatiale. A cette époque, 7 éclaircies avaient déjà été réalisées dans le peuplement suivant le protocole expérimental, si bien que les premières courbes de structure spatiale rendent déjà compte des différences de traitement sylvicole.

La figure (141.c) présente les fonctions L(r) calculées en 1979, 1988 et 1997 pour 5 placeaux représentatifs des différents modes d'éclaircie : A3 (106 arbres en 1979), B3 (157 arbres), C3 (153 arbres), D3 (116 arbres) et E3 (152 arbres). L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire calculée pour le placeau en 1979.

- Dans tous les placeaux, on retrouve une régularité pour la distance 1m, qui correspond en fait à l'espacement entre arbres de 1.5m lors de la plantation.

- Pour les distances suivantes, on peut noter la relative diversité des structures des différents placeaux qui reflète les différences de traitements sylvicoles, et ce dès 1979. On retrouve en particulier certaines évolutions classiques mentionnées au paragraphe (131.4) : pour le placeau D3 (éclaircie mixte classique), les éclaircies successives entraînent effectivement la régularisation de la structure spatiale (valeurs négatives de L(r) jusqu'à 4m en 1979 puis 10m en 1997). Pour le placeau C3, les éclaircies au profit d'arbres d'avenir ont formé, dans un premier temps (jusqu'en 1988) une structure plutôt agrégée (valeurs positives de L(r) à 5m).

- Néanmoins l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle est relativement large, ce qui est dû au faible effectif et à la petite taille des placeaux. Les analyses spatiales sont donc d'autant moins discriminantes.

[61] J'ai pour cela simulé une maille régulière légèrement bruitée correspondant à une plantation à 1.5m.

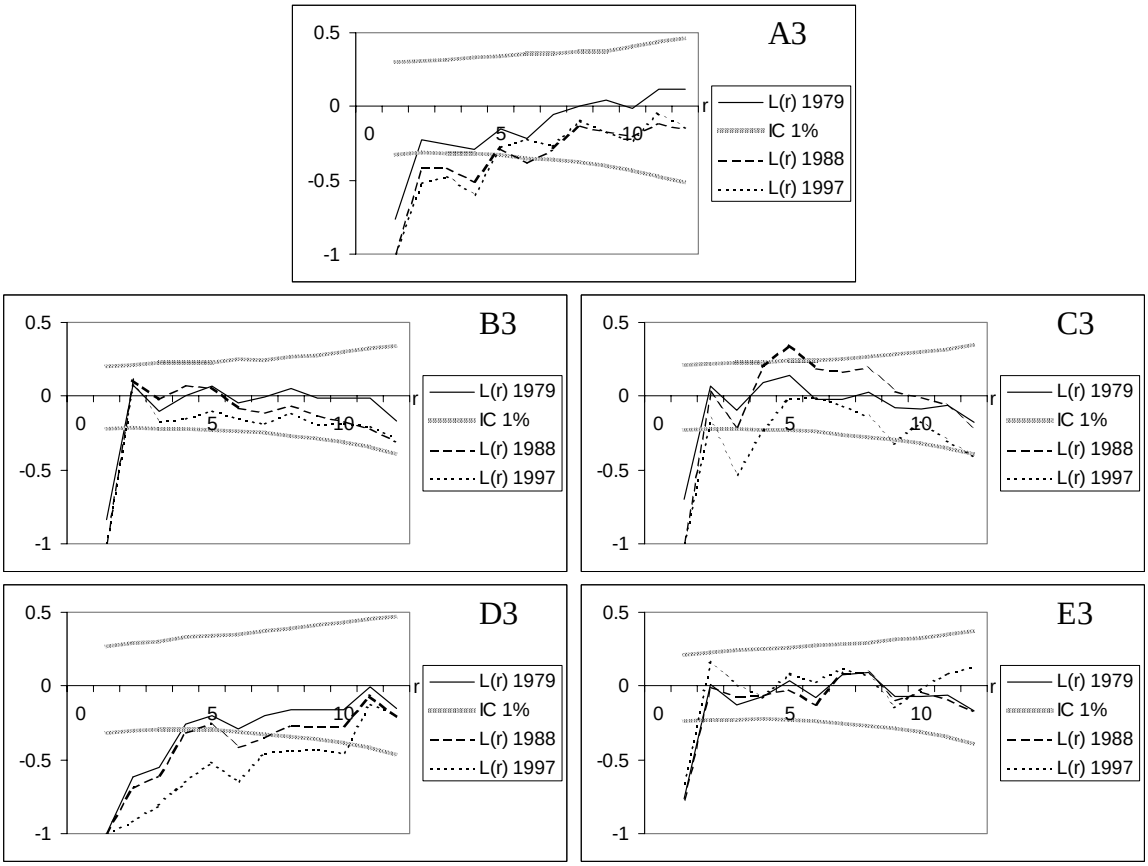


Figure 141.c : Fonctions L(r) calculées pour trois dates successives (1979, 1988, 1997) sur 5 placeaux représentatifs du dispositif de Lamotte-Beuvron. Les intervalles de confiance correspondent à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire en 1979.

Sur ce dispositif, on pourrait également envisager d'effectuer une analyse de variance sur la structure spatiale des différents placeaux (Diggle *et al.*, 1991; Mugglestone, com. pers.). Il faudrait pour cela analyser dans un premier temps les distances caractéristiques de la structure spatiale de chaque placeau, qui doivent *a priori* varier avec l'intensité des éclaircies, puis les valeurs des fonctions L(r) à ces différentes distances.

142. Comment modéliser simplement ces éclaircies ?

Nous avons vu au sous-chapitre (132) comment des processus ponctuels pouvaient modéliser les processus d'évolution de la structure, et en particulier la mortalité. Dans ce sous-chapitre, nous allons construire 3 processus ponctuels simples susceptibles de modéliser l'évolution des différents placeaux par les éclaircies et la mortalité naturelle.

142.1. Je propose des modèles d'éclaircie-mortalité inspirés des modèles présentés au sous-chapitre (132).

Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, issu de plantation et âgé de 50 ans en 1997, la régénération ne s'est pas encore manifestée. L'évolution de la structure spatiale est donc uniquement due aux éclaircies, et à une faible mortalité naturelle. Je propose donc de construire, pour rendre compte de cette évolution, des modèles d'éclaircie-mortalité très simples qui, pour correspondre à notre hypothèse de représentation, ne tiennent compte que de la position des arbres. J'ai pour cela utilisé les trois modèles de mortalité présentés dans le sous-chapitre (132). Comme la mortalité naturelle est faible sur ces placeaux, ces modèles d'éclaircie-mortalité sont en fait presque des modèles d'éclaircie.

- Pour les modalités A (éclaircie par le bas), B (éclaircie par le haut) et D (éclaircie mixte classique), si on ne tient compte que de la modification de la position des arbres, on peut faire l'hypothèse intuitive que les arbres éclaircis et les arbres morts naturellement sont répartis aléatoirement dans le peuplement, avec toutefois une intensité d'éclaircie plus forte dans les zones plus denses[62]. On s'attend donc à ce que les modèles d'éclaircie-mortalité aléatoire et dépendant de la densité aient un comportement satisfaisant.

- Pour la modalité C (éclaircie au profit d'arbres d'avenir), on s'attend par contre à des éclaircies concentrées dans des zones précises autour des arbres d'avenir, qui pourraient être mieux modélisées par un modèle proche du modèle de mortalité par trouées construit au paragraphe (132.3).

- Enfin, pour la modalité E (éclaircie par ligne), aucun des trois modèles simples précédents ne semble *a priori* adapté.

Pour tester ces hypothèses, et donc d'une certaine façon évaluer la capacité des trois modèles retenus à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale, je les ai utilisés en simulations (sous-chapitre 143) après avoir estimé leurs paramètres sur les données des différents placeaux A3, B3, C3, D3 et E3 présentées au sous-chapitre (141), pour les deux périodes de 9 ans situées entre les trois campagnes de mesure de 1979, 1988 et 1997. Par analogie avec les modèles de mortalité du chapitre (13), j'appellerai probabilité de survie, notée Ps, l'espérance pour un arbre de survivre à la fois à la mortalité naturelle et aux éclaircies pendant la période considérée.

Ces modèles d'éclaircie-mortalité sont des exemples volontairement simples, choisis pour illustrer l'intérêt de la structure spatiale pour évaluer des modèles. La modélisation des éclaircies ou de la mortalité est un domaine de recherche à part entière, et les modèles de la bibliographie sont à la fois plus complexes et plus performants, que ce soit des modèles

[62] Un modèle plus réaliste d'éclaircie par le bas ou par le haut devrait bien sûr tenir compte de la taille des arbres ; dans ce cas les modèle d'éclaircie-mortalité aléatoire ou dépendant de la densité ne seraient plus pertinents. Toutefois, dans cette première partie notre hypothèse de représentation des peuplements ne nous permet pas de tenir compte de la taille, si bien que ces deux modèles ne peuvent être écartés *a priori*.

empiriques (Kahn, 1995; Bi & Turvey, 1996; Amateis *et al.*, 1997; Batista & Maguire, 1998) ou des modèles plus théoriques (Diggle, 1976; Rathbun & Cressie, 1994; Pierrat *et al.*, soumis).

142.2. Nous définissons un premier modèle d'éclaircie-mortalité aléatoire.

Pour ce modèle aléatoire, je propose d'utiliser un processus ponctuel d'éclaircie aléatoire similaire à celui défini au paragraphe (132.2). Afin de pouvoir comparer les réalisations de ce processus à l'unique mesure du peuplement réel, la probabilité de survie est définie, pour chaque période et chaque placeau, en fonction du nombre d'arbres ayant survécu à la fois à la mortalité naturelle et aux éclaircies. Les effectifs en 1979, 1988 et 1997 dans les 4 placeaux étudiés, ainsi que les probabilités de survie correspondantes que j'ai utilisées comme paramètres pour ce modèle figurent dans le tableau (142.a).

	1979	1988	1997	Ps 79-88	Ps 88-97
A3	106	75	54	0.71	0.72
B3	157	102	77	0.65	0.75
C3	153	113	76	0.74	0.67
D3	116	93	66	0.80	0.71
E3	152	111	74	0.73	0.67

Tableau 142.a : Effectif de quelques placeaux du dispositif de Lamotte-Beuvron en 1979, 1988 et 1997, et probabilité de survie pendant les deux intervalles.

142.3. Pour le modèle dépendant de la densité nous utilisons de nouveau la fonction logistique.

Pour l'application aux données de Lamotte-Beuvron, on peut modifier légèrement le modèle dépendant de la densité défini au paragraphe (132.4). En effet cette fois il s'agit d'ajuster le modèle sur des données réelles, donc le coefficient de normalisation NORME n'est plus nécessaire. La probabilité de survie Ps d'un arbre s'écrit donc :

Equation 142.b : $$Ps = \frac{1}{1+e^{\alpha+\beta*n(R)}}$$ où n(R) est le nombre de voisins à distance R de l'arbre.

ou encore :

Equation 142.c : $$Logit(Ps) = Log(\frac{Ps}{1-Ps}) = -\alpha - \beta * n(R)$$

Pour estimer les paramètres α et β, j'ai utilisé la procédure PROC LOGISTIC du logiciel SAS avec la fonction de lien LOGIT, sur un tableau de données comprenant, pour chaque arbre, son état final (mort[63] ou survivant) et son nombre de voisins à différentes distances R=2, 4, 6, 8, 10, et 12m. Pour chaque placeau j'ai retenu la distance R correspondant au modèle le plus significatif[64].

[63] De mortalité naturelle, ou éclairci.

[64] En toute rigueur, il aurait fallu tester le critère de structure spatiale sur tous les modèles, et pas seulement sur le plus significatif. Pour ce travail exploratoire, j'ai toutefois choisi de me limiter à un seul modèle par placeau pour limiter la quantité de simulations.

La procédure LOGISTIC de SAS estime les paramètres du modèle par la méthode du maximum de vraisemblance. Le tableau (142.d) résume les résultats de ces estimations. La qualité du modèle est évaluée par la différence de vraisemblance obtenue pour ce modèle et pour un modèle d'éclaircie-mortalité complètement aléatoire[65]. Notons toutefois que cette probabilité ne donne aucune information sur la capacité du modèle à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale : c'est un autre critère d'évaluation, qui ne concerne que l'adéquation du modèle d'éclaircie-mortalité aux données individuelles observées.

	R_0	α	β	P	
A3 de 79 à 88	4m	-2.2	0.28	0.01	*
A3 de 88 à 97	2m	-1.3	0.56	0.09	NS
B3 de 79 à 88	4m	0.12	-0.09	0.13	NS
B3 de 88 à 97	4m	-2.42	0.23	0.02	*
C3 de 79 à 88	6m	0.42	-0.088	0.017	*
C3 de 88 à 97	4m	-1.59	0.13	0.03	*
D3 de 79 à 88	2m	-1.57	0.24	0.45	NS
D3 de 88 à 97	4m	-1.64	0.18	0.18	NS
E3 de 79 à 88	6m	-2.12	0.066	0.22	NS
E3 de 88 à 97	4m	-1.45	0.14	0.13	NS

Tableau 142.d : valeurs des paramètres du modèle pour différents placeaux et différentes périodes.

Il est étonnant de remarquer que pour les modalités A, B et D le modèle logistique ne donne pas toujours de bons résultats en terme de prédiction des arbres survivants : dans 4 cas sur 6 il n'est pas significativement meilleur qu'un simple modèle aléatoire. Cela signifie que la densité locale autour d'un arbre n'est pas un bon indicateur du choix de l'éclaircie dans le cas de ce type de modèle... En réalité ce résultat n'est pas étonnant : même si dans les zones denses le forestier va marteler plus d'arbres, il en laissera certains, et le choix des survivants ne se fait pas sur des critères de densité locale, mais sur des critères de taille ou de qualité, qui ne sont pas pris en compte dans ce modèle. Nous verrons par contre au paragraphe (143.6) que, même lorsque ce modèle n'est pas meilleur qu'un modèle aléatoire pour prédire quels sont les arbres survivants, il peut dans certains cas être plus performant sur le critère de l'évolution de la structure spatiale.

On peut en outre remarquer le comportement particulier du placeau C3 entre 1979 et 1988, qui présente un modèle logistique significatif mais inversé, c'est-à-dire pour lequel la probabilité de survie est d'autant plus forte que la densité est élevée. Ce résultat n'est pas en contradiction avec la spécificité des éclaircies au profit d'arbres d'avenir : si la majorité des arbres éclaircis sont les voisins des arbres d'avenir, on peut supposer qu'il reste, entre ces arbres, des zones peu éclaircies, plus denses, dans lesquelles les arbres ont une probabilité de survie plus forte.

142.4. Nous construisons un modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir à partir du modèle de mortalité par trouées.

Effectuer une éclaircie au profit d'un arbre d'avenir, c'est d'une certaine façon enlever préférentiellement les arbres à une certaine distance d'arbres choisis à l'avance. Je propose donc de reprendre le modèle de trouées (cf. 132.3), mais avec cette fois un semis père constitué des 25 arbres d'avenir réels de chaque placeau du dispositif de Lamotte-Beuvron :

[65] Cette différence de vraisemblance est mesurée par la probabilité d'obtenir un Chi² comparable à celui des données.

pour un rayon R donné, la zone d'éclaircie correspond aux différents disques de rayon R autour des arbres d'avenir (figure 142.e). Comme au paragraphe (132.3), la probabilité de survie des arbres de cette zone est calculée de façon à ce que la mortalité moyenne corresponde au nombre d'arbres effectivement morts (de mortalité naturelle ou par les éclaircies) dans le placeau au cours de la période considérée[66].
Pour chaque placette et chaque période, j'ai effectué les simulations pour trois valeurs de R : 3, 4 et 5m, qui correspondent à l'ordre de grandeur du double de la distance moyenne entre deux arbres des placeaux. Le tableau (142.f) récapitule, pour chaque simulation, la probabilité de survie correspondante dans la zone autour des arbres d'avenir.

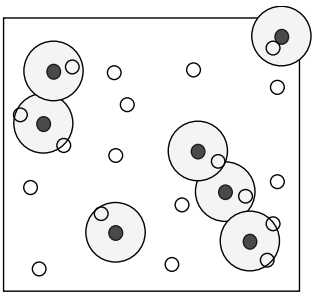


Figure 142.e : Exemple d'un placeau avec les arbres d'avenir (gris foncé) et la zone d'éclaircie (gris clair).

	Ps pour R=3m	Ps pour R=4m	Ps pour R=5m
A3 de 79 à 88	0.31	0.48	0.56
A3 de 88 à 97	0.16	0.42	0.51
B3 de 79 à 88	0.17	0.42	0.52
B3 de 88 à 97	0.32	0.54	0.60
C3 de 79 à 88	impossible	0.44	0.62
C3 de 88 à 97	impossible	0.18	0.46
D3 de 79 à 88	0.32	0.65	0.71
D3 de 88 à 97	impossible	0.44	0.56
E3 de 79 à 88	0.43	0.58	0.65
E3 de 88 à 97	0.20	0.44	0.53

Tableau 142.f : Paramètres retenus pour les simulations d'un modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir, pour différents placeaux et différentes périodes. La mention "impossible" correspond au cas où le rayon est trop petit pour pouvoir simuler le nombre d'arbres morts (de mortalité naturelle ou par les éclaircies) observé.

[66] On néglige en particulier dans ce modèle les phénomènes de mortalité naturelle qui pourraient toucher des arbres hors de cette zone. Cette approximation est acceptable parce que sur ces placeaux la mortalité naturelle est faible devant le nombre d'arbres éclaircis.

143. La structure spatiale, critère d'évaluation.

Nous avons défini, dans le sous-chapitre précédent, trois types de modèles d'éclaircie-mortalité susceptibles de représenter les processus d'éclaircie et de mortalité pour les différents placeaux du dispositif expérimental de Lamotte-Beuvron. Nous allons maintenant évaluer leur capacité à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale des peuplements après éclaircie.

143.1. La structure spatiale peut servir de critère d'évaluation des modèles d'éclaircie-mortalité précédemment définis.

Les modèles d'éclaircie-mortalité modifient la structure spatiale des peuplements en supprimant un nombre important de points du semis. Il est donc possible de comparer la structure spatiale des peuplements après une éclaircie-mortalité virtuelle simulée par ces modèles, à la structure spatiale des peuplements réels après éclaircie. Dans ce cas, la structure spatiale est un critère d'évaluation des modèles d'éclaircie-mortalité (Kenkel, 1988; Picard, 1999).

Pour évaluer ainsi la capacité d'un modèle d'éclaircie-mortalité à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale, j'ai utilisé la fonction L(r) du peuplement après éclaircie. Les modèles étant stochastiques, les résultats varient légèrement d'une simulation à l'autre. J'ai donc calculé pour chaque r un intervalle de confiance local pour les valeurs de L(r) calculées après simulation d'une éclaircie-mortalité virtuelle à partir de l'état initial réel du peuplement[67]. Pour cela, comme au paragraphe (123.1), j'ai utilisé 10000 simulations et un risque α=1%. Les routines de simulation et de calcul de ces intervalles de confiance ont été implémentées en langage C (annexe D3).

Cet intervalle de confiance local, calculé pour un modèle donné, ne peut pas en toute rigueur être utilisé comme test[68] (cf. 123.2). Il permet toutefois d'évaluer le modèle sur un critère de structure spatiale, et surtout de comparer la performance de différents modèles sur leur capacité à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale. Ainsi, si pour un premier modèle la fonction L(r) calculée sur le peuplement réel après éclaircie est à l'extérieur de cet intervalle de confiance, on peut conclure que ce modèle ne rend pas bien compte de l'évolution de la structure spatiale à la distance r considérée. Si par contre pour un deuxième modèle la fonction L(r) est à l'intérieur de l'intervalle de confiance, on pourra conclure que ce modèle est plus pertinent par rapport au critère de structure spatiale.
Toutefois, sur ces simulations, l'intervalle de confiance est relativement large, à cause du faible effectif dans les placeaux, si bien que les résultats ne sont pas très discriminants.

143.2. De 1979 à 1988, sur le placeau A3, le modèle aléatoire est suffisant pour rendre compte de l'évolution de la structure.

Partant du placeau A3 en 1979 (106 arbres), j'ai effectué 10000 simulations du modèle d'éclaircie-mortalité aléatoire avec une probabilité de survie Ps=0.71, qui correspond aux 75 arbres survivants en 1988. L'intervalle de confiance ainsi calculé pour la fonction L(r) est présenté en figure (143.a) avec les fonctions L(r) réelles en 1979 et 1988. La fonction L(r)

---

[67] Il s'agit en fait de la même démarche qu'au paragraphe (123.1), mais avec cette fois une hypothèse nulle différente de l'hypothèse de répartition complètement aléatoire.
[68] Voir Yoccoz (1999) pour une réflexion sur l'utilisation abusive des tests statistiques.

réelle en 1988 est à l'intérieur de l'intervalle de confiance, ce qui signifie que, pour cette période, l'hypothèse de répartition aléatoire des arbres morts est satisfaisante.

Au paragraphe (132.2), nous avons vu qu'une mortalité aléatoire ne modifiait pas, en moyenne, la structure spatiale d'un peuplement. Ce premier résultat nous permet donc également de conclure que la structure spatiale du placeau A1 en 1988 n'est pas significativement différente de celle en 1979. On peut toutefois noter que pour certaines distances la courbe L(r) réelle est assez proche des limites de l'intervalle de confiance : le modèle aléatoire est suffisant, mais pas très performant pour rendre compte de l'évolution de la structure spatiale sur le placeau A3 entre 1979 et 1988.

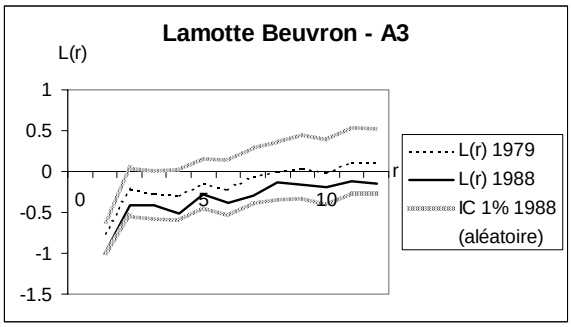


Figure 143.a : Intervalle de confiance pour la fonction L(r) du placeau A3 après simulation d'une éclaircie-mortalité aléatoire entre 1979 et 1988. La courbe en trait plein correspond à la valeur de L(r) calculée sur le peuplement réel après éclaircie.

143.3. Toujours sur ce cas particulier, le modèle dépendant de la densité donne des résultats plus satisfaisants.

Pour comparer le modèle aléatoire au modèle dépendant de la densité défini au paragraphe (142.3), j'ai calculé un nouvel intervalle de confiance pour L(r), à partir de 10000 simulations d'éclaircie-mortalité par ce modèle, calé sur les données réelles d'évolution du placeau (tableau 142.d et équation 143.b).

Equation 143.b : $$Ps = \frac{1}{1+e^{-2.2+0.28*n(4m)}}$$ où n(4m) est le nombre de voisins à moins de 4m.

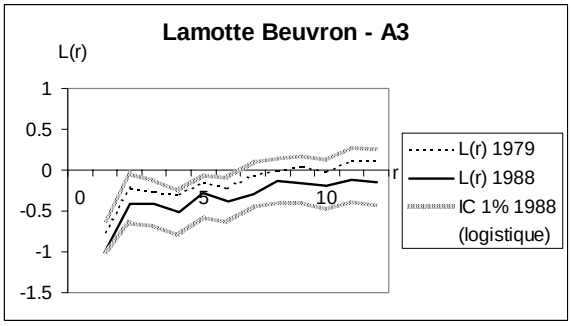


Figure 143.c : Intervalle de confiance pour la fonction L(r) du placeau A3 après simulation d'une éclaircie-mortalité dépendant de la densité de 1979 à 1988. La courbe en trait plein correspond à la valeur de L(r) calculée sur le peuplement réel après éclaircie.

La figure (143.c) présente le résultat des simulations. La courbe L(r) réelle en 1988 est toujours à l'intérieur de l'intervalle de confiance : le modèle dépendant de la densité (143.b) est également capable de rendre compte de l'évolution de la structure spatiale lors de l'éclaircie. D'autre part, cette fois la courbe L(r) reste éloignée des limites de l'intervalle de

confiance à toutes les distances, ce qui nous permet d'émettre l'hypothèse que, sur le critère de l'évolution de la structure spatiale, le modèle d'éclaircie-mortalité dépendant de la densité est plus pertinent que le modèle aléatoire.

143.4. Sur cet exemple les modèles d'éclaircie-mortalité au profit d'arbres d'avenir ne sont pas performants.

Pour comparer ces deux modèles au modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir défini au paragraphe (142.4), j'ai calculé pour les trois valeurs de R (3, 4 et 5m) un nouvel intervalle de confiance pour L(r), à partir de 10000 simulations d'éclaircie-mortalité au profit des 25 arbres d'avenirs du placeau A3. La figure (143.d) présente les résultats de ces simulations. Pour le rayon R=3m, la fonction L(r) réelle après éclaircie sort de l'intervalle de confiance aux courtes distances : le modèle d'éclaircie-mortalité correspondant n'est pas satisfaisant. Pour R=4m et R=5m, les résultats sont assez proches : la fonction L(r) réelle reste dans les intervalles de confiance, mais relativement près des limites pour certaines distances. Comme pour le modèle aléatoire, ces modèles sont satisfaisants, mais ne sont pas très performants.

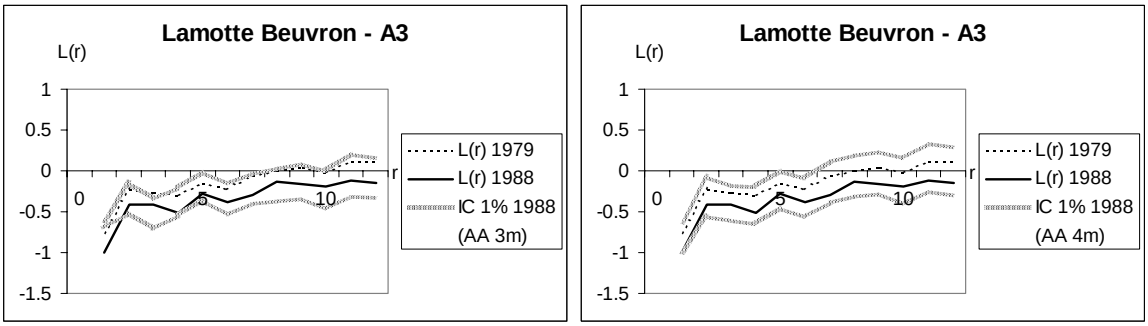


Figure 143.d : Intervalles de confiance pour la fonction L(r) du placeau A3 après simulation d'une éclaircie-mortalité au profit d'arbres d'avenirs de 1979 à 1988, pour des rayons de 3 et 4 m. La courbe en trait plein correspond à la valeur de L(r) calculée sur le peuplement réel après éclaircie.

Finalement, pour le placeau A3 entre 1979 et 1988, sur le critère de structure spatiale, le modèle d'éclaircie-mortalité dépendant de la densité est plus pertinent que le modèle aléatoire, qui est assez équivalent aux modèles d'éclaircie-mortalité au profit d'arbres d'avenir avec un rayon de 4 et 5m ; et le modèle d'éclaircie-mortalité au profit d'arbres d'avenir avec un rayon de 3m n'est pas satisfaisant.

143.5. Nous reprenons la même analyse sur les placeaux A3, B3, D3, C3 et E3.

Pour chaque placeau, chaque période et pour chaque modèle, j'ai construit un intervalle de confiance pour la fonction L(r) obtenue avec 10000 simulations d'éclaircie-mortalité, et j'ai comparé ces intervalles de confiance à la courbe L(r) réelle en fin de période. Le tableau récapitulatif (143.e) résume les résultats obtenus (en terme de position de la courbe L(r) réelle par rapport à l'intervalle de confiance calculé). Il permet de conclure sur la capacité des différents modèles à rendre compte de l'évolution de la structure spatiale dans les différents placeaux de Lamotte-Beuvron, et donc de revenir sur notre hypothèse intuitive formulée au paragraphe (143.1).

- Pour les placeaux A3 (éclaircie par le bas) et B3 (éclaircie par le haut), le modèle aléatoire est suffisant pour expliquer l'évolution de la structure spatiale, mais pas toujours performant. Sur la période 79-88 pour A3, et sur la période 88-97 pour B3, le modèle

dépendant de la densité donne de meilleurs résultats. Dans les deux autres cas, pour lesquels justement le modèle logistique n'était pas significativement différent du modèle aléatoire (cf. 142.3), l'intervalle de confiance des deux modèles est similaire. Finalement, pour ces deux placeaux il y a concordance entre le critère de structure spatiale et le critère de prédiction individuelle des arbres survivants.
Toujours sur ces placeaux, le modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir est moins performant. Notre hypothèse intuitive (cf. 142.1) est donc partiellement vérifiée : les modèles aléatoires et dépendant de la densité sont satisfaisants sur ces deux placeaux. On peut donc émettre l'hypothèse que les valeurs des variables utilisées pour la sélection des arbres à marteler (et en particulier la taille) sont réparties de façon relativement aléatoire dans le peuplement.

	aléatoire	dépendant de la densité		arbres d'avenir		
		R		R=3m	R=4m	R=5m
A3 de 79 à 88	+	4m	+++	---	+	+
A3 de 88 à 97	+++	2m	+++ (id)	---	-	+
B3 de 79 à 88	+	4m	+ (id)	---	+	+ (id)
B3 de 88 à 97	+	4m	+++	---	+	+ (id)
C3 de 79 à 88	+	6m	-	impossible	---	---
C3 de 88 à 97	---	4m	+++	impossible	---	+
D3 de 79 à 88	+	2m	+ (id)	---	-	+
D3 de 88 à 97	---	4m	+	impossible	-	+
E3 de 79 à 88	+++	6m	+++	---	+	+
E3 de 88 à 97	+++	4m	+	---	---	---

Tableau 143.e : Pertinence des différents modèles d'éclaircie-mortalité par rapport à l'évolution de la structure spatiale : +++ signifie que la courbe L(r) réelle est bien au milieu des bornes de l'intervalle de confiance ; + qu'elle est à l'intérieure mais près d'un bord ; - signifie qu'elle sort de l'intervalle de confiance en un point ; --- qu'elle sort en plusieurs points. La mention (id) correspond au cas où l'intervalle de confiance est semblable à celui du modèle aléatoire. La mention "impossible" correspond au cas où le rayon est trop petit pour pouvoir simuler le nombre d'arbres morts (de mortalité naturelle ou par les éclaircies) observé.

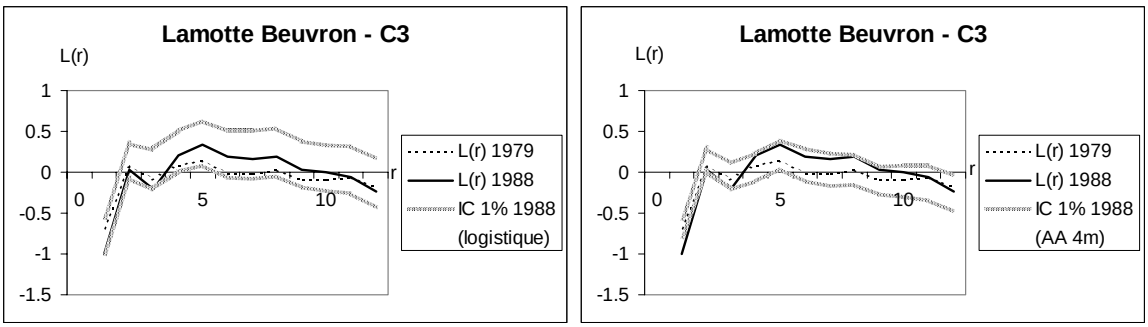


Figure 143.f : Quelques résultats des simulations d'éclaircie-mortalité sur le placeau C3 entre 1979 et 1988.

- Le placeau C3 (éclaircie au profit des arbres d'avenir) suit une évolution de structure très particulière difficile à modéliser. Aucun modèle ne parvient à rendre compte de façon satisfaisante de l'apparition d'une structure légèrement agrégée entre 1979 et 1988 (figure 143.f). L'échec du modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir est assez étonnant puisqu'il est construit à partir du modèle de mortalité par trouées (cf. 132.3). La difficulté à modéliser l'apparition d'une structure agrégée pourrait être due au grand nombre d'arbres d'avenir : pour R assez grand, la zone d'éclaircie couvre une forte proportion du domaine d'étude, et les arbres éclaircis sont en fait répartis de façon diffuse dans le peuplement. Pour la période 1988-1997 par contre, le modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir, ainsi que le modèle dépendant de la densité donnent des résultats à peu près satisfaisants pour modéliser la nouvelle décroissance de L(r) (figure

143.g). Notre hypothèse intuitive est donc partiellement mise en défaut : il serait nécessaire, pour ce type d'éclaircie, de proposer un modèle plus complexe, avec par exemple deux mécanismes : une éclaircie forte près des arbres d'avenir et une éclaircie plus faible, diffuse, dans le reste du peuplement.

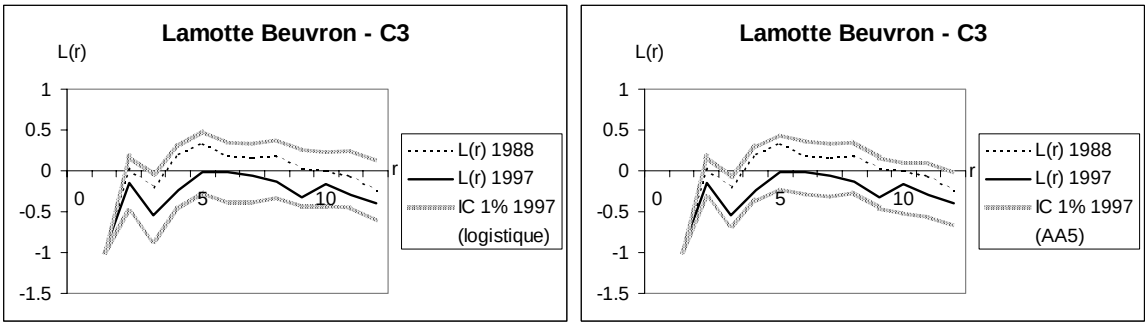


Figure 143.g : Quelques résultats des simulations d'éclaircie-mortalité sur le placeau C3 entre 1988 et 1997.

- Pour le placeau D3 (éclaircie mixte classique), aucun des trois modèles testés ne donne de résultats vraiment satisfaisants en terme de structure spatiale. Le modèle d'éclaircie-mortalité aléatoire serait suffisant entre 1979 et 1988, mais pas entre 1988 et 1997 ; par contre le modèle dépendant de la densité pour des petits voisinages (2 et 4m) serait assez bien adapté pour les deux périodes. On peut remarquer que, si de 1979 à 1988 le modèle dépendant de la densité donne le même résultat que le modèle aléatoire, ce n'est plus le cas de 1988 à 1997 (figure 143.h), où pourtant le modèle logistique n'est pas significativement différent du modèle aléatoire (cf. 142.3). Bien que la différence soit légère, il s'agit d'un cas où le critère de structure spatiale et le critère de prédiction de la survie individuelle ne concordent pas. Ceci signifie que ce modèle est plus pertinent pour rendre compte de l'évolution de la structure spatiale que pour désigner précisément les arbres qui seront éclaircis.
  Pour ce placeau, nous devons revenir partiellement sur notre hypothèse intuitive : les deux modèles ne sont pas très performants pour rendre compte de l'évolution de la structure spatiale... ceci signifie en particulier que les éclaircies par le bas ou par le haut ont un impact différent, en ce qui concerne la structure spatiale, de celui des éclaircies mixtes classiques.

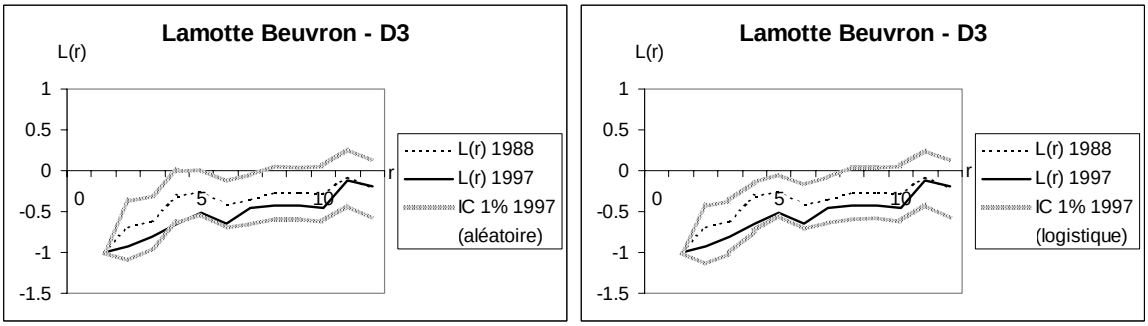


Figure 143.h : Quelques résultats des simulations d'éclaircie-mortalité sur le placeau D3 entre 1988 et 1997.

- Enfin, pour le placeau E3, malgré la forme très particulière des éclaircies en lignes, le modèle aléatoire est tout à fait pertinent pour modéliser l'évolution de la structure spatiale. Le mode d'éclaircie des placeaux E est une éclaircie aléatoire par demi-lignes. Sa spécificité réside donc dans l'anisotropie du traitement. Comme la fonction L(r) ne tient pas compte des anisotropies, il n'est pas étonnant qu'elle ne permette pas de détecter la spécificité de ce mode d'éclaircie. Par contre on peut penser qu'un test d'isotropie permettrait de distinguer ces éclaircies du modèle aléatoire.

Il est intéressant de noter que nous avons également, de 1988 à 1997, un cas où le modèle dépendant de la densité donne un moins bon résultat que le modèle aléatoire (figure 143.i).

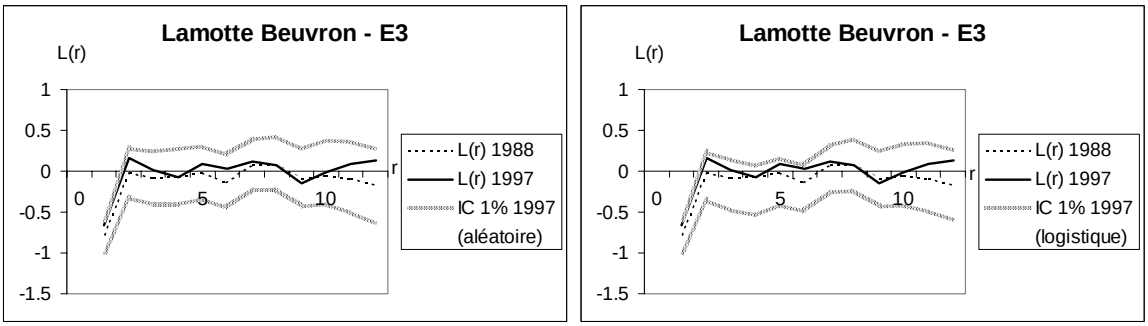


Figure 143.i : Quelques résultats des simulations d'éclaircie-mortalité sur le placeau E3 entre 1988 et 1997.

143.6. Finalement la structure spatiale nous a permis d'évaluer les modèles.

Ces différents exemples d'applications nous donnent quelques éléments de conclusion concernant nos trois modèles d'éclaircie-mortalité.

- Le modèle d'éclaircie-mortalité aléatoire, c'est-à-dire notre hypothèse nulle, a été suffisant, même sans être toujours très performant, dans 8 cas sur les 10 étudiés. Cela signifie en particulier que, pour les périodes considérées, les évolutions de structure spatiale n'ont pas été suffisantes pour être significatives sur des placeaux de petite surface. Il serait souhaitable de comparer ces différents modèles sur des données correspondant à des périodes plus longues et de plus grandes surfaces.

- Le modèle dépendant de la densité est en général plus performant que le modèle aléatoire, ce qui n'est pas étonnant puisqu'il a plus de paramètres, et que le modèle aléatoire est inclus dans la famille des modèles dépendant de la densité (il correspond à $\beta=0$ dans l'équation 142.b).

- Enfin le modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir n'a pas été très concluant. Pour R=3m, il n'est jamais suffisant pour rendre compte de l'évolution de la structure spatiale. Pour R=5m il est presque toujours suffisant, mais ne donne pas de très bons résultats... il s'agit en fait d'un cas où la zone d'éclaircie autour des arbres d'avenir recouvre presque toute la parcelle. Finalement, ce modèle n'est pas adapté à l'éclaircie au profit des arbres d'avenir.

Nous pouvons en outre remarquer, pour chacun des placeaux, une grande différence dans l'évolution de la structure spatiale au cours des deux périodes, si bien que souvent un modèle pertinent dans la première période ne l'est plus dans la deuxième, ce qui semble mettre en évidence une évolution des éclaircies. Par exemple, on peut penser que les premières éclaircies concernent en majorité des arbres malades ou mal conformés, ce qui contraint fortement le travail du forestier, et que pour les éclaircies suivantes il a effectivement plus de liberté dans le choix des arbres à marteler, et donc dans l'expression du mode d'éclaircie. Pour vérifier une telle hypothèse il serait nécessaire d'avoir des données sur les variables qualitatives avec lesquelles le forestier décide de son éclaircie (par exemple la présence de défauts, les fourches, les maladies, etc.). Il serait également intéressant d'étudier l'évolution de la structure spatiale de certains types d'arbres (les plus petits, les dominés, etc.) au cours des éclaircies successives.

144. Bilan.

Nous avons vu dans ce chapitre comment différents modèles d'éclaircie ou de mortalité pouvaient rendre compte de l'évolution de la structure spatiale d'un peuplement, et surtout comment la structure spatiale pouvait être utilisée comme critère pour évaluer ou comparer ces modèles. Nous avons également vu que le processus de mortalité aléatoire pouvait être utilisé pour tester si deux structures spatiales sont significativement différentes.

Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, les différents modèles d'éclaircie-mortalité ont donné des résultats variables pour modéliser l'évolution de la structure spatiale par les différents modes d'éclaircie. Le modèle aléatoire semble plus particulièrement satisfaisant pour les éclaircies par le bas et par le haut (modalités A et B) et pour l'éclaircie par ligne (modalité E). Le modèle dépendant de la densité est satisfaisant dans presque tous les cas. Le modèle d'éclaircie-mortalité au profit d'arbres d'avenirs est assez peu performant ; et les éclaircies au profit d'arbres d'avenirs (modalité C) sont difficiles à modéliser.

Cette application m'a permis de préciser quelques limites dans l'utilisation de la structure spatiale comme critère d'évaluation des modèles :

- J'ai de nouveau été limité, dans les analyses, par le faible effectif et la petite taille des placeaux, qui se traduisent par des intervalles de confiance très larges et donc des tests peu discriminants. Pour une évaluation plus précise des modèles, il serait donc nécessaire d'avoir des données sur des surfaces plus grandes.

- J'ai également été limité dans le choix des modèles à évaluer, par l'hypothèse de représentation du peuplement : pour modéliser correctement la mortalité ou les éclaircies dans un peuplement, il serait nécessaire de pouvoir au moins tenir compte de l'espèce et de la taille des arbres (cf. 142.1). Nous y reviendrons dans la partie II.

- Notons qu'il existe un risque de biais dans ces évaluations si le critère utilisé, ici la structure spatiale, est aussi utilisé pour ajuster le modèle. L'évaluation sera en fait d'autant plus pertinente que la structure spatiale est extérieure au modèle, donc apporte une information nouvelle. Ici en particulier, le modèle de mortalité dépendant de la densité devrait en toute rigueur être calé sur d'autres données. Il y a un autre biais lorsque certains paramètres du modèle sont choisis en fonction des résultats de l'évaluation. C'est le cas en particulier pour le modèle d'éclaircie-mortalité au profit des arbres d'avenir, car j'ai en fait évalué trois modèles, correspondants aux trois valeurs de R, et retenu le meilleur des trois.

- Enfin, il faut rappeler que la structure spatiale n'est qu'un critère d'évaluation parmi d'autres (Vanclay & Skovsgaard, 1997), les différents critères retenus pour évaluer ou comparer des modèles devant être choisis en fonction de l'objectif pour lequel on utilise ces modèles (Legay, 1973). Dans ce sous-chapitre, le modèle dépendant de la densité sur le placeau D3 peut être conservé pour rendre compte de l'évolution de la structure spatiale, mais devrait être rejeté (car la régression est non significative) si on cherche à prédire le devenir individuel des arbres.

15. Comment ajuster un modèle de mortalité sur des données de structure spatiale ?

150. Introduction.

Bien que les processus de mortalité et de régénération modifient grandement la structure spatiale, la plupart des modèles existants ne tiennent pas explicitement compte de la structure, et surtout ne posent pas de contraintes à son évolution. Dans le chapitre (14), nous avons vu comment la structure spatiale pouvait être utilisée comme critère d'évaluation ou de comparaison de tels modèles. Il serait néanmoins plus intéressant encore de pouvoir tenir compte, dès la phase de construction d'un modèle, des contraintes spatiales, et de les utiliser pour ajuster le modèle.

L'objectif de ce sous-chapitre est de montrer comment la structure spatiale peut effectivement être utilisée pour définir et ajuster un modèle de mortalité. Je présente pour cela une application sur la réserve intégrale de la Tillaie réalisée dans le cadre d'une collaboration avec A. Faille et J.Y. Pontailler.

Dans un premier temps (sous-chapitre 151), nous analyserons la structure spatiale des arbres morts dans la réserve de la Tillaie, et nous ajusterons un modèle de structure sur les données réelles des tempêtes de 1967 et 1990 (sous-chapitre 152). Nous construirons ensuite dans le sous-chapitre (153) un modèle de mortalité adapté, qui pourra être interprété en terme d'évolution du peuplement.

151. Quelle est la structure spatiale des arbres morts à la Tillaie ?

Dans ce premier sous-chapitre nous allons faire le point sur les causes de mortalité dans la réserve intégrale de la Tillaie, et décrire la structure spatiale des arbres morts.

151.1. Dans la réserve intégrale de la Tillaie, les tempêtes sont la cause principale de mortalité.

La réserve intégrale de la Tillaie (annexe B3) est une portion de 25 ha de la forêt de Fontainebleau (figure 151.a) qui a subi très peu d'actions sylvicoles depuis au moins 400 ans (Guinier, 1950). En 1953 elle a été classée réserve naturelle intégrale, et plus aucune éclaircie n'y est pratiquée. C'est donc un presque site unique en France[69] dans lequel la dynamique de la forêt s'approche d'une dynamique naturelle (Faille *et al.*, 1984; Lemée, 1990).

Figure 151.a : Situation de la réserve intégrale de la Tillaie, carte IGN 1/25000 "forêt de Fontainebleau".

Pontailler *et al.* (1997) ont étudié plus particulièrement les causes de mortalité dans la réserve, et distinguent deux processus principaux : d'une part une mortalité naturelle relativement faible (en moyenne 1.7 arbres par an), et d'autre part une mortalité due aux tempêtes. Cette dernière cause de mortalité concerne un grand nombre d'arbres (de 100 à 150 arbres à chaque grosse tempête), et semble jouer un rôle important dans la régénération et l'évolution des peuplements.

151.2. Les tempêtes entraînent une mortalité par chablis et l'ouverture de clairières.

Les deux grosses tempêtes les plus récentes, en 1967 et 1990[70], ont pu être précisément observées et étudiées. Les cartographies des positions des arbres morts par chablis ou volis (figure 151.b) illustrent le caractère agrégé de cette mortalité, qui a entraîné l'ouverture de nombreuses clairières. Pontailler *et al.* (1997) ont pu mesurer la surface des trouées en 1967 (2.56 ha soit 7.5% de la surface) et 1990 (2.70 ha soit 7.9%). En outre, pour la tempête de 1990 la surface moyenne des clairières a été estimée à 175m².

---

[69] Il existe seulement une deuxième réserve intégrale similaire, toujours en forêt de Fontainebleau : la réserve intégrale du Gros Fouteau.
[70] Il sera bientôt possible d'étudier aussi celle de décembre 1999.

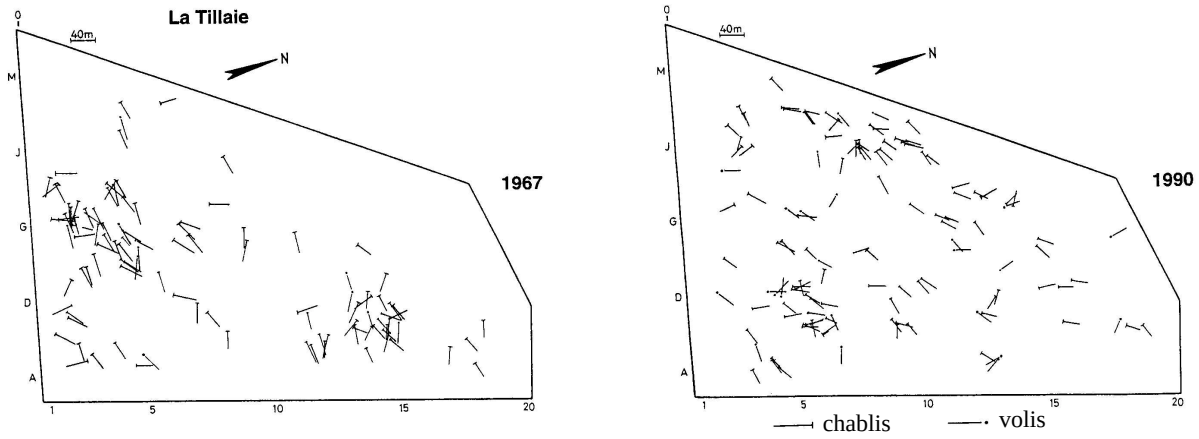


Figure 151.b : Carte des arbres morts lors des tempêtes de 1967 et 1990 (d'après Pontailler *et al.*, 1997).

Ce phénomène d'ouverture de clairières est relativement classique, et a donné lieu à de nombreuses études dans le cadre des "gap models" (voir par exemple la synthèse bibliographique de Moravie, 1995a). En effet, un arbre qui meurt par chablis peut fréquemment entraîner ses voisins dans sa chute. D'autre part l'ouverture d'une trouée dans le couvert crée localement des tourbillons de vent qui peuvent entraîner d'autres chablis (Otto, 1998, p.207).

151.3. La fonction L(r) permet de caractériser la structure agrégée de cette mortalité.

En collaboration avec A. Faille et J.Y. Pontailler, nous avons analysé la structure spatiale des arbres morts pendant les deux tempêtes de 1967 et 1990, en calculant la fonction L(r) séparément pour les deux semis de points correspondants aux arbres morts en 1967 et 1990 (figure 151.c).

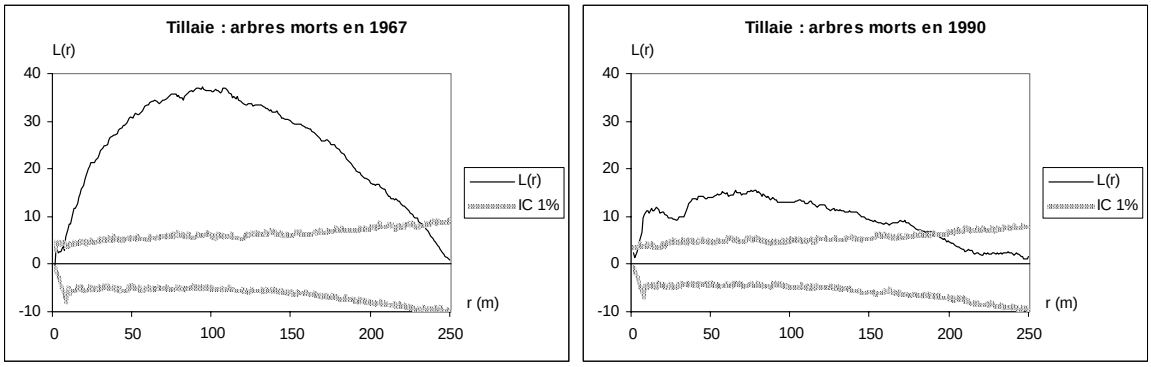


Figure 151.c : Fonction L(r) calculée sur les semis de points des arbres morts lors des tempêtes de 1967 et 1990. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse de répartition complètement aléatoire des points dans le domaine d'étude.

La fonction L(r) présente bien, dans les deux cas, des valeurs positives et supérieures à l'intervalle de confiance pour des distances de 0 à 200 ou 250m, ce qui confirme le caractère agrégé de la mortalité pendant les tempêtes.

Les résultats nous permettent d'autre part de distinguer les deux événements. La fonction L(r) calculée pour les arbres morts en 1967 présente un pic très net, avec un maximum pour une distance de 100m. Inversement, en 1990 la structure des arbres morts est moins agrégée, et la fonction L(r) ne présente pas un pic net, en fait on peut noter deux échelles différentes d'agrégation correspondant à des valeurs maximales de L(r), à r=10m puis à r=50m.

151.4. Les agrégats ne correspondent pas à l'ouverture de clairières.

Nous avons vu au paragraphe (151.2) que les tempêtes étaient à l'origine de l'ouverture de clairières dans la réserve de la Tillaie. On peut se demander si les agrégats mis en évidence dans la structure spatiale des arbres morts correspondent à ces clairières. Pour cela nous allons clarifier la relation entre mortalité et ouverture de clairière.
Au cours d'une tempête, c'est le régime des vents, en particulier en terme de force et de direction, qui entraîne les chablis et donc détermine la structure de la mortalité. En l'absence de mesures de vent, les seules mesures disponibles pour caractériser ce processus sont les arbres morts par chablis. Les clairières ne sont qu'une conséquence particulière du processus de mortalité, plus précisément l'ouverture d'un espace libre par la chute de plusieurs arbres dont les houppiers étaient connexes ou imbriqués. Une mortalité agrégée ne se traduit donc par l'ouverture d'une clairière que si les arbres morts sont tous des voisins directs, c'est-à-dire s'il ne reste pas d'arbres vivants dans la zone de l'agrégat. Dans notre exemple cette hypothèse ne peut pas être testée directement, car nous n'avons que les données de position des arbres morts, et pas les positions des arbres vivants. Nous allons par contre utiliser les résultats de l'analyse de la structure spatiale pour donner des éléments de réponse à cette question.

- En 1967, le rayon caractéristique des agrégats est, d'après la courbe L(r), de l'ordre de 100m, soit une surface de l'ordre de 3ha. Cette taille est beaucoup trop grande pour correspondre aux clairières observées sur le terrain, dont la surface moyenne est, d'après Pontailler *et al.* (1997), de 175m². Nous pouvons donc conclure que les agrégats observés sur la structure spatiale des arbres morts ne correspondent pas à des clairières, mais plutôt à des zones, d'une surface moyenne de 3ha, dans lesquelles la mortalité a été assez importante mais pas totale. Sur la carte il semble en effet possible de distinguer grossièrement deux zones de ce type. Par contre on ne détecte sur la fonction L(r) aucune micro structure qui pourrait faire penser à l'existence de clairières d'une taille particulière à l'intérieur de ces zones. On peut donc supposer que, dans ces zones, la mortalité a une structure relativement aléatoire.

- En 1990, la situation est différente. La distance caractéristique du deuxième pic de la fonction L(r), 50m, est encore trop grande pour correspondre à des clairières de 175 m², et nous pouvons donc émettre de nouveau l'hypothèse de l'existence de zones de plus forte mortalité sur une grande surface. La forme beaucoup plus aplatie de la courbe L(r) laisserait penser que la taille de ces zones a été plus variable en 1990 qu'en 1967.
  Le premier pic positif, quoique peu marqué, intervient par contre à courte distance, r=10m; il traduit l'existence d'une micro structure agrégée des arbres morts, avec des agrégats d'une surface de l'ordre de 300 m², qui pourraient bien cette fois correspondre aux clairières observées sur le terrain. Une étude plus fine, avec en particulier les données de position des arbres vivants, serait nécessaire pour clarifier l'éventuelle correspondance entre les clairières et cette micro structure.

Dans les deux cas on peut conclure que l'ouverture de clairières n'est qu'un élément parmi d'autres dans un processus de mortalité complexe. La dynamique de la tempête ne peut donc pas être appréhendée uniquement par l'étude des clairières. Finalement, si la notion de clairière est certainement pertinente pour l'étude de la régénération, elle semble l'être moins pour l'étude de la mortalité. Ce résultat montre en particulier les limites du formalisme des "gap models".

152. Comment modéliser cette structure spatiale ?

L'analyse de la structure spatiale des arbres morts dans la réserve intégrale de la Tillaie a confirmé et quantifié le caractère agrégé de cette mortalité. Nous allons construire un modèle susceptible de rendre compte de cette structure spatiale, qui nous permettra de dépasser cette approche descriptive, et nous donnera quelques informations sur les processus de mortalité en jeu.

152.1. Nous utilisons un processus ponctuel de Neyman-Scott pour modéliser la position des arbres morts dans la réserve intégrale de la Tillaie.

La fonction L(r) nous a permis de préciser le caractère nettement agrégé de la structure spatiale des arbres morts lors des deux tempêtes de 1967 et 1990. Je propose donc de modéliser le semis de points des arbres morts par un processus ponctuel agrégé : le processus ponctuel de Neyman-Scott simplifié présenté au paragraphe (113.4).

Le processus de Neyman-Scott comporte trois paramètres : le nombre d'agrégats dans le domaine d'étude (N_{ag}); le rayon des agrégats (R), et le nombre moyen de points dans un agrégat (N_{fils}). Avec ce modèle, nous considérons donc qu'une tempête comporte N_{ag} zones de forte mortalité, de rayon R, indépendantes et réparties aléatoirement dans le domaine d'étude, dans lesquelles la mortalité touche en moyenne un nombre N_{fils} d'arbres.

Il nous reste à utiliser les données réelles mesurées lors des tempêtes de 1967 et 1990 pour estimer ces paramètres. En ce sens, le modèle utilisé nous servira bien d'instrument de mesure au sens de Legay (1997), puisqu'il nous permettra d'estimer des grandeurs délicates à mesurer, comme la taille des zones de forte mortalité.

152.2. La fonction L(r) permet d'estimer les paramètres du modèle par la méthode des moindres carrés.

Diggle (1983), repris par Cressie (1993), suggère d'utiliser la fonction K(r) pour estimer les paramètres d'un processus de Neyman-Scott à partir des données. En effet, pour plusieurs cas simples, la fonction K(r) peut s'exprimer analytiquement en fonction des paramètres du processus, et peut d'autre part être calculée sur les données. Plusieurs méthodes statistiques usuelles peuvent être utilisées pour estimer les valeurs des paramètres en comparant ces deux fonctions K(r) théoriques et mesurées.

Dans notre cas particulier, qui n'est pas celui traité par Diggle (1983)[71], j'ai pu calculer une expression analytique de la fonction de densité de paires de points g(r) (cf. 112.4). L'équation (152.a) explicite l'expression de g(r) en fonction des paramètres R et N_{ag} du processus de Neyman-Scott. Le détail des calculs figure en annexe (C3). Les fonctions K(r) et L(r) peuvent ensuite être calculées numériquement à partir de cette fonction à l'aide des équations (122.b) et (122.h).

[71] Dans l'exemple de Diggle (1983), le nombre de points fils suit également une loi de Poisson, mais les positions des points fils suivent une répartition gaussienne autour du point père.

Equation 152.a : $$g(r) = \begin{cases} \dfrac{N_{ag}-1}{N_{ag}} + \dfrac{2S}{N_{ag}\pi^2 R^2}\left[Arccos(\dfrac{r}{2R}) - \dfrac{r}{2R}\sqrt{1-\dfrac{r^2}{4R^2}} \right] & si\ r < 2R \\ \dfrac{N_{ag}-1}{N_{ag}} & si\ r \geq 2R \end{cases}$$

Pour chacune des deux tempêtes, il est donc possible de comparer les expressions paramétriques de g, K ou L aux valeurs calculées à partir des données de mortalité, et d'utiliser les méthodes statistiques usuelles pour estimer les valeurs des paramètres $\hat{N}_{ag}$ et $\hat{R}$ qui correspondent le mieux aux semis de points cartographiés. Suivant toujours les conseils de Diggle (1983), j'ai utilisé pour cela la méthode des moindres carrés (voir par exemple Tomassone *et al.*, 1993, p.39), qui consiste à minimiser une fonction d'erreur adaptée, notée $E(N_{ag}, R)$. J'ai choisi de calculer cette fonction d'erreur sur la fonction L(r) (équation 152.b), qui présente une variance stable, et nous sert à représenter la structure spatiale des semis. Les valeurs de N_{ag} et R qui minimisent $E(N_{ag}, R)$ estiment au mieux, au sens des moindres carrés sur L(r), les paramètres du modèle. Le paramètre R_{max} a été fixé à 250m pour rester dans les limites de notre domaine d'étude.

Equation 152.b : $$E(N_{ag}, R) = \sum_{r=1}^{R\max} \left[\hat{L}(r) - L(r, N_{ag}, R) \right]^2$$

152.3. Nous obtenons des estimations des paramètres pour les deux tempêtes.

Comme E ne dépend que de deux paramètres, j'ai obtenu le minimum en calculant effectivement la valeur de E pour tous les couples (N_{ag}, R) correspondants à la zone de prospection raisonnable : N_{ag} = 1 à 200; R=1 à 300. De plus, une fois obtenues les estimations de N_{ag} et R, la valeur N_{fils} correspondante a été obtenue à partir du nombre d'arbres effectivement morts (équation 152.c).

Equation 152.c : $$N_{arbres\ morts} = N_{ag} N_{fils}$$ d'où : $$N_{fils} = \frac{N_{arbres\ morts}}{N_{ag}}$$

Le tableau (152.d) donne le résultat de la recherche du minimum de E pour les deux tempêtes de 1967 et 1990. La figure (152.e) montre la position relative, pour les deux modèles, de la fonction L(r) théorique par rapport aux fonctions L(r) mesurées.

	1967	1990
Nombre d'arbres morts	108	125
E minimal	1158	800
N_{ag}	6	22
R	77	58
N_{fils}	18	5.7
densité du processus de Poisson dans les agrégats	9.7 arbres/ha	5.4 arbres/ha

Tableau 152.d : Résultats de l'estimation des paramètres des processus de Neyman-Scott par la méthode des moindres carrés.

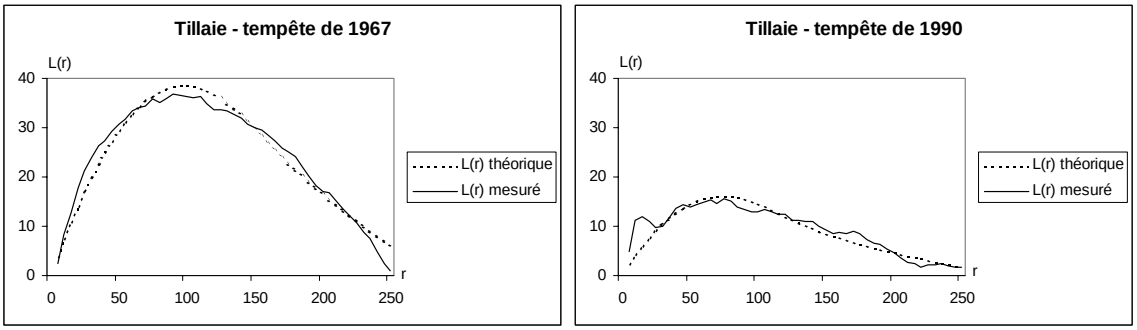


Figure 152.e : Comparaison de la fonction L(r) correspondant aux deux modèles avec les valeurs mesurées.

152.4. L'ajustement des processus de Neyman-Scott confirme bien la différence dans la structure spatiale de la mortalité entre les tempêtes de 1967 et 1990.

- En 1967, la structure spatiale de la mortalité dans la réserve intégrale de la Tillaie suit bien la forme générale d'un modèle de type Neyman-Scott, et correspondrait donc à l'existence d'environ 6 zones de mortalité forte, d'un rayon moyen de 77m (soit une surface de 1.86 ha). Dans ces zones, la structure spatiale des arbres morts n'est pas différente de celle d'un semis de Poisson avec une mortalité de 9.7 arbres par ha. Cette répartition aléatoire peut être modélisée par des événements de mortalité individuels, indépendants et équiprobables. Elle entraîne bien sûr l'ouverture de clairières, de tailles variables, quand les arbres morts sont voisins, mais ces clairières ne peuvent pas s'interpréter comme un phénomène d'agrégation de la mortalité.

- En 1990 par contre, la forme de la courbe L(r) mesurée est assez différente de celle d'un processus de Neyman-Scott, en particulier parce qu'elle présente 2 pics positifs. La méthode des moindres carrés a permis malgré tout d'ajuster un processus de Neyman-Scott sur le deuxième pic, qui peut donc s'interpréter comme l'existence d'une macro structure agrégée, composée d'environ 22 zones de forte mortalité, d'un rayon de 58m, dans lesquelles la mortalité est d'environ 5.4 arbres par ha. Par contre ce modèle n'explique pas le premier pic positif : en plus de la macro structure il reste une micro structure, agrégée également, qui ne peut être modélisée par un processus de Neyman-Scott simple. En d'autres termes, cela signifie que la position des arbres morts dans les zones de forte mortalité n'est pas aléatoire.

152.5. La tempête de 1990 peut être modélisée par un processus doublement agrégatif.

Les résultats précédents m'ont amené à faire l'hypothèse que le processus de mortalité de la tempête de 1990, plus complexe que celui de 1967, a entraîné une répartition spatiale des arbres morts structurée à deux échelles : une macro structure qui pourrait correspondre, comme en 1967, à des zones de forte mortalité ; et dans ces zones une micro structure agrégée, qui pourrait par exemple correspondre à l'effet de tourbillons de vents locaux.

Pour modéliser une telle mortalité, j'ai utilisé un processus doublement agrégatif inspiré du processus de Neyman-Scott[72]. Pour ce processus, on définit d'abord un certain nombre (N_{ag1}) de zones de fortes mortalités, de rayon R_1, et dont les centres sont localisés selon un processus de Poisson. Dans un deuxième temps, dans chaque zone de forte mortalité on définit un certain nombre (N_{ag2}) de micro agrégats, de rayon R_2, disposés eux aussi selon

[72] Ce processus m'a été suggéré par C. Millier.

un processus de Poisson. Enfin, le nombre de points dans chaque micro agrégat est tiré dans une loi de Poisson de paramètre N_{fils}, et ces points sont répartis selon un processus de Poisson dans le disque correspondant à l'agrégat. On obtient bien ainsi deux échelles de structuration de la mortalité : la micro structure des agrégats et la macro structure des zones de forte mortalité.

Comme au paragraphe (152.2), la fonction L(r) peut être utilisée pour estimer les paramètres du modèle à partir des positions des arbres morts en 1990. Pour ce processus doublement agrégatif, il est également possible de calculer analytiquement la valeur théorique de g(r, N_{ag1}, N_{ag2}, R_1, R_2) (voir annexe C4 pour les détails du calcul), et j'ai estimé les paramètres N_{ag1}, N_{ag2}, R_1, R_2 par la méthode des moindres carrés en minimisant la fonction d'erreur E(N_{ag1}, N_{ag2}, R_1, R_2) définie par l'équation (152.f). La valeur N_{fils} est calculée à partir du nombre d'arbres effectivement morts (équation 152.g).

Equation 152.f : $$E(N_{ag1}, N_{ag2}, R_1, R_2) = \sum_{r=1}^{R_{max}} \left[\hat{L}(r) - L(r, N_{ag1}, N_{ag2}, R_1, R_2)\right]^2$$

Equation 152.g : $$N_{arbres\ morts} = N_{ag1} N_{ag2} N_{fils} \quad \text{d'où :} \quad N_{fils} = \frac{N_{arbres\ morts}}{N_{ag1} N_{ag2}}$$

Le tableau (152.h) donne le résultat de la recherche du minimum de E pour la tempête de 1990. La figure (152.i) montre la position relative de la fonction L(r) théorique par rapport à la fonction L(r) mesurée.

	1990
Nombre d'arbres morts	125
E minimal	212
N_{ag1}	20
R_1	70
N_{ag2}	12
R_2	8
N_{fils}	0.52
densité du processus de Poisson dans les agrégats	26 arbres/ha

Tableau 152.h : Résultats de l'estimation des paramètres du processus doublement agrégatif par la méthode des moindres carrés.

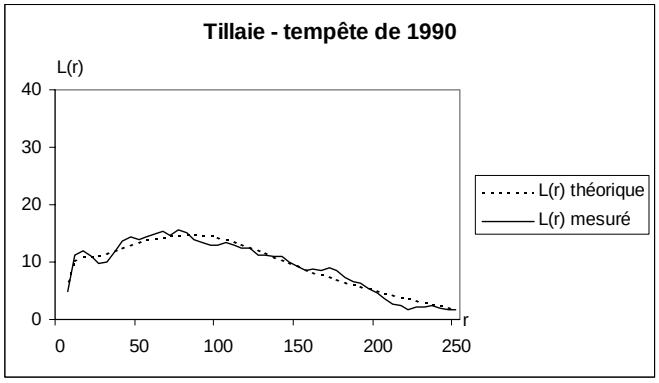


Figure 152.i : Comparaison de la fonction L(r) correspondant au modèle doublement agrégatif avec les valeurs mesurées pour la tempête de 1990.

Nous voyons sur la figure (152.i) que le processus doublement agrégatif permet effectivement de mieux rendre compte de la structure spatiale des arbres morts en 1990[73]. La macro structure correspondrait à l'existence d'environ 20 zones de mortalité forte, d'un rayon moyen de 70m (soit une surface de 1.54 ha). Dans ces zones, la structure spatiale des arbres morts n'est pas aléatoire : elle correspond à une micro structure agrégée, avec dans chaque zone environ 12 agrégats d'un rayon moyen 8m (soit une surface de 200m²), dans lesquels la mortalité est assez forte (équivalente à 26 arbres/ha).
On obtient donc finalement 20*12=240 agrégats, soit beaucoup plus que d'arbres morts ! Ce résultat étonnant est en réalité tout à fait normal, et provient de la forme de notre modèle, dans lequel le nombre de points dans un agrégat suit une loi de Poisson de densité 0.52. Pour une telle loi, on obtient en effet 59% d'agrégats vides, 31% d'agrégats avec un seul arbre et seulement 10% d'agrégats réels avec deux arbres et plus. Finalement, dans chacune des 20 zones de forte mortalité, on trouve en moyenne 3.7 arbres morts isolés et 1.2 agrégats réels constitués de deux arbres morts ou plus. On peut penser que cette dernière catégorie d'agrégats correspond cette fois effectivement à des phénomènes de mortalités corrélées et à l'ouverture de clairières (la surface des agrégats, 200 m², est proche des 175 m² observés).

[73] C'est également ce que traduit la chute de la valeur de la fonction d'erreur E.

153. Comment construire un vrai modèle de mortalité ?

Les modèles que nous avons construit au sous-chapitre précédent sont seulement des modèles de la structure spatiale des arbres morts pendant les tempêtes de 1967 et 1990. Dans ce sous-chapitre nous allons les utiliser pour construire de vrais modèles de mortalité, au sens du sous-chapitre (132).

153.1. Les données disponibles ne nous permettent pas d'ajuster un vrai modèle de mortalité.

Un vrai modèle de mortalité est un modèle qui désigne, dans une population d'arbres vivants, les arbres qui meurent pendant une certaine période. Nous avons vu dans les sous-chapitres (132) et (142) comment les processus ponctuels d'éclaircie pouvaient être utilisés pour construire de tels modèles.

Sur le site de la Tillaie, nous connaissons seulement les positions des arbres morts, et il n'existe malheureusement pas de données de position des arbres vivants[74]. Il est donc impossible d'ajuster un processus ponctuel d'éclaircie, c'est pourquoi dans le sous-chapitre précédent j'ai modélisé directement la structure spatiale des arbres morts.

Dans les paragraphes suivants nous allons utiliser cette information incomplète pour construire malgré tout un modèle de mortalité.

153.2. Pour la tempête de 1967, nous nous inspirons du modèle décrit au paragraphe (132.3).

Nous avons vu au paragraphe (152.4) que la structure des arbres morts lors de la tempête de 1967 correspondait particulièrement bien à celle d'un processus de Neyman-Scott. Je propose donc, comme au paragraphe (132.3), de modéliser la mortalité lors de la tempête de 1967 par un processus ponctuel d'éclaircie inspiré du processus de Neyman-Scott.

Pour cela, je définis tout d'abord les centres des N_{ag} zones de mortalité forte par un processus de Poisson (en utilisant le paramètre N_{ag}=6 obtenu par la méthode des moindres carrés, cf. 152.3). Ensuite, les arbres situés à l'intérieur des disques centrés sur ces points et de rayon R (avec le paramètre R=77 obtenu au paragraphe 152.3) subissent une mortalité aléatoire, définie par la probabilité de survie Ps. Comme dans le paragraphe (142.4) la valeur de Ps est calculée de façon à ce que le nombre d'arbres morts soit, en moyenne, équivalent au nombre de morts réel (108 en 1967).

153.3. Nous testons ce modèle sur une réserve de la Tillaie virtuelle.

Comme il n'y a pas de données de position des arbres sur l'ensemble de la réserve de la Tillaie en 1967, nous devons créer un peuplement virtuel équivalent. En l'absence de données sur la structure spatiale du peuplement, j'ai choisi d'utiliser un processus de Poisson[75] sur un

---

[74] Il existe une carte des houppiers (Bouchon *et al.*, 1973), qui ne permet toutefois pas de retrouver simplement la position des arbres (cf. 111.4). Une nouvelle carte complète de la réserve pourrait bientôt être réalisée par l'INRA Orléans (Bedeneau, com. pers.).

[75] La structure spatiale de la réserve est sans doute plus complexe : lors d'un travail réalisé en collaboration avec I.C. Zobi sur une placette de 1ha, nous avons mis en évidence une structure agrégée (Zobi, 1997). Toutefois ce

domaine d'étude rectangulaire de surface identique (D=258400m²) à celle de la réserve. J'ai d'autre part supposé que, sur l'ensemble du peuplement, la densité est à peu près constante dans le temps (c'est-à-dire qu'en moyenne les arbres morts sont remplacés par de jeunes arbres ayant dépassé le seuil de recrutement), ce qui m'a permis d'estimer la densité du processus par la densité moyenne observée sur une parcelle de la réserve étudiée en 1997 (316.6 arbres/ha). On obtient ainsi un peuplement virtuel de 8183 arbres (figure 153.a).

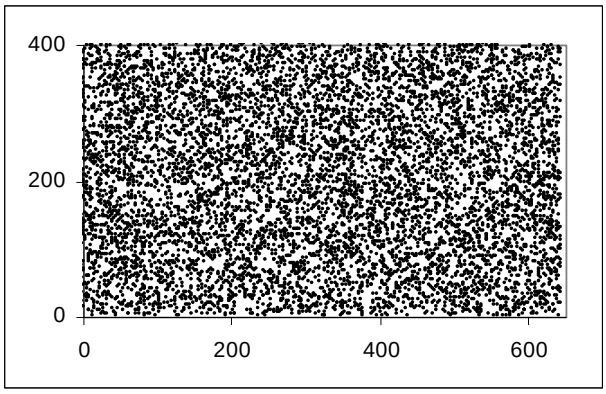


Figure 153.a : Carte de la réserve de la Tillaie virtuelle.

Sur ce peuplement virtuel, j'ai ensuite simulé 10000 réalisations du modèle de mortalité défini au paragraphe (153.2). Par construction, à chaque répétition l'ensemble des arbres morts simulés correspond donc à une réalisation d'un processus de Neyman-Scott, dont j'ai caractérisé la structure spatiale par la fonction L(r). Avec ces fonctions, on peut construire, comme au sous-chapitre (143), un intervalle de confiance local de la structure spatiale des arbres morts correspondant aux hypothèses que (i) la mortalité est représentée par ce modèle, et (ii) la structure spatiale du peuplement est aléatoire[76]. L'intervalle de confiance est nettement déplacé vers les valeurs positives, et sa forme correspond bien à une structure agrégée.

- On peut ensuite comparer les données réelles, c'est à dire les valeurs de L(r) estimées sur les données de la tempête de 1967, à cet intervalle de confiance local (figure 153.b). Notons que, une fois de plus, cet intervalle de confiance local ne peut être utilisé pour faire un test rigoureux sur l'ensemble de la courbe (cf. 123.2), mais nous servira néanmoins de critère d'évaluation.

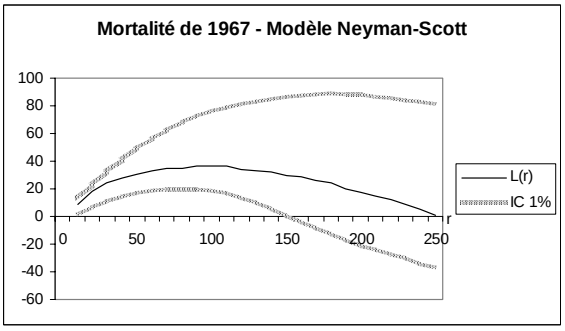


Figure 153.b : Intervalle de confiance de la fonction L(r) calculée pour les arbres morts sous l'hypothèse du modèle de mortalité de type Neyman-Scott. La courbe en trait plein correspond à la fonction L(r) calculée sur les données réelles de mortalité de 1967.

---

résultats ne sauraient être généralisé à toute la réserve, et en l'absence d'observations l'hypothèse nulle de structure aléatoire est un bon compromis.

[76] Il s'agit donc d'un intervalle de confiance local de la structure spatiale d'un processus de Neyman-Scott.

La fonction L(r) réelle, calculée sur les arbres morts en 1967, reste bien à l'intérieur de l'intervalle de confiance calculé avec le modèle de mortalité simulé sur le peuplement virtuel. Le modèle de mortalité de type Neyman-Scott proposé au paragraphe (153.2), avec les paramètres du tableau (152.i), ne peut donc être rejeté. Si l'hypothèse de structure spatiale aléatoire du peuplement est vérifiée[77], ce modèle pourra être retenu pour modéliser la mortalité en réserve de la Tillaie en 1967.

- Si on s'intéresse par contre à la tempête de 1990 (figure 153.c), on constate que la fonction L(r) réelle, calculée sur les arbres morts en 1990, sort de l'intervalle de confiance calculé avec le modèle de mortalité (ajusté sur la tempête de 1967) simulé sur le peuplement virtuel. Ce modèle ne peut donc pas être retenu pour modéliser la mortalité en réserve de la Tillaie en 1990.

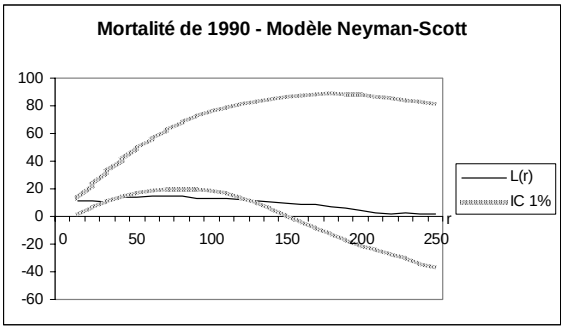


Figure 153.c : Intervalle de confiance de la fonction L(r) calculée pour les arbres morts sous l'hypothèse du modèle de mortalité de type Neyman-Scott (ajusté sur les données de 1967). La courbe en trait plein correspond à la fonction L(r) calculée sur les données réelles de mortalité de 1990.

153.4. Nous construisons un modèle doublement agrégatif adapté à la tempête de 1990.

Pour la tempête de 1990, nous avons vu que la structure spatiale des arbres morts suivait une structuration à deux échelles qui pouvait être modélisée par un processus doublement agrégatif. J'ai donc modélisé la mortalité lors de la tempête de 1990 par un processus ponctuel d'éclaircie doublement agrégatif inspiré du processus de Neyman-Scott : dans un premier temps, les centres des N_{ag1} zones de forte mortalité, puis des N_{ag2} centres des agrégats sont définis comme au paragraphe (152.5). Les arbres situés dans les agrégats subissent ensuite une mortalité aléatoire. Comme au paragraphe (142.4) la probabilité de survie Ps est calculée de façon à ce que le nombre d'arbres morts soit en moyenne de 125, comme lors de la tempête de 1990 réelle. Les valeurs des différents paramètres du modèle sont celles obtenues au sous-chapitre précédent (tableau 152.i).

En l'absence de données de position des arbres sur le peuplement réel de la Tillaie en 1990, j'ai utilisé le peuplement virtuel défini au paragraphe (153.3) : un semis de Poisson de 8183 arbres[78] répartis sur un domaine d'étude rectangulaire de surface D=258400m². Sur ce peuplement virtuel, j'ai simulé 10000 réalisations du modèle de mortalité doublement agrégatif. A chaque répétition, la structure spatiale des arbres morts est caractérisée par la fonction L(r), ce qui permet de construire un intervalle de confiance qui peut ensuite être comparé à la valeur mesurée de L(r) sur les données de la tempête de 1990 (figure 153.d).

[77] Cette hypothèse pourra être testée lorsque les données de position des arbres seront disponibles. Il serait également intéressant de tester la sensibilité du modèle à cette structure spatiale du peuplement en effectuant des simulations sur d'autres types de peuplements initiaux.

[78] Comme précédemment on fait l'hypothèse que la densité est la même en 1990 qu'en 1997.

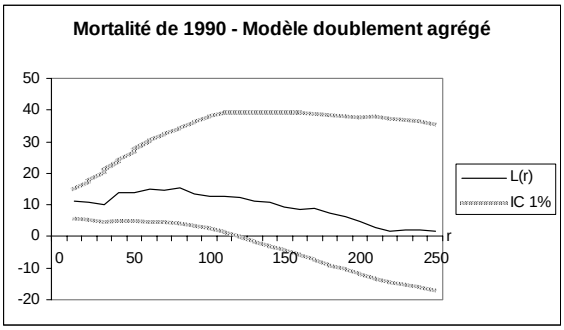


Figure 153.d : Intervalle de confiance de la fonction L(r) calculée pour les arbres morts sous l'hypothèse du modèle de mortalité doublement agrégatif pour 1990. La courbe en trait plein correspond à la fonction L(r) calculée sur les données réelles de mortalité de 1990.

Comme précédemment, la fonction L(r) réelle, calculée sur les arbres morts en 1990, reste bien à l'intérieur de l'intervalle de confiance calculé avec le modèle de mortalité sur le peuplement virtuel. Le modèle de mortalité doublement agrégatif ne peut donc être rejeté, et semble convenir pour modéliser la mortalité en réserve de la Tillaie en 1990.

153.5. Il faut garder quelques réserves sur ces résultats.

- Les intervalles de confiance obtenus pour nos modèles dépendent de l'hypothèse, faite à cause du manque de données, que la structure spatiale moyenne sur la Tillaie n'est pas très différente d'une structure de Poisson[79]. Or cette hypothèse est peu probable : la structure spatiale de la Tillaie est certainement plus complexe, et en particulier on peut penser que le peuplement en 1990 garde les traces des trouées ouvertes par la tempête de 1967. Il reste à déterminer si, pour la structure réelle du peuplement, les deux modèles sont encore valides. Les prochaines campagnes de mesures devraient permettre de répondre à cette question.

- De plus le test effectué sur la structure spatiale des arbres morts n'est pas très discriminant puisque l'intervalle de confiance est très large : d'autres modèles, ou d'autres jeux de paramètres, auraient sans doute été également satisfaisants. Par exemple, la structure spatiale complexe des arbres morts en 1990 pourrait, à notre échelle d'observation, être l'expression d'une hétérogénéité du processus de mortalité liée aux différentes sources d'hétérogénéité présente dans la réserve : sol[80], taux de mélange, structure du peuplement, etc. (Bouchon *et al.*, 1973). Dans ce cas on pourrait la modéliser par un modèle de type processus de Poisson hétérogène (Batista & Maguire, 1998).

- Enfin, les seules données de mortalité ne sont pas forcément suffisantes pour confronter les différentes hypothèses. En particulier, sur une seule réalisation, on ne peut pas distinguer un processus de Neyman-Scott d'un processus ponctuel hétérogène dont les zones de mortalité seraient définies à l'emplacement des agrégats (Cressie, 1993). Ainsi, même pour la tempête de 1967 il est possible que les zones de forte mortalité détectées soient liées à une certaine hétérogénéité. Nous retrouvons en fait, comme au sous-chapitre (133), un problème de sous-détermination. Dans ce cas, les connaissances écologiques sont nécessaires pour préciser le type de modèle à retenir.

---

[79] En fait sous cette hypothèse la structure spatiale des arbres morts dans nos modèles est par construction très proche de celle des modèles calés au sous-chapitre (152).

[80] Différents types de sols peuvent correspondre à différentes profondeurs d'enracinement, et donc à une résistance au vent hétérogène.

154. Bilan.

Nous avons vu dans ce chapitre comment des données de structure spatiale pouvaient être utilisées pour construire des modèles de mortalité et estimer leurs paramètres.

Dans le cas de la tempête de 1967, un processus ponctuel d'éclaircie inspiré du processus de Neyman-Scott s'est avéré satisfaisant. Par contre, dans le cas de la tempête de 1990, il a fallu construire un modèle de mortalité doublement agrégatif pour expliquer la structure spatiale des arbres morts.

Finalement, les modèles de mortalité construits à partir de la structure spatiale nous ont servi d'outils pour étudier le peuplement : d'une part en estimant des paramètres (comme la taille des zones de forte mortalité et des agrégats), et d'autre part en soulignant la différence entre les deux tempêtes.

J'ai rencontré dans cette analyse plusieurs difficultés qui donnent des pistes de travaux futurs :

- Tout d'abord, j'ai été limité par l'absence de données de position des arbres vivants sur cette réserve. La réserve intégrale de la Tillaie est un dispositif d'étude très riche, il semble donc prioritaire d'améliorer sa base de données pour favoriser de nouvelles études.

- Les modèles de mortalité très simples que j'ai construit ne suffisent bien sûr pas à tout expliquer. J'ai eu beaucoup de chance de trouver un modèle simple qui corresponde assez bien avec la mortalité de 1967 ; l'échec de ce modèle pour expliquer la structure spatiale de 1990 illustre bien la complexité des phénomènes étudiés. D'autres modèles plus complexes, par exemple des processus de Gibbs, ou encore des processus de Poisson hétérogènes, devront être testés. Il me semble important de concentrer les efforts futurs dans l'intégration, pour de tels modèles de mortalité, des causes d'hétérogénéité.

- Enfin, la procédure d'évaluation de modèle de mortalité n'a pas été aussi concluante qu'au chapitre (14) : la grande largeur de l'intervalle de confiance illustre le faible pouvoir discriminant du test correspondant. De plus, il ne semble pas très rigoureux d'évaluer sur un critère de structure spatiale un modèle déjà calé sur des données de structure spatiale. Dans ce cas particulier il serait intéressant d'évaluer le modèle sur d'autres données, par exemple de distribution en classe de taille des arbres morts, etc.

16. Bilan général.

Dans cette première partie, nous avons fait une hypothèse de représentation des peuplements très simple : l'hypothèse que les arbres d'un peuplement peuvent être représentés comme des points, par leur seule position. Les quelques chapitres précédents ont bien illustré, même sous cette hypothèse de représentation simple, l'intérêt de la prise en compte de la structure spatiale :

- Pour décrire les peuplements forestiers : la fonction L(r), relativement facile à calculer, donne une information synthétique de la structure spatiale d'un peuplement, à plusieurs distances simultanément. Elle présente en outre l'avantage d'être directement interprétable en terme d'agrégation ou de régularité. Les fonctions L(r) calculées successivement à des dates différentes permettent également de rendre compte de l'évolution de la structure. Nous avons vu, sur différents dispositifs réels, la grande variété, et parfois la complexité, de cette structure spatiale.

- Pour modéliser des peuplements et leur évolution : le formalisme des processus ponctuels est particulièrement bien adapté à la simulation de peuplements virtuels, et celui des processus ponctuels d'éclaircie à la modélisation des phénomènes de mortalité naturelle et des éclaircies. L'analyse préalable de la structure spatiale peut aussi être utile dans le choix de la formulation des modèles. Ainsi, les modèles simples de mortalité correspondant à notre hypothèse de représentation ont été plus ou moins suffisants pour rendre compte d'une partie des évolutions de la structure spatiale constatées sur des dispositifs réels (pour plusieurs placeaux du dispositif de Lamotte-Beuvron, et sur la réserve de la Tillaie).
  Cette démarche est bien sûr tout à fait transposable aux processus de régénération.

- Pour observer les peuplements : les modèles d'évolution du peuplement peuvent être calés aux données spatiales avec les outils classiques des modèles empiriques. Dans ce cas, l'adéquation du modèle aux données peut être une façon de tester des hypothèses sur la forme des processus naturels (par exemple le fonctionnement des tempêtes dans la réserve de la Tillaie), ou de mesurer indirectement des paramètres inaccessibles (par exemple la taille des zones de forte mortalité).

- Enfin, la structure spatiale peut également servir de critère pour évaluer ou comparer entre eux des modèles qui n'en tiennent pas compte *a priori*. Dans ce cas la structure spatiale constatée dans la réalité peut être comparée avec un intervalle de confiance correspondant à l'évolution de la structure spatiale sous l'effet des différents modèles. Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, la structure spatiale nous a ainsi permis de sélectionner pour chaque mode d'éclaircie une forme de modèle.

Ces différentes applications ont également été l'occasion de préciser les limites de la prise en compte de la structure spatiale :

- L'utilisation des processus ponctuels, ou des fonctions de type L(r), nous éloigne de notre objet d'étude réel, complexe, unique. Il faut garder en tête cette distance, qui traduit les limites des outils utilisés (hypothèse d'homogénéité, problèmes de simulation de nombres pseudo-aléatoires, difficultés d'interprétation). Dans tous les cas, la confrontation aux données est essentielle : le virtuel doit rester un outil pour étudier le réel.

- A plusieurs reprises nous avons été limités, dans les analyses, par un manque important de données cartographiées, et plus encore de données spatiales suivies sur une période de

temps suffisante. Je voudrais insister sur l'intérêt des vieux dispositifs permanents, qui m'ont été d'un grand secours et représentent une richesse méconnue pour la recherche actuelle et future. Il me semble important de les conserver, mais aussi de mettre en place de nouveaux dispositifs permanents qui prennent en compte l'aspect spatial, et donc qui soient installés sur des surfaces suffisantes, entièrement cartographiés, et sur lesquels les mesures de régénération et de mortalité seront effectuées.

- Enfin ces applications nous ont montré les limites de notre première hypothèse de représentation, dans laquelle tous les arbres sont considérés comme équivalents. Si cette hypothèse peut être suffisante pour des peuplements réguliers, elle pose des problèmes pour les peuplements complexes, et il semble nécessaire de la compléter en ajoutant, pour chaque arbre, des données de taille et d'espèce. C'est ce que nous allons faire dans la partie II de ce mémoire. Nous avons également vu l'importance de pouvoir intégrer les problèmes d'hétérogénéité : nous nous y intéresserons plus particulièrement dans la partie III.

II. Quand l'espèce et la taille varient...

Un baobab oublié à l'entrée de la ville, Ouagadougou, septembre 1996.

Or un Baobab, si l'on s'y prend trop tard,
on ne peut jamais s'en débarrasser.
Il encombre toute la planète.
Il la perfore de ses racines.
Et si la planète est trop petite,
et si les baobabs sont trop nombreux,
ils la font éclater.

Antoine de Saint-Exupéry, 1946.

20. Introduction.

Les peuplements complexes se caractérisent par une grande variabilité de l'âge, de la taille (peuplements irréguliers), et de l'espèce (peuplements mélangés). A cause de cette variabilité, leurs comportements peuvent être très différents de ceux des peuplements purs et réguliers, si bien qu'ils posent des questions écologiques et forestières spécifiques. Jusqu'à présent ces peuplements ont été peu étudiés et il existe peu d'outils pour répondre à ces questions.

L'objectif de cette deuxième partie est d'étendre aux peuplements complexes les méthodes de statistiques spatiales présentées dans la partie I, et de les utiliser pour répondre à des questions écologiques ou forestières spécifiques. Je souhaite montrer ainsi comment la prise en compte de la structure spatiale aide à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure de ces peuplements.

Pour cela, je propose une hypothèse de représentation plus adaptée à la modélisation des peuplements complexes :

H_2 : Un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1, ... , N), caractérisés par leur position (x_i,y_i) dans un plan horizontal, leur espèce e_i, et leur circonférence C_i.

Les 4 premiers chapitres correspondent principalement à la synthèse et à l'illustration de notions classiques des statistiques spatiales (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Cressie, 1993), de la dendrométrie (Assmann, 1970; Pardé & Bouchon, 1988), ou de l'écologie théorique (Begon *et al.*, 1990; Grover, 1997), et sont plutôt destinés aux lecteurs peu coutumiers de ces domaines.

- Dans le chapitre (21), nous préciserons notre nouvelle hypothèse de représentation et le formalisme mathématique correspondant.

- Nous étendrons ensuite (chapitre 22) à ces peuplements complexes les méthodes d'analyse de la structure spatiale utilisées dans la partie I.

- Le chapitre (23) présentera rapidement le principe des modèles dendrométriques et des modèles d'écologie théorique que nous serons amenés à utiliser pour rendre compte de l'évolution des peuplements.

- Après un bref tour d'horizon des problèmes généraux liés au mélange d'espèces en forêt, nous préciserons au chapitre (24) une question écologique spécifique qui nous servira de fil conducteur pour toute la partie II : "la structure spatiale peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive ?".

Dans les chapitres (25) à (27), je présente des résultats originaux de mon travail de recherche.

- Pour répondre à la question écologique spécifique, nous utiliserons (chapitre 25) un modèle théorique de flux d'une ressource du sol avec des interactions spatialement explicites entre arbres.

- Des simulations avec ce modèle (chapitre 26) permettront de caractériser l'influence de la structure sur la survie d'une espèce moins compétitive en mélange.

- Nous utiliserons ensuite (chapitre 27) en complément des modèles dendrométriques pour préciser certains paramètres, par exemple la portée des interactions, et tester certaines hypothèses, comme la forme des interactions entre arbres.

Enfin, dans le chapitre (28) je dresserai le bilan de cette démarche, et je discuterai de l'intérêt de la structure spatiale pour l'étude des peuplements complexes, mais aussi de la richesse du dialogue entre les modèles dendrométriques et écologiques.

21. Quelles variables ajouter ?

210. Introduction.

L'hypothèse de représentation des peuplements forestiers que nous avons utilisée dans la partie I est trop simple pour rendre compte des spécificités des peuplements complexes. Outre la position, il nous faut en particulier pouvoir prendre en compte les caractéristiques individuelles des arbres, fortement variables, qui jouent un rôle prépondérant dans la dynamique de l'écosystème.

L'objectif de ce chapitre est de définir une nouvelle hypothèse de représentation, plus adaptée à la modélisation des peuplements complexes.

Pour cela, nous ferons tout d'abord un tour d'horizon des éléments qui caractérisent un arbre dans un peuplement complexe (sous-chapitre 211), parmi lesquels nous retiendrons deux variables clefs : l'espèce et la circonférence. Nous verrons comment le formalisme mathématique des processus ponctuels peut être étendu à cette nouvelle hypothèse de représentation (sous-chapitre 212), puis nous l'appliquerons à la simulation de peuplements virtuels complexes (sous-chapitre 213).

Le sous-chapitre (211) reprend des notions élémentaires de la dendrométrie (Assmann, 1970; Pardé & Bouchon, 1988), il est plus particulièrement destiné aux lecteurs peu coutumiers des sciences forestières. Les sous-chapitres (212) et (213) sont plutôt destinés aux lecteurs peu habitués aux statistiques spatiales, et reprennent des éléments classiques de la bibliographie (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Cressie, 1993; Stoyan *et al.*, 1995).

211. L'arbre est un élément complexe.

Dans un peuplement complexe, contrairement à un peuplement régulier, de nombreuses caractéristiques individuelles varient d'un arbre à l'autre. Dans ce sous-chapitre nous allons faire un rapide tour d'horizon de ces caractéristiques pour préciser notre nouvelle hypothèse de représentation.

211.1. La taille des arbres est très variable au sein d'un peuplement.

Dans presque tous les peuplements, on peut constater une variabilité de la taille des arbres, qui se traduit par une différence de comportement (croissance, survie, etc.). Dans les peuplements réguliers, elle correspond au statut social (arbre dominant, codominant, dominé). Pour des peuplements plus complexes, irréguliers ou jardinés, la variabilité est généralement plus importante et peut correspondre à la fois à une différence d'âge et à une grande diversité des conditions de croissance (figure 211.a).

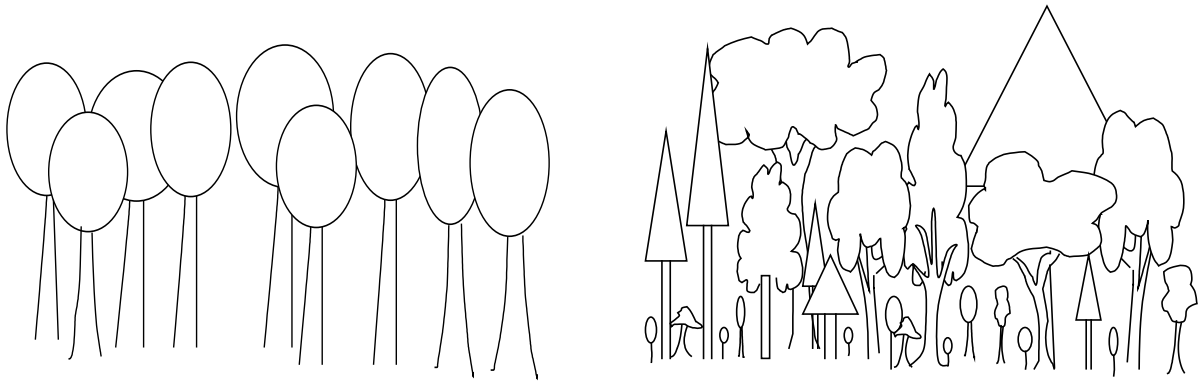


Figure 211.a : Représentation schématique d'un peuplement régulier (i) et d'un peuplement complexe (ii).

Un des objectifs de la dendrométrie est de caractériser la taille des arbres et le volume, relativement complexe, qu'ils occupent dans l'espace (Pardé & Bouchon, 1988, p.7).

- Lorsqu'on s'intéresse à la tige (et donc à la production de bois), les caractéristiques usuelles les plus simples sont la hauteur totale de l'arbre et à la circonférence[81] à 1.30 m. Le volume de bois de la tige peut être estimé par un modèle phénoménologique : le tarif de cubage. Le profil de tige est une description plus précise qui définit la valeur de la circonférence le long de la tige, ce qui permet de caractériser sa forme, et de calculer plus précisément son volume (Assmann, 1970, p.57).

- Le volume occupé par le feuillage[82] peut être caractérisé par les projections de houppier sur différents rayons et des mesures de biomasses de feuilles. On peut mesurer plus finement la position, le diamètre et l'état des branches, et définir des hauteurs intermédiaires dans l'arbre (première branche morte, première branche vivante, etc., cf. figure 211.b). Ces mesures sont également utiles pour l'étude de la qualité du bois, et plus particulièrement de la quantité de noeuds (Meredieu & Colin, 1996).

- Enfin le compartiment racinaire, qui est malheureusement moins étudié et plus difficile à mesurer, présente souvent une architecture complexe (Otto, 1998, p.64) qui nécessite des

[81] Ou le rayon équivalent.
[82] Les forestiers appellent ce compartiment le houppier de l'arbre.

protocoles de description adaptés (Assmann, 1970, p.70; Kuiper & Coutts, 1992; Puri *et al.*, 1994; Colin *et al.*, 1995).

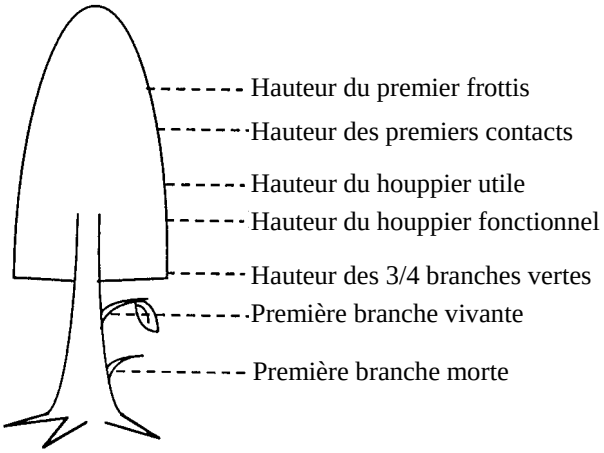


Figure 211.b : Différentes mesures de hauteur effectuées sur un arbre, d'après Deleuze (1996).

Il existe donc, pour chaque compartiment de l'arbre, des variables descriptives plus ou moins complexes. De façon générale, les variables les plus complexes sont aussi les plus difficiles à mesurer, et donc les plus coûteuses. Les modèles architecturaux par exemple (de Reffye *et al.*, 1993) utilisent une description très détaillée du volume des arbres en modélisant séparément chaque unité de croissance (segments de tronc, de branches, bourgeons, feuilles). Ils demandent malheureusement énormément de mesures et de temps de calcul, et posent de gros problèmes de validation.

211.2. Dans les peuplements mélangés, l'espèce joue un rôle crucial.

Contrairement à la taille qui varie avec le temps (nous y reviendrons au chapitre 23), l'espèce est une caractéristique intrinsèquement stable des arbres qui, dans les forêts tempérées au moins[83], peut être facilement identifiée pour chaque individu (Rameau *et al.*, 1989), et détermine une bonne partie des capacités et du comportement individuel. La variabilité génétique peut cependant induire des différences de comportement entre individus de même espèce, qui sont toutefois généralement difficiles à dissocier des effets de la micro hétérogénéité de l'environnement.
A l'échelle du peuplement, les interactions interspécifiques sont rarement simples et selon le cas de figure peuvent aller dans le sens de la facilitation ou de l'inhibition. La composition spécifique peut varier dans le temps et localement dans l'espace. Elle a généralement une influence importante sur la stabilité du peuplement, la régénération, l'évolution des sols, etc. (Barthod, 1994; Otto, 1997b). On définit usuellement le taux de mélange pour représenter le pourcentage d'une espèce dans un peuplement mélangé, mais d'autres indices peuvent être utiles pour préciser la structure du mélange (Picard, 1996; Seynave, 1999).

211.3. Je propose une nouvelle hypothèse de représentation qui tient compte de l'espèce et de la circonférence des arbres.

Pour étudier des peuplements complexes (mélangés ou irréguliers) et modéliser leur croissance, je propose une hypothèse de représentation qui tient compte de la taille et de

[83] Dans les forêts tropicales la détermination des espèces ou même des groupes d'espèces reste un problème majeur (Collinet, 1997; Gourlet-Fleury, 1997).

l'espèce. Pour la taille, nous avons vu que plusieurs mesures sont possibles (cf. 211.1). De façon à garder une représentation simple et à rester en accord avec les mesures de terrain (cf. 111.3), j'ai choisi d'utiliser une seule variable quantitative : la circonférence à 1.30 m[84]. De plus, comme le travail présenté dans ce mémoire se situe à l'échelle de l'arbre, j'ai utilisé des notations majuscules pour les différentes caractéristiques individuelles des arbres[85].

Finalement, je propose que nous adoptions l'hypothèse de représentation suivante :

Le peuplement est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1,...,N), qui correspondent aux tiges identifiables à 1.30 m. Ces arbres sont caractérisés par leur position (x_i,y_i) dans un plan horizontal, qui correspond au centre de la section de tronc à 1.30 m, leur espèce e_i, et leur circonférence à 1.30 m C_i.

Cette circonférence est directement équivalente à une mesure de rayon ou de surface terrière. Nous utiliserons donc, le cas échéant, les variables R_i et G_i correspondantes. Enfin nous verrons au chapitre (23) comment construire les variables d'accroissement en circonférence, ΔC_i, ou en surface terrière, ΔG_i.

211.4. Toutefois d'autres variables sont pertinentes pour caractériser un arbre.

Nous venons de définir une hypothèse de représentation qui, par souci de simplicité, ne considère que l'espèce et la circonférence des arbres. Il est important de garder en mémoire que, pour les problèmes spécifiques aux peuplements complexes, d'autres variables peuvent être relativement pertinentes.

- Pour de nombreux problèmes, la circonférence s'avère insuffisante pour décrire le volume utilisé par l'arbre et les dendrométriciens doivent étendre leurs mesures à d'autres éléments de l'arbre (Dhôte, 1998, p.29). Pour la compétition de la lumière, la hauteur ainsi que la surface de houppier jouent un rôle crucial. Malheureusement de telles données sont coûteuses et donc figurent rarement dans les bases de données anciennes pour tous les arbres du peuplement. Pour certaines applications, nous utiliserons les variables H_i pour représenter la hauteur, et SH_i pour représenter la surface de houppier.

- En outre, il est souvent important de tenir compte de l'âge des arbres[86]. Même si, pour des arbres dans des conditions de croissance similaires, la taille peut souvent donner une bonne indication de l'âge du peuplement, il est reconnu que des arbres de même taille peuvent avoir des âges très différents, et donc en particulier réagir différemment à des événements similaires (par exemple l'ouverture du peuplement). La mesure de cet âge pose également plusieurs problèmes (mesures destructrices, cernes absents, etc.).

- Enfin, de nombreuses caractéristiques qualitatives liées à la qualité et à l'état sanitaire des arbres jouent un rôle très important dans les processus de mortalité, dans les décisions d'éclaircies, ou dans la qualité du bois final. Je présente au paragraphe (221.7) un exemple d'utilisation de ces caractéristiques sur les problèmes de gélivure du chêne.

---

[84] C'est d'ailleurs souvent la seule donnée disponible dans les bases de données.

[85] Ce qui diffère des notation usuellement rencontrées dans la bibliographie forestière, où les majuscules sont souvent réservées aux valeurs moyennes à l'échelle du peuplement, et les caractéristiques individuelles représentées par des minuscules.

[86] Il faudrait également pouvoir tenir compte de la date, tant pour des problèmes de variabilité climatique (Fritts, 1976) que pour des problèmes de changements à long terme, comme les changements de productivité (Dhôte, 1998, p.2).

212. Le formalisme des processus ponctuels marqués est adapté aux peuplements complexes.

Nous allons maintenant préciser comment les outils mathématiques utilisés dans la première partie peuvent être adaptés à la nouvelle hypothèse de représentation, définie dans le sous-chapitre précédent, qui tient compte en particulier de l'espèce et de la circonférence des arbres.

212.1. Un peuplement complexe peut être représenté par un semis marqué.

Dans cette partie II, un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres, caractérisés par leur position dans le plan horizontal, leur espèce et leur circonférence. Comme au paragraphe (112.1), on peut aussi représenter ce peuplement par un ensemble de points, à condition d'associer à chaque point deux variables : l'espèce et la circonférence de l'arbre correspondant (figure 212.a).

Un tel ensemble de points est appelé un **semis de points marqué**. Les variables associées aux points sont appelées des **marques**; elles peuvent être qualitatives (dans notre exemple : l'espèce) ou quantitatives (la circonférence).

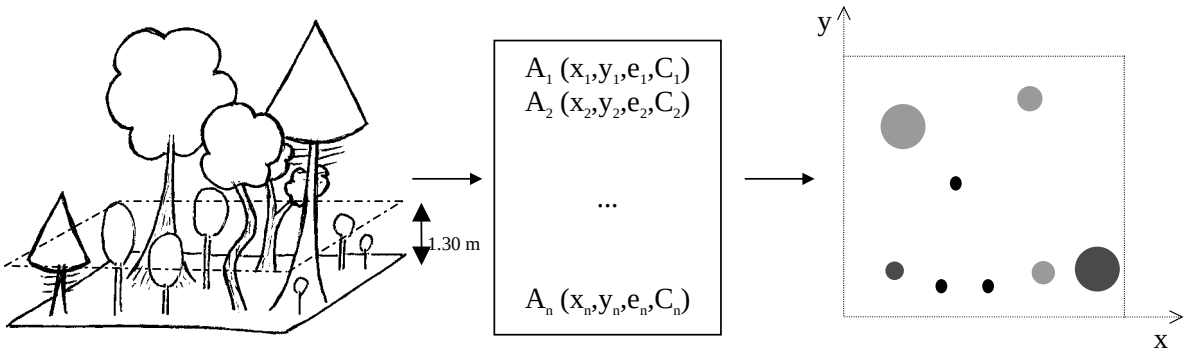


Figure 212.a : Du peuplement réel à la liste d'arbres et au semis de points marqué : ici l'espèce est représentée par la couleur et la circonférence par la taille du disque.

Comme précédemment, la carte du semis peut être un outil très utile pour représenter le peuplement et visualiser les éléments les plus importants de la structure. Dans le cas de semis marqués , il est nécessaire de représenter également les valeurs des marques. Par convention, j'utiliserai la couleur pour représenter les marques qualitatives (comme l'espèce). Pour les marques quantitatives (comme la circonférence), j'utiliserai des cercles de taille différentes correspondant à différentes classes de circonférence (la taille du cercle ne sera pas forcément proportionnelle à la valeur de la marque).

212.2. Le formalisme des processus ponctuels peut être étendu à ces semis marqués.

Tout comme au paragraphe (112.2), il est possible de définir des processus aléatoires dont les réalisations sont des semis de points marqués : il s'agit cette fois de processus ponctuels marqués, des objets mathématiques qui peuvent générer une infinité de semis de points marqués, tous différents, mais qui partagent certaines propriétés communes, en particulier la structure spatiale des points et des marques.

- Pour un semis marqué, on peut considérer séparément la position des points (le semis proprement dit) et l'attribution des marques. L'étude préalable du semis seul est possible avec les outils présentés dans la partie I : les différents résultats obtenus au sous-chapitre (112) pour les processus ponctuels s'appliquent de façon similaire dans le cas d'un semis marqué. En particulier, il est possible de définir, pour le semis de points, les propriétés de premier et second ordre comme au paragraphe (112.4), et pour la position des points le processus de Poisson (cf. 112.5) sert toujours d'hypothèse nulle.

- Néanmoins, la présence de marques qualitatives (par exemple l'espèce) ou quantitatives (par exemple la circonférence) associées aux points donne aux processus ponctuels marqués des propriétés supplémentaires, et rend leur analyse un peu plus complexe. C'est sans doute la raison pour laquelle on trouve dans la bibliographie encore peu de travaux sur les semis marqués (Stoyan, 1987 in Goulard *et al.*, 1995).

Dans cette deuxième partie, nous faisons à nouveau les hypothèses d'homogénéité, d'isotropie et d'ergodicité (cf. 112.3 et 112.6), à la fois pour le semis (la position des points) et la répartition des marques.

212.3. Pour les marques aussi on peut définir une propriété de premier et de second ordre.

- Sous l'hypothèse d'homogénéité, la propriété de premier ordre d'une marque M est une fonction $\lambda_M(m)$ qui caractérise la probabilité, pour un point quelconque du semis marqué, d'avoir pour marque la valeur m. De façon générale, la représentation par histogramme permet de représenter la propriété de premier ordre d'un peuplement complexe. Pour un peuplement mélangé par exemple, la propriété de premier ordre de la marque "espèce" correspond aux pourcentages de chaque espèce, c'est-à-dire au taux de mélange (figure 212.b.(i)). Pour un peuplement irrégulier, la propriété de premier ordre de la circonférence correspond à l'histogramme des effectifs en classe de circonférence[87] (figure 212.b.(ii)&(iii)).

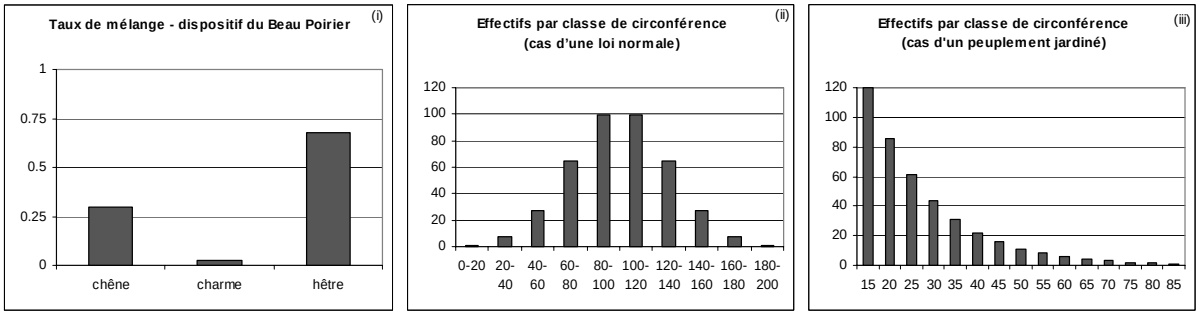


Figure 212.b : Exemple des propriétés de premier ordre d'un peuplement complexe : (i) taux de mélange dans le dispositif du Beau Poirier; (ii) histogramme des effectifs par classe de circonférence pour une répartition gaussienne des circonférences (moyenne 100, écart type 30); (iii) histogramme des effectifs par classe de circonférence pour un peuplement jardiné théorique.

- Sous l'hypothèse d'homogénéité et d'isotropie, je propose de caractériser la propriété de second ordre d'une marque M par une fonction simplifiée[88], $g_M(r,m,m')$. Pour cela, je suppose fixée la réalisation de la position des points, et je définie $g_M(r,m,m')$ à l'aide de la

[87] Avec la méthode des noyaux, on pourrait également estimer une fonction de distribution continue pour les marques quantitatives. J'ai choisi de garder la représentation par histogramme qui est plus proche des outils utilisés par les gestionnaires.
[88] Pour une définition plus générale, voir par exemple Cressie (1993, p.696).

probabilité conjointe P pour que deux points du semis, à distance r, aient pour marques les valeurs m et m' (équation 212.c)[89]. Cette fonction exprime donc d'une certaine façon les relations de voisinage entre les valeurs d'une marque. Pour cette raison, comme précédemment la propriété de second ordre de la marque M peut être utilisée pour décrire sa structure (nous y reviendrons au chapitre 22). La fonction $g_M(r,m,m')$ peut également être reliée au nombre de voisins de marque m' à distance r d'un point de marque m.

Equation 212.c : Pour deux points A_1 et A_2 du semis, distants de r,

$$P(M(A_1)=m \text{ et } M(A_2)=m') = \lambda_M(m)\lambda_M(m')g_M(r,m,m')$$

212.4. L'hypothèse de répartition complètement aléatoire des marques peut être choisie comme hypothèse nulle pour les processus ponctuels marqués.

Sous l'hypothèse de répartition complètement aléatoire des marques (également parfois appelée hypothèse d'étiquetage aléatoire), on considère que les valeurs des marques sont attribuées aléatoirement aux différents points du semis. Dans ce cas, la probabilité qu'un point du semis ait une valeur de marque donnée m est indépendante des valeurs de marque attribuées aux autres points, si bien que d'après l'équation (212.c) la propriété de second ordre $g_M(r,m,m')$ est constante et vaut 1.

- Dans le cas de marques qualitatives, comme l'espèce, l'hypothèse de répartition complètement aléatoire des marques se traduit par le fait que chaque point du semis, quelle que soit sa position et son voisinage, a la même probabilité d'appartenir à une espèce donnée (cette probabilité est le taux de mélange de l'espèce). Si, autour des points d'une espèce e_1 on trouve en moyenne une proportion plus élevée de points de l'espèce e_2, on dit qu'il y a attraction entre les marques e_1 et e_2. Inversement, on parle de répulsion entre les marques e_1 et e_2 s'il y a, autour des points d'espèce e_1, une proportion plus faible de points d'espèce e_2.

- Dans le cas de marques quantitatives, comme la circonférence, l'hypothèse de répartition complètement aléatoire des marques est en fait une hypothèse de non-corrélation des différentes valeurs affectées aux points du semis. Lorsque les circonférences de points proches ont tendance à être plus proches entre elles, on dit que les circonférences présentent une corrélation positive. Inversement, si les circonférences de points proches ont tendance à avoir des valeurs très éloignées, on parle de corrélation négative.

212.5. Dans certains cas, il est plus pratique de distinguer différentes sous-populations, et de définir une hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations.

Certaines variables, comme l'espèce, permettent de séparer les arbres en sous-populations susceptibles d'avoir une structure et un comportement très différents. Dans ce cas, on peut étudier dans un premier temps séparément les propriétés de chaque sous-population[90] (et en particulier leur structure spatiale), et dans un deuxième temps caractériser les relations entre sous-populations.

---

[89] $g_M(r,m,m')$ est assez proche de la fonction $k_{mm}(r)$ définie par Penttinen *et al*. (1992).

[90] C'est d'ailleurs ce qu'on a fait par exemple pour le pin sylvestre et le châtaignier dans le dispositif de Lamotte-Beuvron (cf. 124.1) ; et c'est également le choix de plusieurs auteurs (par exemple Collinet, 1997; Couteron & Kokou, 1997).

Lorsque l'on distingue différentes sous-populations, l'hypothèse nulle pour la répartition des marques ne peut être celle que nous avons définie au paragraphe (212.4), qui porte sur l'ensemble du semis. Par contre, toujours dans le cas homogène isotrope, on peut définir une hypothèse d'indépendance de deux sous-populations, qui est vérifiée lorsque, la structure spatiale des différentes sous-populations étant fixée, la position relative de deux sous-populations est totalement aléatoire. Si, autour des points d'une sous-population SP_1, les points d'une sous-population SP_2 sont plus rares que sous l'hypothèse d'indépendance, on dit qu'il y a répulsion entre les sous-populations SP_1 et SP_2. Inversement, quand le nombre de points d'une sous-population SP_2 autour des points d'une sous-population SP_1 est plus élevé que sous l'hypothèse d'indépendance, on parle d'attraction entre les sous-populations[91]. Dans le cas particulier des peuplements mélangés, j'utiliserai les expressions "attraction interspécifique" et "répulsion interspécifique" pour caractériser l'attraction ou la répulsion entre les sous-populations correspondant à deux espèces.

La décomposition en différentes sous-populations est assez naturelle pour une variable qualitative ; elle est également possible pour une variable quantitative à condition de définir des classes, par exemple des classes de circonférence. Nous y reviendrons au sous-chapitre (223). Toutefois, l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations n'a de sens biologique que si la position des points des différentes sous-populations résulte *a priori* de processus différents. L'espèce est un très bon exemple de cas où il est naturel de tester l'indépendance des sous-populations, parce que les processus de régénération varient d'une espèce à l'autre et donc peuvent entraîner des structures spatiales spécifiques très différentes. Inversement, si la position des points des différentes sous-populations résulte *a priori* d'un même processus préexistant à l'attribution des marques et à la séparation en sous-populations distinctes, l'hypothèse de répartition aléatoire des marques a plus de pertinence biologique. Ainsi, pour caractériser la répartition des arbres morts et des arbres vivants d'une même espèce, qui partagent *a priori* la même structure spatiale, on caractérisera plutôt la répartition de la marque "arbre mort" parmi l'ensemble des arbres[92]. Nous verrons au paragraphe (221.3) comment ces deux hypothèses nulles se distinguent au niveau des tests et du calcul de l'intervalle de confiance.

---

[91] Les mêmes termes d'attraction et de répulsion ont donc un sens légèrement différent selon qu'ils s'appliquent à une marque (hypothèse de répartition complètement aléatoire des marques) ou à des sous-populations (hypothèse d'indépendance des sous-populations).

[92] Nous avons déjà rencontré ce problème au chapitre (15) : dans la réserve intégrale de la Tillaie j'ai dû étudier la sous-population des arbres morts parce que les données de position des arbres vivants ne sont pas pour l'instant disponibles.

213. Comment simuler des peuplements complexes virtuels ?

Dans le sous-chapitre précédent, nous avons vu comment les processus ponctuels marqués permettent de modéliser des peuplements complexes dans le cadre de notre nouvelle hypothèse de représentation. L'objectif de ce sous-chapitre est de montrer comment utiliser ces processus ponctuels marqués pour simuler des peuplements virtuels complexes.

213.1. La notion de peuplements virtuels peut être étendue aux processus ponctuels marqués.

De même qu'au sous-chapitre (113) nous avons utilisé des processus ponctuels pour simuler des peuplements virtuels simples, avec seulement la position des arbres, il est possible d'utiliser les processus ponctuels marqués pour simuler des peuplements virtuels complexes, pour lesquels, suivant notre hypothèse de représentation (cf. 211.3), les arbres ont également une espèce et une circonférence.

A cet effet, les différentes méthodes présentées au sous-chapitre (113) peuvent être utilisées pour simuler la position des points, soit pour l'ensemble du semis, soit pour différentes sous-populations séparément. D'autres méthodes de simulation peuvent être développées pour attribuer à ces points une variable qualitative (l'espèce) et une variable quantitative (la circonférence). Les routines informatiques utilisées à cet effet sont présentées en annexe (D1).

213.2. Deux exemples de répartition aléatoire d'une circonférence.

Considérons un semis de points quelconque, dont la structure spatiale a pu être simulée par les routines décrites au sous-chapitre (113). La répartition complètement aléatoire des valeurs d'une marque M entre les différents points du semis (cf. 212.4) est très utile, puisqu'elle peut être utilisée pour simuler l'hypothèse nulle correspondante, en particulier pour le calcul d'intervalle de confiance par la méthode de Monte Carlo.
Comme pour le processus de Poisson, on peut distinguer en réalité deux cas de figure :

- Le cas où les valeurs des marques sont tirées aléatoirement dans une loi connue, qui correspond d'ailleurs à la propriété de premier ordre de la marque ;

- Le cas où les valeurs des marques sont fixées (par exemple par des données d'inventaire, ou un histogramme prédéfini des effectifs par classe de taille) et où seule l'attribution d'une marque à un point résulte d'un processus aléatoire. Ce dernier cas correspond en fait à l'hypothèse de répartition aléatoire des marques conditionnellement à la liste de marques donnée. Comme il n'y a qu'une réalisation du processus marqué étudié (le semis marqué représentant le peuplement), on utilise en général plutôt cette hypothèse conditionnelle.

La simulation de ces deux hypothèses de répartition aléatoire des valeurs d'une marque M est simple. Dans le premier cas, il suffit en effet d'attribuer à chaque point du semis une valeur de la marque issue d'un tirage pseudo-aléatoire dans la loi $\lambda_M(m)$. Dans le deuxième cas, on ordonne aléatoirement les différentes valeurs de marques données, puis on les attribue aux différents points du semis.

Dans ce paragraphe, je propose deux exemples de peuplements virtuels, créés en collaboration avec B. Courbaud, pour lesquels les circonférences ont été réparties aléatoirement dans le semis (figure 213.a).

- Dans le premier exemple, les circonférences sont tirées dans une loi normale de moyenne 100 cm et d'écart type 30 cm (cf. figure 121.b.(ii)), puis attribuées aléatoirement dans un semis simulé de 100 points, sur 1/4 d'hectare, de structure régularisée selon la procédure présentée au paragraphe (113.5). Les caractéristiques (densité, circonférence) de ce peuplement ont été inspirées de la norme Bartet (1976) pour les peuplements purs d'épicéa à 100 ans.

- Pour le deuxième exemple, les valeurs des circonférences proviennent d'un histogramme des effectifs par classe de circonférence "type" pour un peuplement jardiné (figure 212.b.(iii)), réparties aléatoirement sur un semis de Poisson. Il s'agit donc cette fois de l'hypothèse de répartition complètement aléatoire des marques conditionnellement à une liste de marques données.

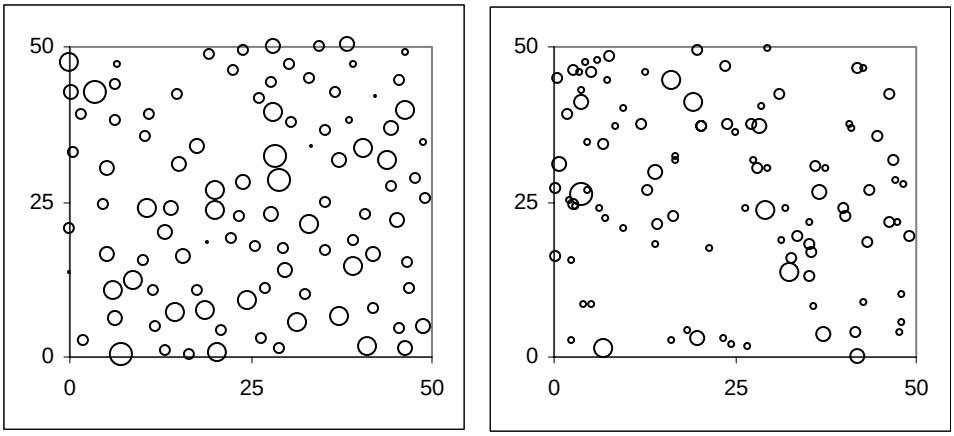


Figure 213.a. : Deux exemples de peuplements virtuels avec répartition complètement aléatoire des circonférences.

213.3. Un exemple de deux sous-population indépendantes.

La deuxième hypothèse nulle, que nous avons vue au paragraphe (212.5), correspond à l'hypothèse d'indépendance de différentes sous-populations. Elle est également très utile pour calculer des intervalles de confiance par la méthode de Monte Carlo, et facile à simuler. Il suffit en effet tout simplement de simuler séparément les différentes sous-populations, puis de les superposer.

La figure (213.b) donne deux exemples de peuplements virtuels mélangés constitués de deux espèces supposées indépendantes. Dans le premier exemple, l'espèce e_1 (en gris, 30 arbres) et l'espèce e_2 (100 arbres) suivent une répartition de Poisson. Dans le deuxième exemple, l'espèce e_1 (en gris, 200 arbres) a une structure spatiale régulière, et l'espèce e_2 (100 arbres) suit une répartition de Poisson. Dans les deux cas les deux sous-populations ont été simulées séparément suivant les méthodes décrites au sous-chapitre (113), puis superposées.

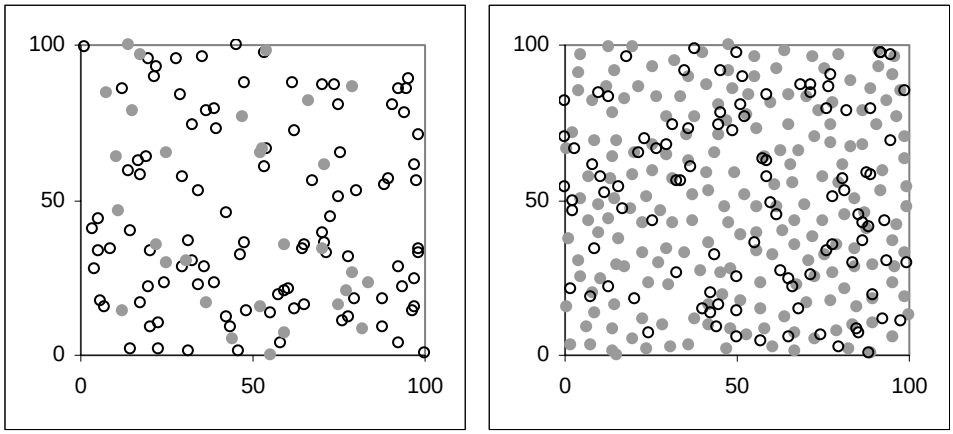


Figure 213.b : Deux exemples de peuplements mélangés constitués de deux espèces indépendantes.

213.4. La méthode des processus de Gibbs peut être étendue aux peuplements plus complexes.

Dans la réalité, les interactions entre espèces ou entre classes de taille et d'âge induisent souvent des structures plus complexes que les deux hypothèses nulles précédentes. La classe générale des processus de Gibbs, que nous avons déjà utilisée au paragraphe (113.5), est un outil efficace pour simuler des peuplements virtuels plus complexes en terme de structure du mélange ou entre classes de circonférence (Goulard *et al.*, 1996).

Avec la nouvelle hypothèse de représentation, on peut utiliser exactement la même méthode de simulation, avec cette fois une fonction de coût[93] associée au processus qui ne dépend plus uniquement de la distance entre deux arbres, mais aussi de leur espèce et de leur circonférence. Ainsi, $f(r, e_1, e_2, C_1, C_2)$ représente le coût associé à la présence de deux points d'espèces e_1 et e_2, de taille C_1 et C_2, séparés par la distance r. Comme précédemment, on part d'un semis quelconque, et on le fait évoluer vers une réalisation probable du processus de Gibbs en modifiant, à chaque itération, la position d'un point choisi au hasard, de façon à diminuer la fonction de coût totale.
Il est également possible avec cette méthode de considérer une sous-population fixe, et de ne modifier que la position des autres points. Ceci est très utile si on veut simuler des sous-populations correspondant à des dates d'installation successives : dans ce cas, on peut définir la position des arbres les plus jeunes en fonction de leur relation à la sous-population plus âgée[94]. Enfin, on peut également considérer que toutes les positions sont fixes, et à chaque itération permuter seulement les marques entre deux points, ce qui permet de modifier la répartition spatiale des marques sans modifier la structure spatiale du peuplement.

- La figure (213.c) présente deux exemples de semis mélangés simulés avec (i) répulsion et (ii) attraction interspécifique. Ils ont été obtenus en considérant une première espèce fixe (e_1 en gris, 30 arbres répartis suivant un semis de Poisson), et en faisant évoluer la position des arbres de la deuxième espèce (e_2, 100 arbres) avec des fonctions de coût interspécifique positive ou négative.

[93] Cette fonction de coût f(r) est souvent appelée potentiel d'interaction de paire, par analogie avec les interactions entre particules en physique. Je préfère éviter ce terme, qui ne doit pas être confondu avec le terme interaction dans son sens écologique.
[94] Le cas échéant, il peut être nécessaire pour cela d'avoir les données de position des arbres morts.

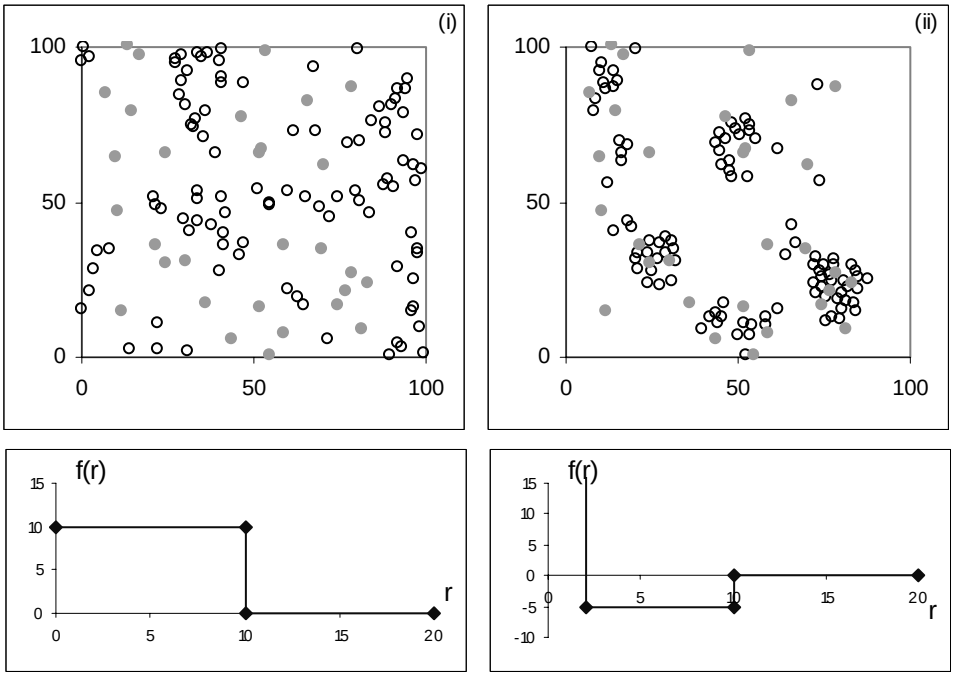


Figure 213.c : Deux exemples de peuplements mélangés virtuels avec répulsion (i) ou attraction (ii) interspécifique, et les fonctions de coût correspondantes.

- La figure (213.d) présente deux autres semis simulés complexes, irréguliers, avec répulsion ou attraction entre les différentes classes de circonférence. Ils ont été obtenus à partir du peuplement virtuel jardiné présenté en figure (213.a), en considérant la position des arbres fixe, et en faisant évoluer les marques par permutation avec une fonction de coût positive ou négative proportionnelle au carré de la différence entre les circonférences des arbres considérés.

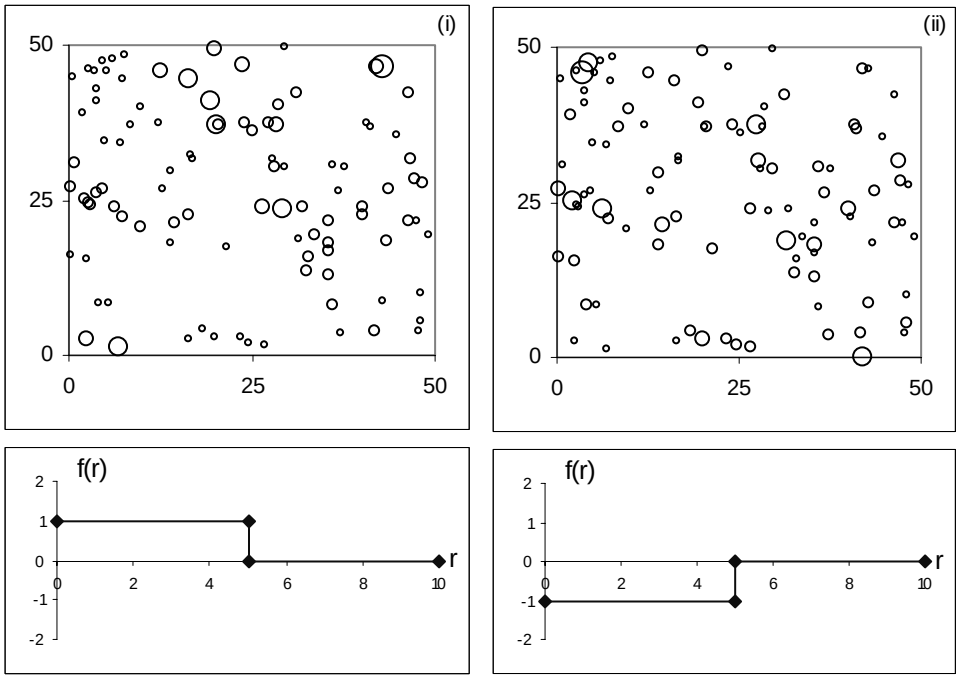


Figure 213.d : Deux exemples de peuplements irréguliers virtuels avec répulsion (i) ou attraction (ii) entre les différentes classes de circonférence.

213.5. Un exemple d'application à la comparaison de différents scénarios sylvicoles.

En collaboration avec B. Courbaud, nous avons utilisé ces routines pour simuler des peuplements virtuels complexes, composés de deux ou trois sous-populations d'âges différents, destinés à servir de conditions initiales pour comparer différents scénarios sylvicoles en pessière irrégulière de montagne[95].
La figure (213.e) présente deux exemples de tels peuplements.

- Le premier correspond à un peuplement virtuel d'épicéa comportant deux étages, composé sur 1ha de 62 vieux arbres (environ 130 ans), et 271 jeunes (environ 50 ans). La répartition des vieux arbres a été simulée par un processus de Gibbs avec répulsion à 4m. Pour la sous-population des jeunes, nous avons utilisé un autre processus de Gibbs, avec répulsion entre jeunes à 4 m et répulsion par rapport aux vieux arbres à 5 m.

- Le deuxième peuplement correspond à un peuplement jardiné, toujours pour l'épicéa, pour lequel nous avons distingué trois sous-populations : les arbres les plus vieux (de diamètre au moins 50 cm, représentés par des disques gris) ont été simulés par un processus de Gibbs avec une répulsion à 8 m, puis les arbres intermédiaires (de diamètre compris entre 30 et 45 cm, représentés par des disques blancs) ont été répartis par un deuxième processus de Gibbs, avec une répulsion à 4 m des vieux arbres, et enfin la troisième sous-population des plus jeunes (de diamètre inférieur à 25 cm, représentés par des croix) a été simulée par un troisième processus de Gibbs, avec attraction entre jeunes à 5 m et répulsion à 2 m pour les deux autres sous-populations.

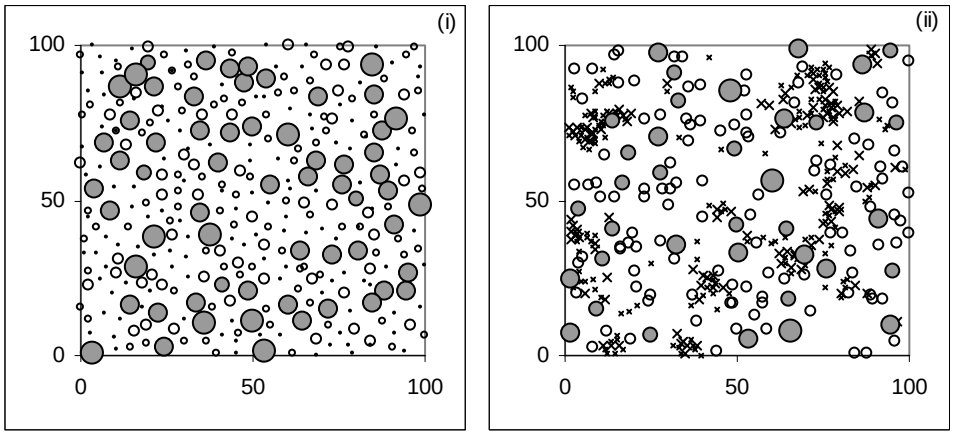


Figure 213.e : Un peuplement virtuel à deux étages (i), et un peuplement virtuel jardiné (ii) obtenus par simulation de plusieurs processus de Gibbs.

Partant de ces peuplements virtuels, nous avons utilisé le modèle de croissance de Courbaud (1997) intégré sur la plate-forme CAPSIS (Dreyfus & Bonnet, 1996) pour simuler d'une part la croissance des arbres et d'autre part différents scénarios d'éclaircie. Le résultat des différents scénarios a été ensuite analysé sur plusieurs critères : production, stabilité du peuplement et possibilités de régénération (Courbaud *et al.*, soumis).

[95] Ce travail a été réalisé pour un TP avec les élèves de la Formation des Ingénieurs Forestiers (ENGREF Nancy), le 14/11/98.

214. Bilan.

Dans ce premier chapitre, nous avons vu comment notre hypothèse de représentation des peuplements pouvait être étendue pour tenir compte de la variabilité individuelle des arbres dans les peuplements complexes. Le formalisme des processus ponctuels marqués s'est avéré très utile pour représenter des peuplements avec mélange d'espèces ou irrégularité des circonférences, ainsi que pour simuler des peuplements virtuels complexes vérifiant certaines contraintes de structure (répartition aléatoire des marques, attraction ou répulsion interspécifique, indépendance de sous-populations, corrélations entre les circonférences...).

Toutefois cette approche des peuplements complexes présente quelques limites :

- Notre hypothèse de représentation, quoique plus complète que celle de la partie I, est très loin de prendre en compte toute la variabilité individuelle des peuplements complexes. De nombreuses autres variables, comme la hauteur, la surface de houppier, l'âge, ou l'état sanitaire de l'arbre, jouent un rôle important dans la dynamique du système.

- Comme dans la partie I, l'utilisation d'un formalisme mathématique comme les processus ponctuels, et la simulation de peuplements virtuels, nous éloignent de notre objet d'étude, unique et complexe. Nous sommes en particulier à nouveau contraints à faire les hypothèses d'homogénéité, d'isotropie et d'ergodicité, et d'utiliser des générateurs de nombres pseudo-aléatoire (cf. 114).

- Enfin, la simulation de peuplements virtuels est encore plus délicate avec notre nouvelle hypothèse de représentation, car il y a plus de paramètres à modéliser que dans la partie I (position des points, mais aussi affectation des marques et relations entre ces marques). Il est primordial de garder à l'esprit que les résultats de ces simulations sont le reflet des modèles de structure inclus dans le processus ponctuel, qu'il convient donc tout particulièrement de confronter à des données réelles.

22. Ces variables se structurent dans l'espace.

220. Introduction.

Nous avons défini au chapitre (21) une nouvelle hypothèse de représentation des peuplements, adaptée aux peuplements complexes, qui prend en compte une variable qualitative (l'espèce) et une variable quantitative (la circonférence). *A priori* ces différentes variables ne sont pas réparties aléatoirement dans le peuplement, et il existe différentes méthodes pour décrire et caractériser la façon dont elles se structurent dans l'espace (voir par exemple Bachacou & Chessel, 1979; Picard, 1996).

Dans ce chapitre, avec la fonction intertype $L_{1.2}(r)$, nous étendrons au mélange d'espèces (sous-chapitre 221) la fonction L(r) utilisée dans la partie I. Nous construirons ensuite, à partir du corrélogramme, une nouvelle fonction $K_{COR}(r)$ pour caractériser la structure spatiale de la circonférence (sous-chapitre 222). Nous verrons enfin au sous-chapitre (223) comment celle-ci peut également être décrite par la fonction intertype.

Ces trois sous-chapitres présentent des outils classiques de la bibliographie (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Cressie, 1993), et sont plus particulièrement destinés aux lecteurs peu coutumiers des statistiques spatiales.

221. La fonction intertype $L_{1.2}(r)$ permet de décrire la structure spatiale du mélange.

A partir de la fonction L(r) définie dans partie I, nous allons construire une fonction intertype $L_{1.2}(r)$ pour décrire la structure spatiale d'un mélange d'espèces.

221.1. La structure spatiale d'un mélange de deux espèces peut être caractérisée par une fonction $K_{1.2}(r)$ similaire à la fonction de Ripley K(r).

Considérons un peuplement mélangé comportant 2 espèces notées e_1 et e_2. Soient N_1 et N_2 le nombre d'arbres d'espèce e_1 et e_2 dans le domaine d'étude, λ_1 et λ_2 les densités respectives des deux espèces, et $\lambda=\lambda_1+\lambda_2$ la densité totale du peuplement. On se place toujours sous l'hypothèse d'homogénéité et d'isotropie. De même que la fonction K(r) peut être définie à partir du nombre moyen de voisins autour d'un point quelconque du peuplement (cf. 122.1), on peut définir une fonction intertype $K_{1.2}(r)$ telle que, pour tout r, $\lambda_2 K_{1.2}(r)$ est l'espérance du nombre de voisins d'espèce e_2 à distance inférieure ou égale à r d'un point quelconque du semis d'espèce e_1 (équation 221.a). On peut montrer que la fonction intertype entre deux espèces ne dépend pas de l'ordre des deux espèces, c'est-à-dire que $K_{1.2}(r)=K_{2.1}(r)$.

Equation 221.a :

$$\lambda_2 K_{1.2}(r) = E(\textit{nombre de voisins d'espèce } e_2 \textit{ à distance} \leq r \textit{ d'un point d'espèce } e_1)$$

La fonction intertype $K_{1.2}(r)$ est donc l'équivalent, pour l'étude des marques, de la fonction K(r) définie au chapitre (12), et les différents résultats obtenus pour K(r) sont encore vérifiés pour $K_{1.2}(r)$. En particulier, la fonction intertype est directement reliée (équation 221.b) à la propriété de second ordre des marques $g_M()$ définie au paragraphe (212.3), elle caractérise donc bien la structure spatiale des marques.

Equation 221.b : $$K_{1.2}(r) = \int_{s=0}^{r} g_M(s, e_1, e_2)\, 2\pi s\, ds$$

L'estimation de $K_{1.2}(r)$ peut se faire de façon similaire à celle de K(r), avec les mêmes facteurs de correction pour les effets de bord (cf. 122.5) (équation 221.c), où i décrit les arbres d'espèce e_1, j décrit les arbres d'espèce e_2, et k_{ij} est le coefficient de correction des effets de bord défini en (122.4), calculé cette fois sur la distance entre A_i et A_j[96].
Cet estimateur de $K_{1.2}(r)$ est non biaisé, et en espérance on a encore : $E(\hat{K}_{1.2}(r)) = E(\hat{K}_{2.1}(r))$. Toutefois, à cause des corrections d'effet de bord (qui ne sont pas symétriques pour les deux espèces), les valeurs de $\hat{K}_{1.2}(r)$ et $\hat{K}_{2.1}(r)$ estimées sur une réalisation particulière peuvent être légèrement différentes. On peut en fait définir un meilleur estimateur de $K_{1.2}(r)$ en utilisant une moyenne pondérée de $\hat{K}_{1.2}(r)$ et $\hat{K}_{2.1}(r)$ (Lotwick & Silverman, 1982; Diggle, 1983, p.108). Dans mon travail de thèse, j'ai toutefois choisi de conserver l'estimateur le plus simple, $\hat{K}_{1.2}(r)$, qui est directement interprétable en terme de nombre de voisins.

Equation 221.c : $$\hat{K}_{1.2}(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}_2} \frac{1}{N_1} \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=1}^{N_2} k_{ij}$$

[96] Le coefficient $k_{ij}=0$ si la distance entre A_i et A_j est plus grande que r, $k_{ij}=1$ sinon, et pour les points proches du bord k_{ij} est l'inverse de la proportion du cercle C_{ij} à l'intérieur du domaine d'étude.

221.2. La fonction $L_{1.2}(r)$ est plus facile à interpréter.

Comme pour les semis simples (cf. 122.5), on utilise généralement plutôt une fonction modifiée $L_{1.2}(r)$ (équation 221.d), qui est plus facile à interpréter que $K_{1.2}(r)$ et dont l'estimateur[97] présente une variance plus stable. Cette fonction, appelée généralement fonction intertype, a été utilisée par plusieurs auteurs pour décrire la structure du mélange dans des peuplements mélangés (Duncan, 1991; Traissac, 1998b; Chen & Bradshaw, 1999).

Equation 221.d : $L_{1.2}(r) = \sqrt{\frac{K_{1.2}(r)}{\pi}} - r$ estimée par $\hat{L}_{1.2}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{1.2}(r)}{\pi}} - r$

- Sous l'hypothèse d'indépendance des sous-populations (cf. 212.5), la fonction $K_{1.2}(r)$ vaut par définition πr^2, et donc $L_{1.2}(r)$ est nulle pour tout r. Des valeurs positives de $L_{1.2}(r)$ traduisent une attraction interspécifique, et inversement des valeurs négatives traduisent une répulsion interspécifique.

- Sous l'hypothèse de répartition aléatoire des marques (cf. 212.4), on peut montrer que la fonction $K_{1.2}(r)$ est égale à $K(r)$[98], et donc $L_{1.2}(r)$ est égale à la fonction $L(r)$ calculée sur l'ensemble du semis. Des valeurs supérieures de $L_{1.2}(r)$ traduisent une attraction entre les marques e_1 et e_2, et inversement des valeurs inférieures correspondent à une répulsion entre les marques.

221.3. Deux intervalles de confiance différents doivent être calculés pour les deux hypothèses nulles.

Les réalisations des processus ponctuels marqués présentent une certaine variabilité, qui peuvent donner aux estimations de $L_{1.2}(r)$ des valeurs légèrement différentes des valeur théorique, en particulier pour l'une ou l'autre des hypothèses nulles. Comme au paragraphe (123.1), la définition d'un intervalle de confiance permet de tenir compte de cet aléa.
Pour une distance r fixée, on peut tester les deux hypothèses nulles de répartition aléatoire des marques et d'indépendance des sous-populations avec un intervalle de confiance local. On utilise pour cela une méthode similaire à celle utilisée dans le cas des semis simples, c'est-à-dire qu'on simule un grand nombre N_{sim} de semis marqués suivant l'hypothèse testée, on calcule à chaque fois l'estimation $\hat{L}_{1.2}(r)$, puis pour chaque r on ordonne les valeurs $\hat{L}_{1.2}(r)$ et on estime les bornes de l'intervalle de confiance local en r, avec un risque α, par les statistiques d'ordre $N_{sim}\alpha/2$ et $N_{sim}(1-\alpha/2)$. Pour les applications, j'ai utilisé comme précédemment 10000 simulations et un risque α=1%.

La construction de cet intervalle de confiance soulève les mêmes problèmes qu'au sous-chapitre (123) : il s'agit bien d'un intervalle de confiance local à r fixé, qui ne permet pas de faire des tests globaux rigoureux[99]. Toutefois, comme pour la fonction L(r), j'ai choisi de considérer que cet intervalle reste une bonne approximation d'un intervalle de confiance

---

[97] Comme pour la fonction $K_{1.2}(r)$, on pourrait définir un meilleur estimateur de $L_{1.2}(r)$ en utilisant une moyenne pondérée de $\hat{K}_{1.2}(r)$ et $\hat{K}_{2.1}(r)$ (cf. 221.1).

[98] En effet, le nombre de voisins à distance r d'un point quelconque du peuplement, par exemple d'espèce e_1, est par définition : $\lambda K(r)$, et sous l'hypothèse de répartition aléatoire des marques une proportion λ_2/λ de ces voisins appartient en moyenne à l'espèce e_2.

[99] La construction de tests globaux est bien sûr possible, mais plus complexe (voir par exemple Diggle, 1983, p.110).

global pour un risque d'environ 10%, et de l'utiliser pour interpréter la structure spatiale du mélange.

Les hypothèses nulles de répartition aléatoire des marques (cf. 212.4) ou d'indépendance des sous-populations (cf. 212.5) correspondent à des intervalles de confiance différents.

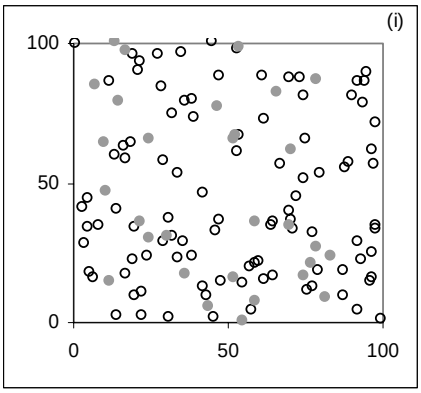
- Pour l'hypothèse de répartition aléatoire des marques, on considère généralement que la position des points du semis est fixe, et à chaque simulation on utilise une nouvelle attribution aléatoire de l'ensemble des marques. Il s'agit donc en réalité d'une hypothèse nulle de répartition aléatoire des marques conditionnellement à une réalisation précise de la position des points.

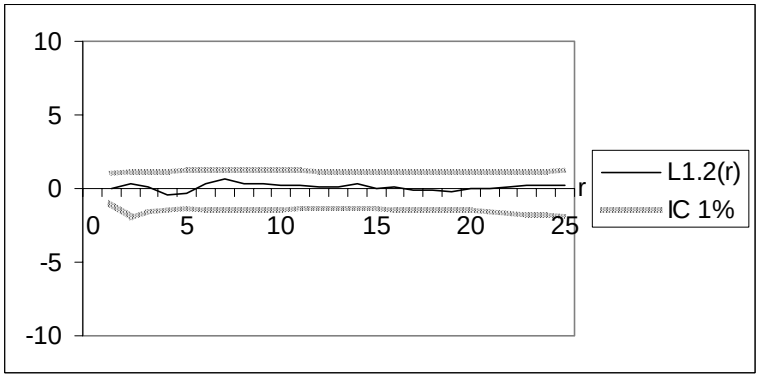
- Pour l'hypothèse d'indépendance des sous-populations, on considère que la structure spatiale des deux sous-populations est fixée, mais que leur position relative est aléatoire. A chaque simulation, on garde donc une sous-population fixe, et on décale la deuxième d'un vecteur aléatoire. Comme le domaine est borné, on considère qu'il s'agit d'un tore de façon à ce que les deux sous-populations occupent toujours le même domaine d'étude. Dans le cas d'un domaine de forme quelconque, il est toutefois nécessaire d'éliminer à chaque décalage les points en dehors du domaine d'étude (cf. annexe D4).

Dans la suite de ce mémoire, j'utiliserai et je calculerai des estimations de la fonction $L_{1.2}(r)$, mais pour simplifier les notations j'écrirai "$L_{1.2}(r)$" à la place de "$\hat{L}_{1.2}(r)$". Les routines de calcul que j'ai implémentées en langage C pour estimer ces fonctions sont présentées en annexe (D4).

221.4. Quelques exemples sur des semis simulés.

La figure (221.e) présente les valeurs des fonctions intertypes $L_{1.2}(r)$ calculées pour 3 semis simulés mélangés présentés aux paragraphes (213.3) et (213.4). Pour ces trois semis, la sous-population correspondant à l'espèce e_1 (en gris, 30 arbres) est la même et suit une répartition de Poisson. Dans le premier cas la sous-population d'espèce e_2 (100 arbres) est indépendante et suit également une répartition de Poisson. Dans les deux autres cas, l'espèce e_2 a été simulée avec un processus de Gibbs, suivant une répulsion à 10 m ou une attraction à 10 m. Comme il s'agit de deux sous-populations distinctes, on teste ici l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations.





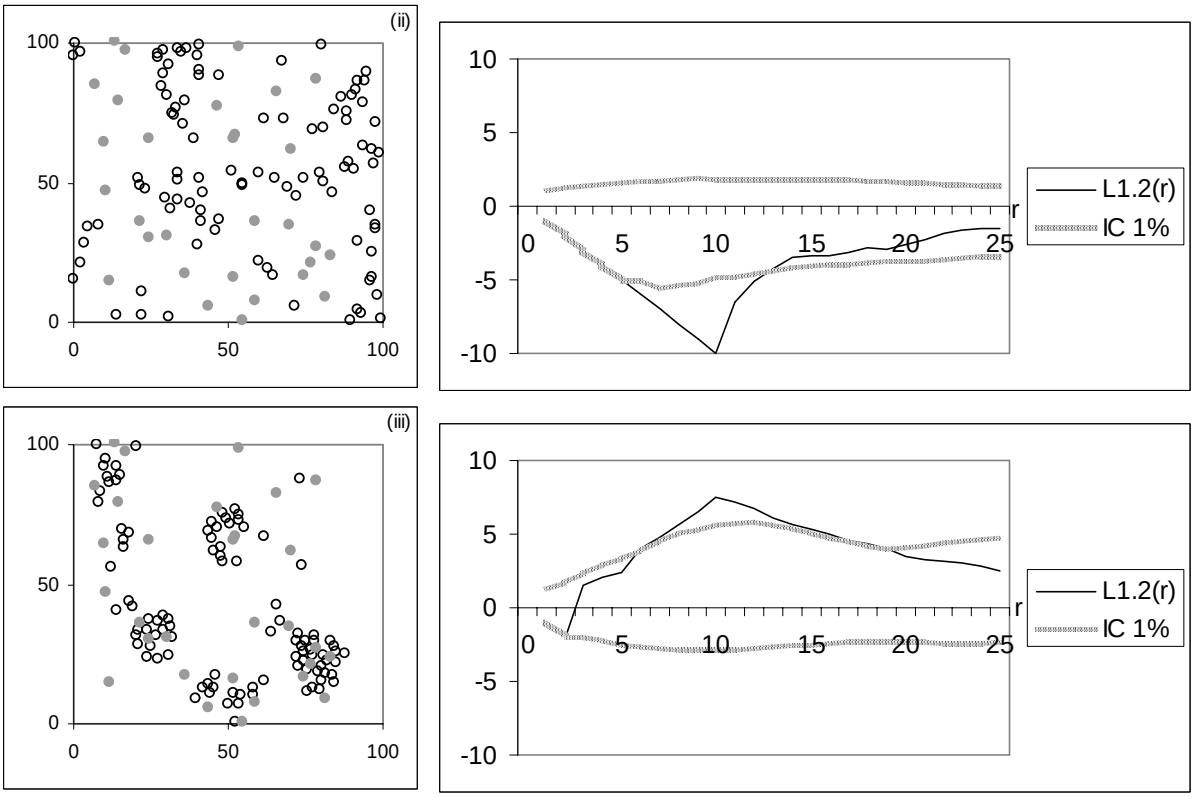


Figure 221.e : 3 exemples de fonctions intertypes $L_{1.2}(r)$ calculées sur des peuplements virtuels mélangés. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle d'indépendance des deux sous-populations.

Ces exemples illustrent le comportement général de la fonction intertype : Pour deux espèces indépendantes (figure 221.e.(i)), la fonction $L_{1.2}(r)$ reste à l'intérieur de l'intervalle de confiance, dans la cas d'une répulsion interspécifique (figure 221.e.(ii)), la fonction $L_{1.2}(r)$ prend des valeurs inférieures à la borne inférieure de l'intervalle de confiance, et enfin dans le cas d'une attraction interspécifique (figure 221.e.(iii)) la fonction $L_{1.2}(r)$ prend des valeurs supérieures à la borne supérieure de l'intervalle de confiance.
Comme pour la fonction L(r), les distances pour lesquelles la fonction $L_{1.2}(r)$ présente un pic négatif ou positif correspondent aux portées des phénomènes de répulsion ou d'attraction interspécifique.

221.5. Application à des cas réels

- Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron (annexe B2), on trouve des brins de taillis de châtaignier en mélange avec le pin sylvestre issu de plantation. La figure (221.f) présente les valeurs de la fonction intertype entre le pin sylvestre et le châtaignier, $L_{Ps.Chât}(r)$, calculée pour des petites distances (de 1 à 15 m) sur une partie du dispositif. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse d'indépendance des deux sous-populations. Sur ce cas particulier, la fonction $L_{Ps.Chât}(r)$ reste dans l'intervalle de confiance à presque toutes les distances, mais affiche néanmoins une tendance à la répulsion interspécifique. En réalité, cette tendance pourrait correspondre à deux phénomènes : (i) le fait qu'il n'ait pas été possible de planter de pin sylvestre aux emplacements des grosses souches de châtaignier, et (ii) le fait que la régénération de châtaignier se fasse principalement dans les zones éclairées, où le pin sylvestre est moins dense. Nous y reviendrons au paragraphe (272.2).

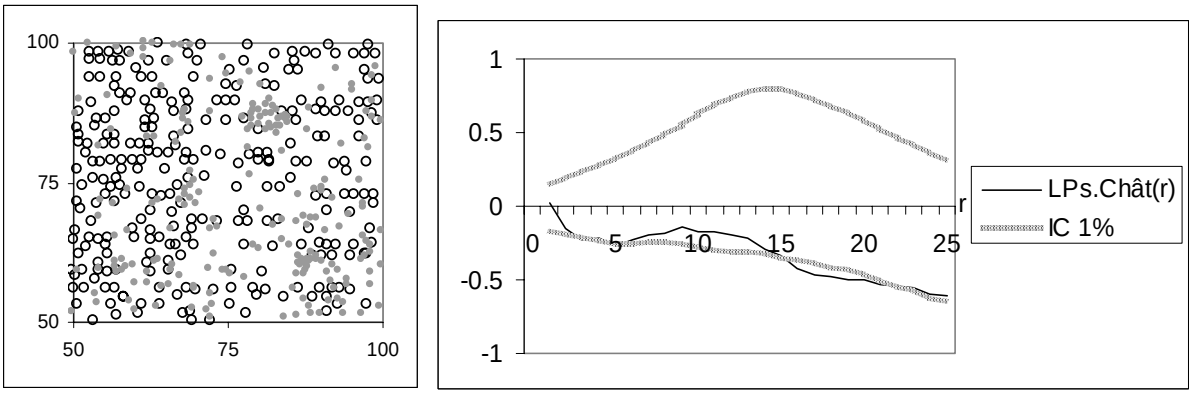


Figure 221.f : Carte d'une portion du dispositif de Lamotte-Beuvron en 1997 (les ronds blancs représentent les pins sylvestres, et le points gris les cépées de châtaignier), et la fonction intertype $L_{Ps.Chât}(r)$. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse d'indépendance des deux sous-populations.

- Sur le dispositif du Beau Poirier (annexe B1), le mélange chêne et hêtre a survécu dans la partie SW[100] du dispositif. La figure (221.g) donne les valeurs de la fonction intertype $L_{C.H}(r)$ calculée entre le chêne et le hêtre pour ce mélange en 1995, ainsi que l'intervalle de confiance correspondant à l'hypothèse d'indépendance des deux sous-populations. De nouveau, la courbe reste dans l'intervalle de confiance jusqu'à 20 m : aucune structure du mélange n'est détectée aux courtes distances. Par contre, nous voyons que la fonction $L_{C.H}(r)$ garde des valeurs élevées pour les grandes distances. Comme pour la fonction L(r), ceci témoigne du caractère hétérogène du peuplement (cf. 123.6), cette fois pour le mélange, et correspond au fait que l'ensemble des chênes survivants en 1995 sont regroupés dans la moitié SW du dispositif. L'analyse de la structure spatiale du mélange sur le dispositif du Beau Poirier n'a donc pas de sens si elle ne tient pas compte de cette hétérogénéité. Nous y reviendrons au paragraphe (321.5).

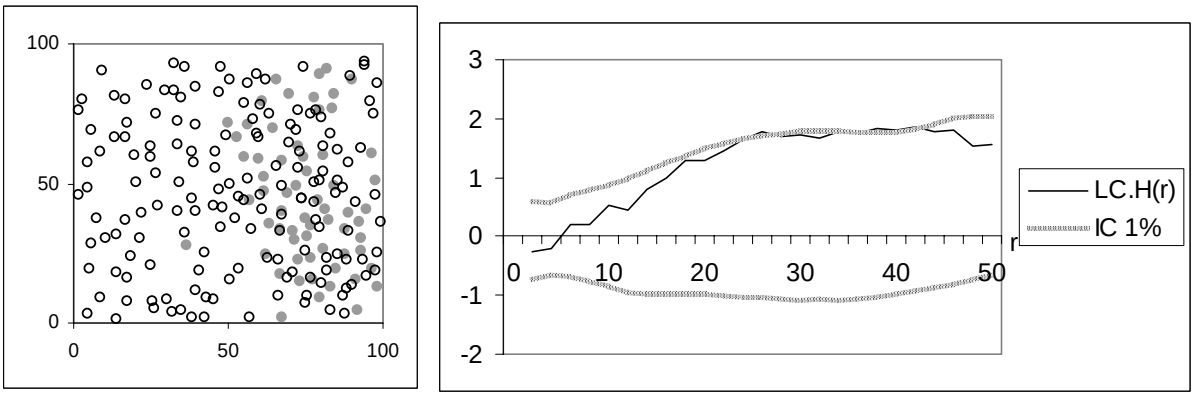


Figure 221.g : Carte du dispositif du Beau Poirier en 1995 (les ronds blancs représentent les hêtres, et le points gris les chênes), et la fonction intertype $L_{C.H}(r)$. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse d'indépendance des deux sous-populations.

[100] La partie SW du dispositif de Beau Poirier correspond à la moitié droite sur la figure.

221.6. Ce principe peut être étendu dans le cas d'un mélange de plus de deux espèces.

Par construction la fonction intertype $L_{1.2}(r)$ caractérise la structure spatiale des relations entre deux espèces. Dans la pratique, nous pouvons être amenés à étudier des mélanges de plus de deux espèces. Dans ce cas, on peut construire, pour chaque couple d'espèce (e_i,e_j), les fonctions $K_{i.j}$ et $L_{i.j}$ qui explicitent les interactions entre les deux espèces e_i et e_j, telles que $\lambda_j K_{i.j}(r)$ est l'espérance du nombre de voisins d'espèce e_j à distance inférieure ou égale à r d'un point quelconque du semis d'espèce e_i, et $L_{i.j}$ est défini par l'équation (221.h).

Equation 221.h : $$L_{i.j}(r) = \sqrt{\frac{K_{i.j}(r)}{\pi}} - r$$

Avec cette notation, la fonction $L_{i.i}(r)$ est en fait simplement la fonction L(r) calculée sur la sous-population e_i, qu'on peut noter $L_i(r)$. Cependant, le calcul de l'intervalle de confiance pour tester l'indépendance des sous-populations n'a plus de sens pour ce cas particulier, il convient de calculer un intervalle de confiance correspondant à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire comme dans la partie I.

Pour décrire l'ensemble des relations spatiales interspécifiques, il peut être intéressant de présenter les courbes correspondantes dans une matrice (figure 221.i) : sur la diagonale on retrouve les fonctions L(r) calculées pour chaque sous-population, et les fonctions intertypes forment le reste de la matrice[101]. Nous utiliserons cette représentation au paragraphe (223.4).

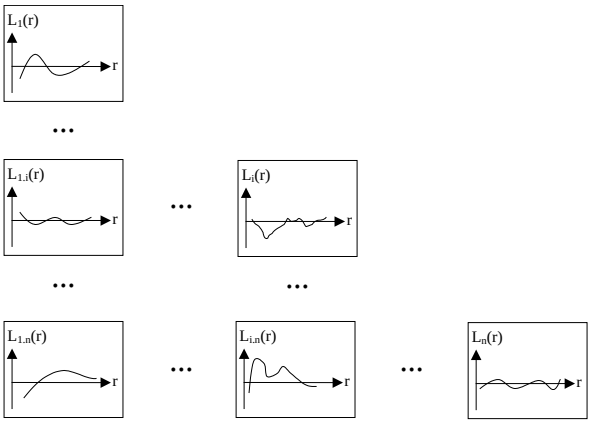


Figure 221.i : Représentation matricielle des fonctions intertypes.

La représentation matricielle pourrait être également intéressante pour explorer analytiquement les relations interspécifiques complexes dans un peuplement mélangé : à une distance d'analyse R fixée, on peut définir une matrice des relations interspécifiques M(R) (équation 221.j) sur laquelle on peut imaginer effectuer les calculs d'algèbre linéaire classiques (déterminant, diagonalisation, valeurs et vecteurs propres). En particulier, le cas d'indépendance des espèces correspond à une matrice diagonale, pour laquelle les valeurs propres caractérisent les structures spécifiques des différentes espèces à la distance R. Dans le cas général, on peut supposer que la diagonalisation de la matrice permette de définir des groupes d'espèces plus ou moins indépendants entre eux, avec de fortes interactions à l'intérieur des groupes. Les valeurs propres de la matrice devraient également apporter des informations sur la structure spatiale du peuplement. Ces hypothèses sont bien sûr de simples spéculations, mais suggèrent des directions de recherche intéressantes.

[101] Comme en espérance $L_{i.j} = L_{j.i}$, il suffit de représenter une moitié de cette matrice symétrique.

Equation (221.j) :

$$M(R)=\begin{pmatrix} L_1(R) & & & & & & & \\ L_{1.2}(R) & L_2(R) & & & & & & \\ \dots & \dots & \dots & & & & & \\ L_{1.i}(R) & L_{2.i}(R) & \dots & L_i(R) & & & & \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & & & \\ L_{1.j}(R) & L_{2.j}(R) & \dots & L_{i.j}(R) & \dots & L_j(R) & & \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \\ L_{1.n}(R) & L_{2.n}(R) & \dots & L_{i.n}(R) & \dots & L_{j.n}(R) & \dots & L_n(R) \end{pmatrix}$$

Il peut aussi être intéressant de regarder les interactions d'une espèce avec le reste du peuplement, ou de sous groupes (Mercier, 1998), car les relations interspécifiques sont complexes et ne se réduisent pas à des interactions entre deux espèces.

221.7. On peut construire une fonction intertype $L_{1.2}(r)$ pour d'autres variables qualitatives.

Pour une variable qualitative quelconque Q, constituée de modalités $q_1 ... q_n$, on peut définir exactement de la même façon les fonctions $K_{i.j}$ et $L_{i.j}$, telles que $\lambda_j K_{i.j}(r)$ est l'espérance du nombre de voisins de modalité q_j à distance inférieure ou égale à r d'un point quelconque du semis de modalité q_i, et $L_{i.j}$ est définie par l'équation (221.k). Ward *et al*. (1996) utilisent par exemple une fonction similaire pour étudier la structure spatiale de la mortalité ou de la régénération au sein d'un peuplement.

Equation 221.k :

$$L_{i.j}(r) = \sqrt{\frac{K_{i.j}(r)}{\pi}} - r$$

- Sur la réserve intégrale de la Tillaie, nous avons étudié séparément la structure spatiale des arbres morts lors des tempêtes de 1967 et de 1990. La fonction intertype $L_{67.90}(r)$ nous permet d'étudier les relations entre ces deux sous-populations. La figure (221.l) présente le résultat du calcul de $L_{67.90}(r)$ sur l'ensemble de la réserve de la Tillaie[102].

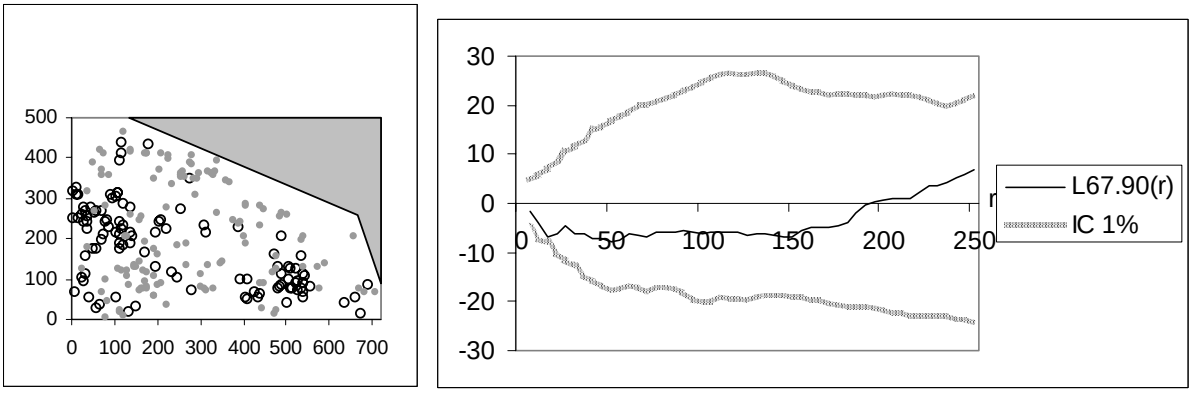


Figure 221.l : Disposition des arbres morts en 1967 (points blancs) et en 1990 (points gris) dans la réserve intégrale de la Tillaie, et la fonction intertype $L_{67.90}(r)$ correspondante. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse d'indépendance des deux sous-populations.

[102] Il est nécessaire, pour la calculer, de tenir compte de la forme complexe de la réserve (cf. annexe C1 et annexe D4).

Comme nous avons vu que les processus à l'origine de ces mortalités étaient assez différents, j'ai testé l'hypothèse nulle d'indépendance des deux sous-populations[103]. Nous voyons que la courbe $L_{67.90}(r)$ reste à l'intérieur de l'intervalle de confiance, ce qui signifie qu'on ne peut pas, avec les données disponibles, mettre en évidence de relations de dépendance entre les mortalités liées aux deux tempêtes.

- La figure (221.m) donne un autre exemple de fonction intertype généralisée, appliquée à l'étude de la structure spatiale de la gélivure du chêne, réalisé en collaboration avec G. Grandjean. Dans le dispositif d'Allogny, Grandjean *et al.* (1990) ont caractérisé chaque chêne par une variable qualitative avec deux modalités, selon qu'il est sain (s) ou présente une gélivure (g). La fonction intertype $L_{s.g}(r)$ caractérise la structure spatiale de la gélivure. Comme il s'agit d'un problème qui affecte les arbres d'une même espèce, au sein d'une même structure spatiale, j'ai construit un intervalle de confiance correspondant à l'hypothèse de répartition aléatoire des marques conditionnellement à la position des arbres (cf. 212.4). Les valeurs négatives de $L_{s.g}(r)$, inférieures au minimum de l'intervalle de confiance, montrent la répulsion entre les marques "sain" et "gélif", ce qui correspond à l'agrégation significative des arbres gélifs au sein du peuplement.

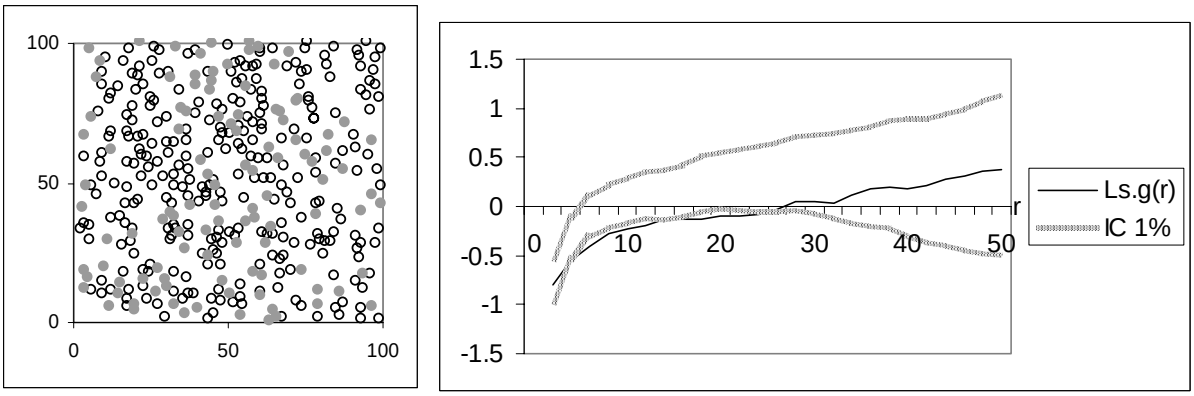


Figure 221.m : Carte d'une partie de la forêt d'Allogny (les arbres en gris sont gélifs), et la fonction intertype $L_{s.g}(r)$ correspondante. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse de répartition aléatoire des marques.

[103] Si les données de position des arbres vivants avaient été disponibles, il aurait été préférable de tester l'hypothèse de répartition aléatoire des arbres morts parmi les vivants (cf. 212.5).

222. La structure spatiale de la circonférence des arbres peut être décrite par une fonction $K_{COR}(r)$.

Dans ce sous-chapitre, nous allons utiliser le corrélogramme pour construire une extension de la fonction de Ripley, $K_{COR}(r)$, qui caractérise les corrélations spatiales de la circonférence.

222.1. Le corrélogramme caractérise la structure spatiale d'une variable quantitative.

Le corrélogramme d'une variable quantitative[104] est une fonction qui mesure, pour différentes distances r, la corrélation moyenne entre deux mesures[105] faites à des points à distance r. Pour la circonférence C par exemple, le corrélogramme COR(r) s'écrit selon l'équation (222.a), où d(i,j) est la distance entre les points A_i et A_j, et où $COV(C_i,C_j/d(i,j)=r)$ représente la covariance des mesures faites sur des points distants de r. Cette covariance est reliée aux propriétés de second ordre du semis marqué (équation 222.b), ce qui assure que le corrélogramme décrit bien la structure spatiale de la marque.

Equation 222.a :

$$COR(r) = \frac{COV(C_i, C_j / d(i,j) = r)}{Var(C)} = \frac{E((C_i - E(C)) * (C_j - E(C)) / d(i,j) = r)}{Var(C)}$$

Equation 222.b :

$$COV(C_i, C_j / d(i,j) = r) = \int_C \int_{C'} g_M(r, C, C') * (C - E(C)) * (C' - E(C)) * dC * dC'$$

Si, pour deux arbres à distance r, les circonférences sont complètement indépendantes, on dit qu'elles sont non corrélées, et le corrélogramme COR(r) en r est nul. Si les circonférences de deux arbres à distance r sont en moyenne plus proches entre elles que celles de deux arbres quelconques, COR(r) est positif et on parle de corrélation positive. Inversement, si elles sont en moyenne plus éloignées, COR(r) est négatif et on parle de corrélation négative. L'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des marques se traduit, pour une marque quantitative, par l'absence de corrélation à toutes distances r.

Le variogramme $\gamma(r)$, défini dans le cadre des variables régionalisées (Matheron, 1970; Houllier, 1983), mesure l'écart entre les valeurs prises par une variable en deux points de l'espace à distance r (équation 222.c). Il porte la même information que le corrélogramme, mais *a priori* son estimation est plus robuste, en particulier si l'hypothèse d'homogénéité n'est pas vérifiée[106]. Toutefois par souci de simplicité j'ai choisi dans ce travail d'utiliser le corrélogramme qui est plus couramment employé par les forestiers et les écologues.

Equation 222.c : $$\gamma(r) = \frac{1}{2} E((C_i - C_j)^2 / d(i,j) = r) = Var(C) * (1 - COR(r))$$

---

[104] On parle également parfois d'autocorrélogramme, pour insister sur le fait qu'on étudie la variation d'une seule variable.

[105] Le corrélogramme est généralement défini pour une série chronologique, ou une variable définie en tout point de l'espace et mesurée sur une grille, mais on peut facilement l'étendre au cas des processus ponctuels marqués.

[106] L'estimation du variogramme n'utilise pas d'estimation de la moyenne : elle est donc légèrement plus robuste que celle du corrélogramme par rapport aux variations locales de la marque.

Plusieurs auteurs ont utilisé le corrélogramme, le variogramme ou des fonctions équivalentes pour étudier la structuration spatiale de la circonférence, ou d'autres caractéristiques des arbres (Millier *et al.*, 1972; Bachacou & Decourt, 1976; Duncan & Stewart, 1991; Garcia, 1991; Brodie *et al.*, 1995; Kubota, 1995; Liski, 1995; Kuuluvainen *et al.*, 1996).

222.2. On peut définir à partir du corrélogramme une extension K_{COR} de la fonction de Ripley.

Le corrélogramme, comme la fonction g(r), caractérise les propriétés de deux points à une distance exactement égale à r. Avec la fonction K(r), que nous avons construite au paragraphe (122.1) à partir de la fonction g(r), nous avons vu l'intérêt, pour les phénomènes biologiques, de caractériser les propriétés des peuplements sur des disques, c'est-à-dire pour des distances inférieures à r. De la même façon, je propose de définir une fonction $K_{COR}(r)$ égale à la corrélation moyenne entre la circonférence d'un arbre quelconque du semis marqué et celle d'un de ses voisins dans le disque de rayon r[107] (équation 222.d). Par construction les valeurs de $K_{COR}(r)$ sont comprises entre -1 et 1.

Equation 222.d : $$K_{COR}(r) = \frac{COV(Ci, Cj / d(i,j) < r)}{Var(C)}$$

Pour calculer une estimation non biaisée de la fonction $K_{COR}(r)$, il faut comme pour la fonction K(r) corriger les biais liés aux effets de bord. L'équation (222.e) donne un estimateur non biaisé, pour lequel N_r est le nombre de couples de points[108] à distance inférieure à r, $\overline{C}$ est la valeur moyenne de la circonférence, et k_{ij} est le facteur de correction des effets de bord déjà utilisé au paragraphe (122.4). La fonction $K_{COR}(r)$ peut prendre des valeurs négatives, donc on ne peut pas définir de fonction $L_{COR}(r)$.

Equation 222.e : $$\hat{K}_{COR}(r) = \frac{1}{\hat{V}ar(C)} \frac{1}{N_r} \sum_i \sum_j (C_i - \overline{C}) * (C_j - \overline{C}) * k_{ij}$$

Comme dans le cas de la fonction $L_{1.2}(r)$ (cf.221.3), l'estimateur de $K_{COR}(r)$ (équation 222.e) est une variable aléatoire avec une certaine variance, si bien que même sous l'hypothèse nulle de non-corrélation les fluctuations aléatoires donnent à $\hat{K}_{COR}(r)$ des valeurs légèrement positives ou négatives. Pour tenir compte de cette variance on peut construire pour toute distance r un intervalle de confiance local correspondant à l'hypothèse nulle de non-corrélation de la circonférence[109]. J'ai utilisé pour cela comme au sous-chapitre (123) la méthode de Monte Carlo avec N_{sim}=10000 simulations et un risque de première espèce fixé α=1%. Pour chaque simulation, les valeurs des marques ont été permutées aléatoirement, et les valeurs de $\hat{K}_{COR}(r)$ calculées sur les nouvelles données obtenues. Les bornes de l'intervalle de confiance ont été estimées de façon robuste par les statistiques d'ordre $N_{sim}\alpha/2$ et $N_{sim}(1-\alpha/2)$ sur ces valeurs classées par ordre croissant.

---

[107] Cette fonction $K_{COR}(r)$ est très proche de la fonction K_{mm} utilisée par Penttinen *et al*. (1992). J'y reviendrai au paragraphe (222.6).

[108] N_r doit également être corrigé des effets de bord... en fait on peut calculer directement N_r à partir de la fonction K(r) : $N_r=\lambda^2 K(r)$. Pour que la valeur estimée ait un sens, il faut aussi s'assurer que le nombre de couples de points N_r est assez grand, sans quoi on peut obtenir des valeurs aberrantes hors de l'intervalle [-1,1].

[109] Plusieurs auteurs présentent des corrélogrammes sans intervalle de confiance, ce qui rend difficile l'interprétation des résultats.

La construction de cet intervalle de confiance soulève les mêmes problèmes qu'au sous-chapitre (123) : il s'agit bien d'un intervalle de confiance local à r fixé, qui ne permet pas de faire des tests globaux rigoureux. Toutefois, comme pour la fonction L(r), j'ai choisi de considérer que cet intervalle reste une bonne approximation d'un intervalle de confiance global pour un risque de l'ordre de 10%, et de l'utiliser pour interpréter la structure spatiale de la circonférence.

Dans la suite de ce mémoire, j'utiliserai et je calculerai des estimations de la fonction $K_{COR}(r)$, mais pour simplifier les notations j'écrirai en fait "$K_{COR}(r)$" à la place de "$\hat{K}_{COR}(r)$". Les routines de calcul que j'ai implémentées en langage C pour estimer cette fonction sont présentées en annexe (D5).

222.3. Application sur des peuplements virtuels

- La figure (222.f) montre les valeurs de la fonction $K_{COR}(r)$ obtenues pour les semis simulés présentés à la figure (213.a), qui correspondent à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire de la circonférence. Les valeurs de $K_{COR}(r)$ restent bien à l'intérieur de l'intervalle de confiance à toutes les distances r.

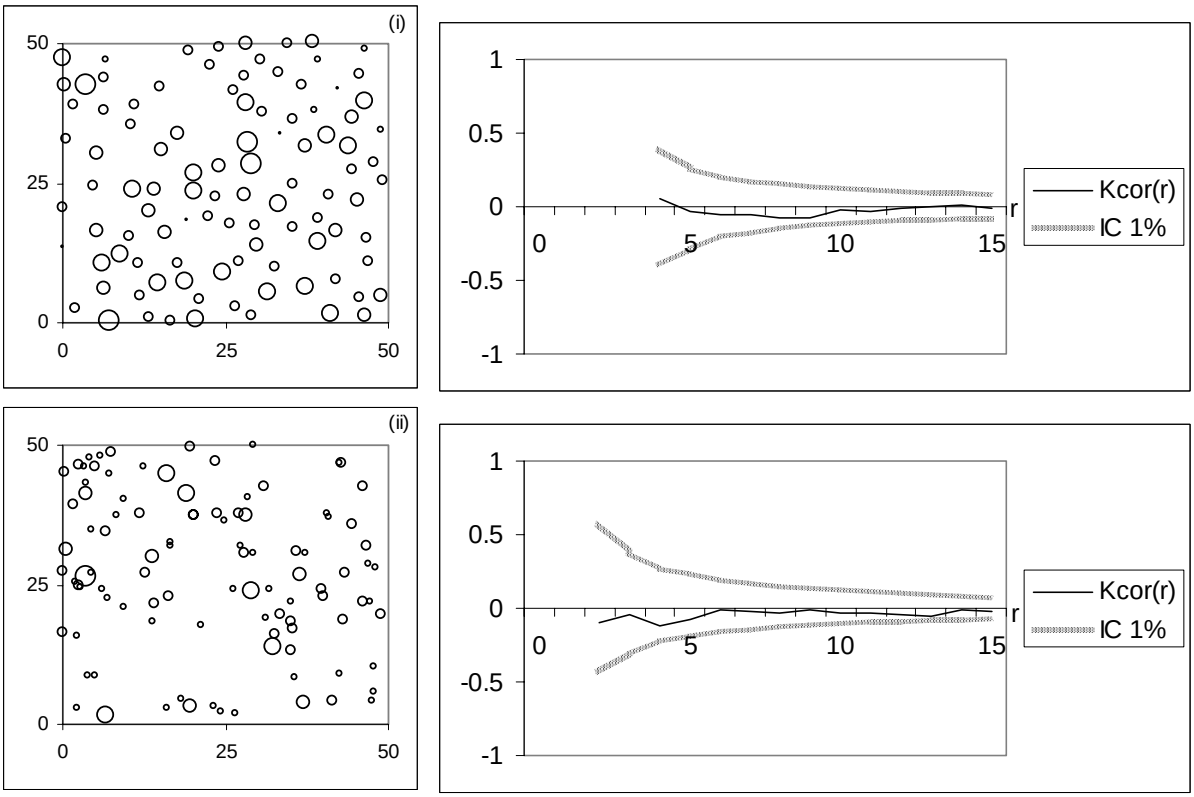


Figure 222.f : Valeurs de la fonction $K_{COR}(r)$ calculées pour les deux peuplements virtuels avec absence de corrélation des circonférences (cf. 213.a). L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des marques.

- La figure (222.g) présente ensuite les résultats obtenus pour les deux peuplements virtuels présentés dans la figure (213.d), simulés par un processus de Gibbs et qui correspondent cette fois à une hypothèse d'attraction ou de répulsion entre les différentes classes de circonférence (cf. 213.4). Cette fois, la fonction $K_{COR}(r)$ sort de l'intervalle de confiance, et prend des valeurs négatives dans le cas de l'attraction (les gros arbres sont proches des

petits, il y a donc corrélation négative), et positives dans le cas de la répulsion (les arbres de même taille se retrouvent à proximité, il y a donc corrélation positive).

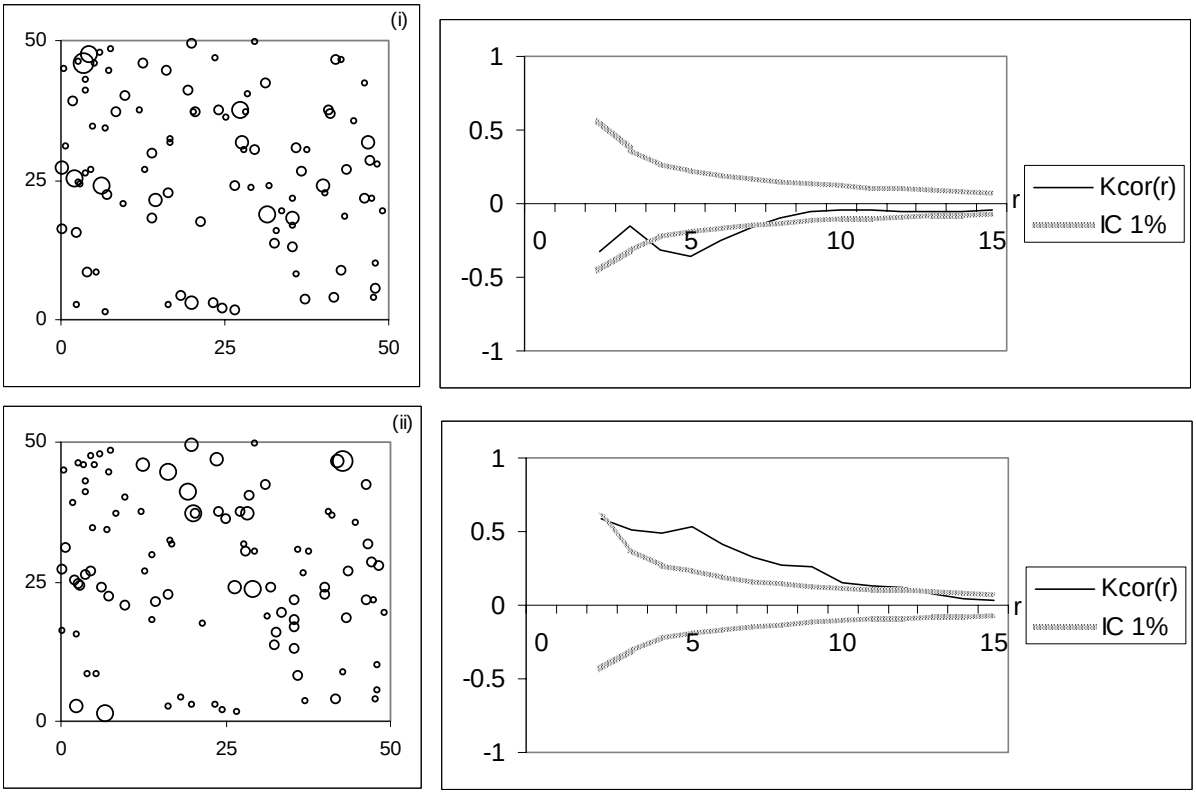


Figure 222.g : Valeurs de la fonction $K_{COR}(r)$ calculées pour les peuplements virtuels présentant respectivement une corrélation négative et positive des circonférences (cf. 213.a). L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des marques.

Comme pour la fonction L(r), les distances pour lesquelles la fonction $K_{COR}(r)$ présente un pic négatif ou positif correspondent aux portées des phénomènes de corrélation : ici la distance de 5m correspond également à la portée des fonctions de coût des processus de Gibbs utilisés pour simuler ces peuplements virtuels (cf. 213.4).

222.4. Quelques exemples sur des peuplements réels.

- Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, les résultats varient d'un placeau à l'autre. La figure (222.h) présente la fonction $K_{COR}(r)$ calculée pour les placeaux A3 et C3[110]. Dans le premier cas, on ne détecte aucune corrélation des circonférences. Sur le placeau C3 en revanche, qui correspond à une éclaircie au profit d'arbres d'avenir, les valeurs obtenues pour des courtes distances (de l'ordre de 5m) sortent légèrement de l'intervalle de confiance, ce qui pourrait correspondre à une corrélation positive des circonférences. Ce résultat n'est pas aberrant puisque, dans ce mode d'éclaircie, les arbres les plus petits sont regroupés dans l'espace laissé libre par les arbres d'avenir, et entraînent ainsi une corrélation locale de la circonférence.

[110] La taille des placeaux ne permet pas de calculer la fonction $K_{COR}(r)$ à des échelles plus grandes que 15m, ce qui rend difficile l'analyse de la structure spatiale du peuplement.

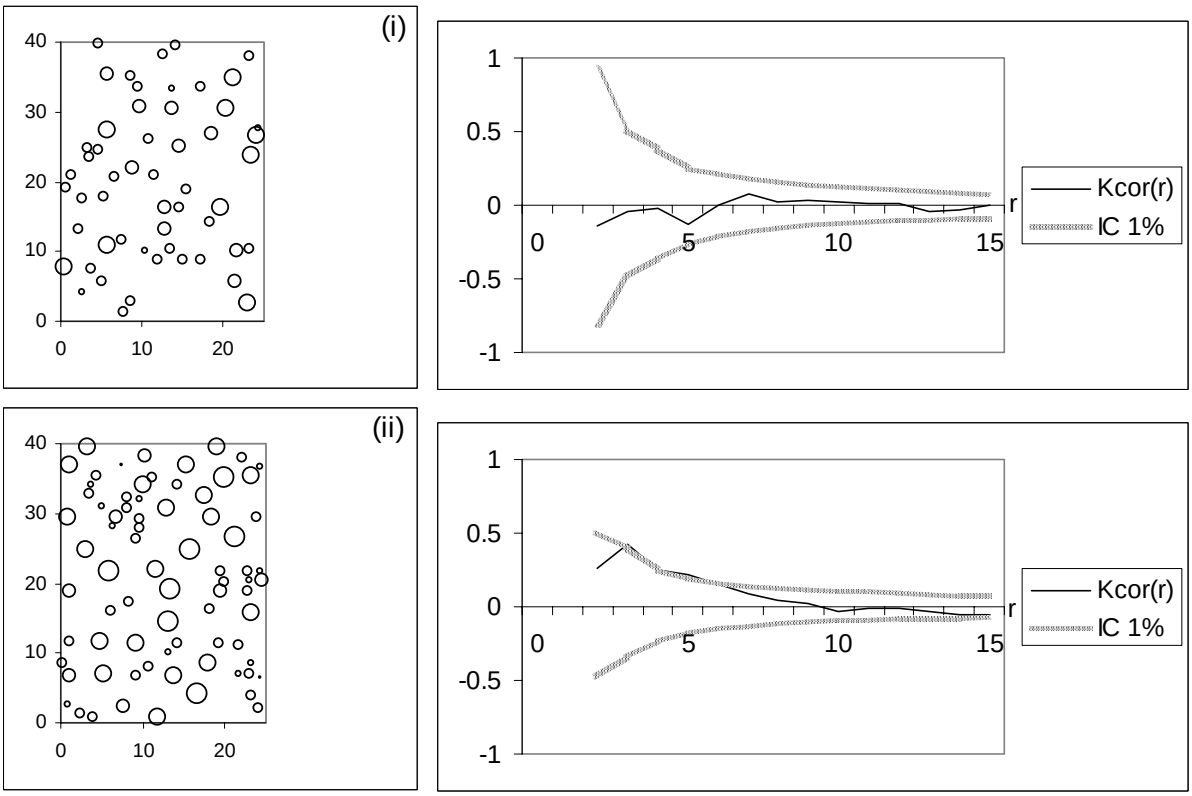


Figure 222.h : Fonction $K_{COR}(r)$ calculées sur les placeaux A3 (i) et C3 (ii) du dispositif de Lamotte-Beuvron. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des marques.

- La figure (222.i) montre la fonction $K_{COR}(r)$ obtenue sur le dispositif du Beau Poirier. Dès 4m, les valeurs positives montrent une forte corrélation des circonférences, qui comme au paragraphe (221.5) correspond en réalité essentiellement à l'hétérogénéité de ce dispositif : une moitié NE avec de gros diamètres, et une moitié SW avec des arbres plus petits. Sur ce dispositif hétérogène, le calcul de $K_{COR}(r)$ n'a donc pas vraiment de sens biologique.

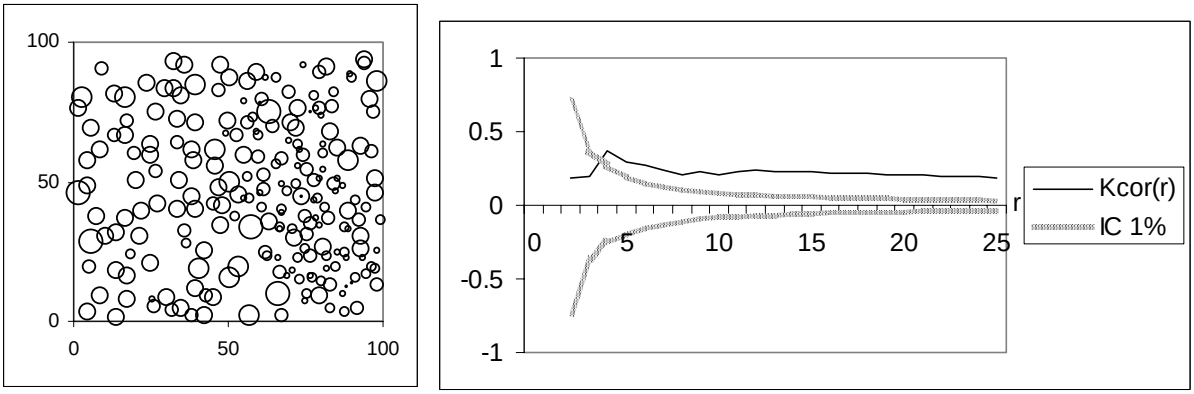


Figure 222.i : Valeurs de la fonction $K_{COR}(r)$ calculées sur le dispositif du Beau Poirier. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des marques.

222.5. On peut construire la fonction de $K_{COR}(r)$ pour d'autres variables quantitatives.

Pour une variable quantitative quelconque Q', comme par exemple la hauteur, la surface terrière, ou la surface de houppier, on peut définir exactement de la même façon un corrélogramme $COR_{Q'}(r)$ et une fonction $K_{COR}(r)$ associée, égale à la corrélation moyenne entre les valeurs de cette variable pour deux points à distance inférieure à r (équation 222.j).

Equation 222.j : $$K_{COR}(r) = \frac{COV(Q_i^{'}, Q_j^{'} / d(i,j) < r)}{Var(Q^{'})}$$

La figure (222.k) donne un exemple d'application à l'étude de la structure spatiale de la hauteur des arbres sur la placette du Beau Poirier (annexe B1). On retrouve sur cette variable hauteur H_i à peu près les mêmes résultats que sur la circonférence, à savoir une forte corrélation positive liée à la présence d'une hétérogénéité : sur la moitié NE, les arbres sont plus hauts que sur la moitié SW. Sur ce dispositif hétérogène, le calcul de $K_{COR}(r)$ n'a donc pas vraiment de sens biologique.

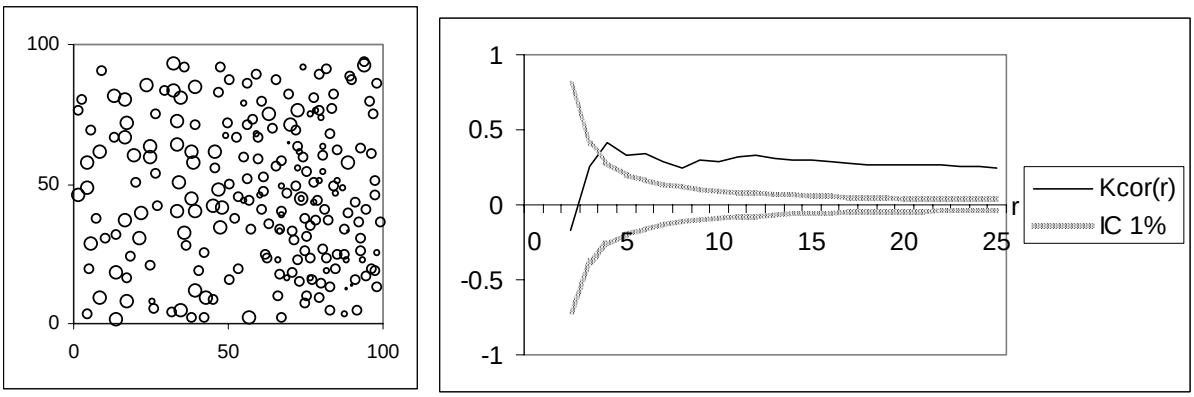


Figure 222.k : Valeurs de la fonction $K_{COR}(r)$ calculées sur la hauteur des arbres du dispositif du Beau Poirier. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des marques.

222.6. Cet outil peut être généralisé à une fonction quelconque entre des variables quantitatives.

Le corrélogramme n'est pas toujours adapté aux questions spécifiques des peuplements complexes. D'autres relations entre les variables peuvent s'avérer plus intéressantes, comme par exemple le rapport des hauteurs, ou bien le nombre de voisins plus gros, ou encore la différence des surfaces foliaires. De même que nous avons construit au paragraphe (222.2) la fonction $K_{COR}(r)$ à partir du corrélogramme, il est possible de construire une fonction $K_F(r)$ à partir d'une fonction $F(Q'_i)$ quelconque adaptée à un problème particulier (équation 222.l).

Equation 222.l : $$K_F(r) = \frac{1}{Var(Q')} \frac{1}{N_r} \sum_i \sum_j F(Q_i^{'}, Q_j^{'}) * k_{ij}$$

Ainsi, sur une forêt mélangée de pins et de bouleaux, Penttinen *et al.* (1992) utilisent une fonction produit des diamètres, des hauteurs et des hauteurs de houppier qui ressemble en fait beaucoup au corrélogramme. Goulard *et al.* (1995) utilisent plusieurs fonctions (produits, différences) pour différentes variables (diamètre, nombre de tiges, hauteur) pour étudier la structure spatiale d'un taillis de châtaigniers. Meredieu (1994) adopte une démarche similaire pour étudier l'effet de l'hétérogénéité du sol sur la croissance d'une plantation de chênes rouges.

Nous verrons au paragraphe (233.5) que certains indices de compétition peuvent prendre une forme similaire.

223. La fonction intertype peut également caractériser la structure de la circonférence.

Nous allons maintenant utiliser la fonction intertype $L_{1.2}(r)$, définie au paragraphe (221), pour caractériser d'une autre façon la structure spatiale de la circonférence.

223.1. Il est possible d'utiliser la fonction intertype $L_{1.2}(r)$ sur des classes de circonférence.

La circonférence, variable quantitative, peut être transformée en variable qualitative ordonnée en définissant des classes de circonférence. Cette pratique est couramment utilisée par les gestionnaires lors des inventaires, où des mesures simplifiées de circonférence sont suffisantes[111]. Avec cette variable qualitative il est possible et facile d'utiliser la fonction intertype $L_{1.2}(r)$ décrite précédemment pour caractériser la répartition spatiale de deux classes de circonférence particulières entre elles.

- Dans le cas d'un peuplement régulier, la variabilité dans les circonférences reflète essentiellement la différence de statut social des arbres. On peut donc caractériser la structure spatiale de ce statut social en calculant par exemple la fonction intertype entre les arbres dominants et les arbres dominés (Moeur, 1993). Dans ce cas, on suppose fixée la structure spatiale du peuplement, et l'hypothèse nulle considérée est celle de la répartition aléatoire des statuts sociaux conditionnellement à la position des arbres.

- Pour un peuplement irrégulier, il est plus fréquent d'associer les différentes classes de taille à des classes d'âge, et d'utiliser la fonction intertype pour décrire par exemple la structure spatiale des jeunes recrutés par rapport aux vieux arbres (Pélissier, 1995; Couteron & Kokou, 1997; Barot *et al.*, 1999a). Dans ce cas, on considère plutôt l'hypothèse nulle d'indépendance des deux sous-populations, car l'installation des jeunes arbres s'est faite après celle des plus vieux, et peut avoir une structure différente.

223.2. Un exemple sur des semis simulés.

Reprenons les trois peuplements virtuels jardinés simulés aux paragraphes (213.3) et (213.4), sur lesquels nous avons déjà calculé la fonction $K_{COR}(r)$ (cf. 222.3). Sur ces trois peuplements de 100 arbres, nous isolons deux sous-populations : celle des arbres les plus jeunes, constituée des 29 arbres de circonférence 15cm, et celle des arbres les plus âgés, composée des 24 arbres ayant plus de 35 cm de circonférence. La figure (223.a) présente la carte de ces peuplements (les arbres n'appartenant à aucune des sous-populations sont figurés par des croix) et les fonctions intertypes $L_{J.V}(r)$ entre les jeunes et les vieux. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations.

[111] Elles se justifient d'autant plus que les mesures rapides de circonférence ne sont pas très précises.

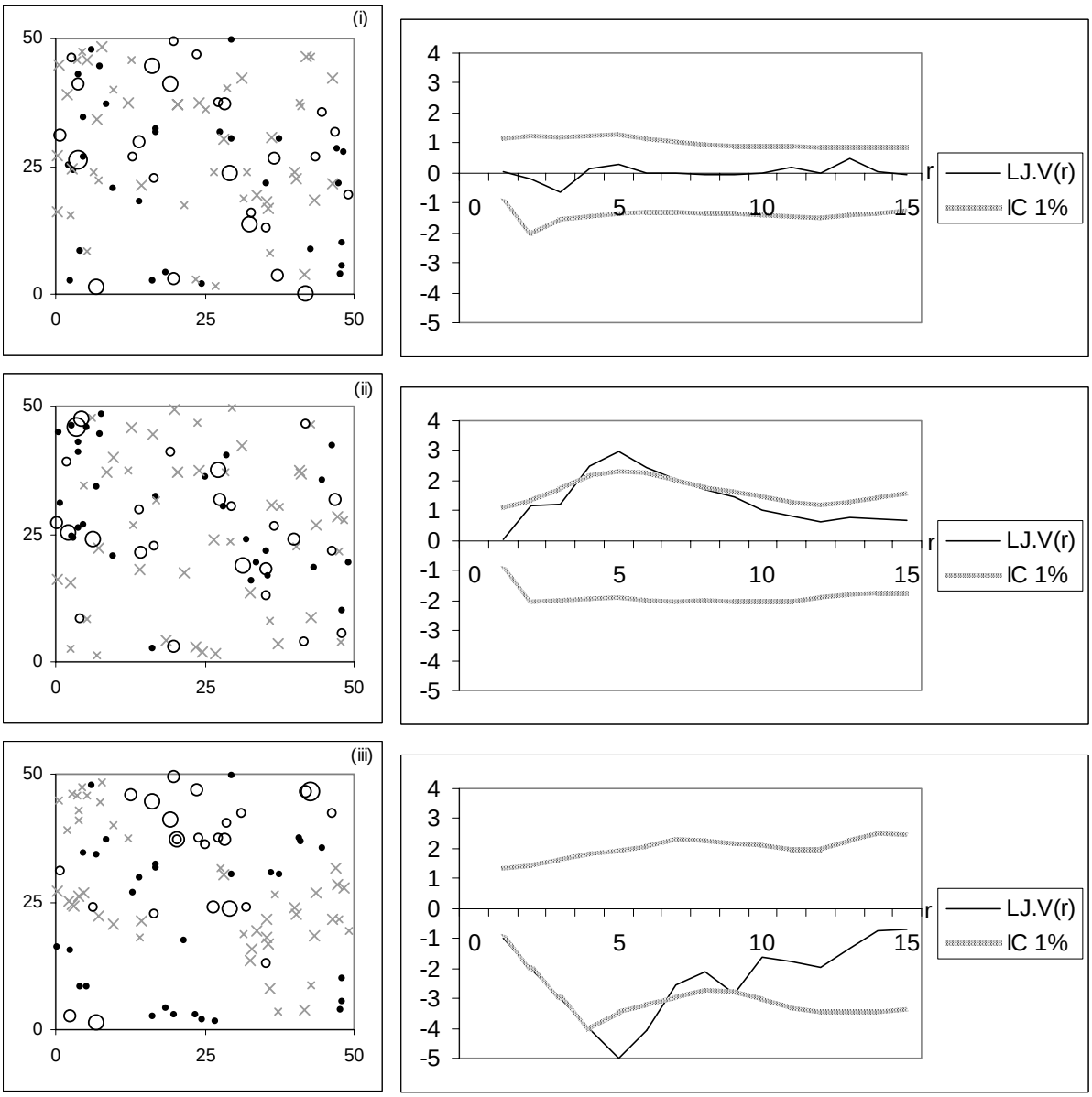


Figure 223.a : Fonction intertype calculée entre la sous-population des arbres les plus jeunes, et la sous-population des plus vieux, pour trois semis simulés jardinés. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations.

Pour le premier peuplement, qui correspond à l'absence de corrélation des marques, la fonction intertype reste dans l'intervalle de confiance de l'hypothèse d'indépendance des 2 sous-populations. Pour les deux autres peuplements, construits avec une corrélation négative ou positive des circonférences (cf. 213.4), on obtient des valeurs qui sortent de l'intervalle de confiance et correspondent à une structure de répulsion ou d'agrégation entre les deux sous-populations correspondant aux classes de circonférence extrêmes.
Comme pour la fonction $K_{COR}(r)$, la distance pour laquelle $L_{J.V}(r)$ prend des valeurs minimales ou maximales correspond à la portée des interactions du processus de Gibbs à l'origine de ces semis simulés.

223.3. Un exemple sur des semis réels.

Reprenons le cas du placeau C3 du dispositif de Lamotte-Beuvron, avec une sous-population d'arbres dominants et codominants constituée des 26 plus gros arbres, et une sous-population d'arbres dominés constituée des 45 plus petits. La figure (223.b) présente la

fonction intertype calculée entre les dominants et les dominés, $L_{D.d}(r)$. Il s'agit cette fois d'arbres issus d'un même peuplement, donc j'ai testé l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des marques.
Nous voyons sur ce cas particulier que la fonction intertype est inférieure à l'intervalle de confiance pour les petites distances (moins de 5 m), ce qui illustre de façon plus nette que le corrélogramme (cf. 222.h.(ii)) la structure spécifique de la croissance dans le cas d'une sylviculture au profit des arbres d'avenir : entre les zones d'éclaircie autour des arbres d'avenir, il reste des zones plus denses où la croissance est plus faible.

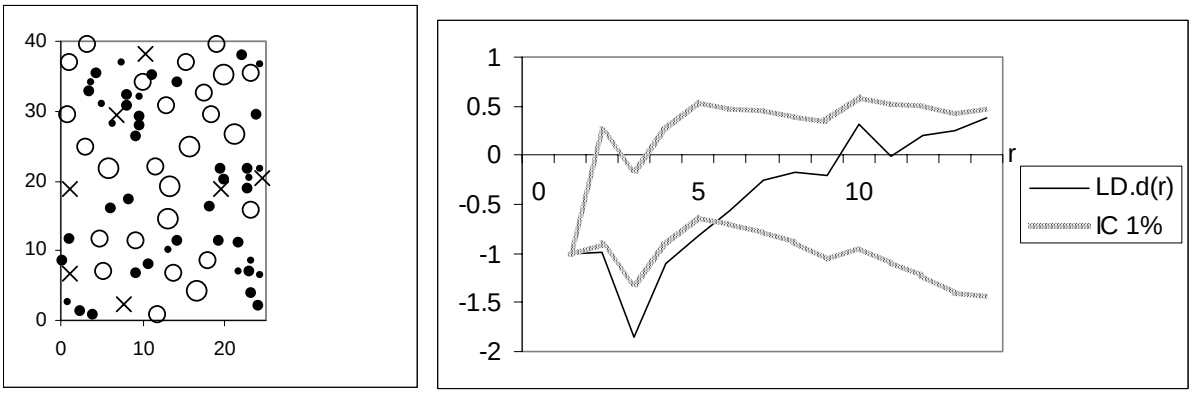


Figure 223.b : Fonction intertype calculée entre la sous-population des arbres dominés et la sous-population des dominants, pour le placeau C3 du dispositif de Lamotte-Beuvron en 1997. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des marques.

Dans la réserve intégrale de la Tillaie (annexe B3), j'ai étudié avec Zobi (1997) la relation spatiale entre les arbres les plus âgés et les plus jeunes. Pour cela, sur une placette d'1ha cartographiée en 1997, nous avons séparé une sous-population de jeunes arbres, composée des 134 plus petits arbres ayant une circonférence inférieure à 30 cm, et une sous-population de vieux arbres, composée des 58 plus gros ayant une circonférence supérieure à 150 cm. Nous avons ensuite calculé la fonction intertype $L_{J.V}(r)$ entre les jeunes arbres et les plus vieux (figure 223.c). Cette fois, nous faisons l'hypothèse que les deux sous-populations correspondent à des générations différentes, donc nous avons testé l'hypothèse d'indépendance des deux sous-populations.
Pour ce calcul, la fonction intertype $L_{J.V}(r)$ reste dans l'intervalle de confiance, donc les données recueillies ne permettent pas de mettre en évidence une dépendance de la régénération par rapport aux vieux arbres[112].

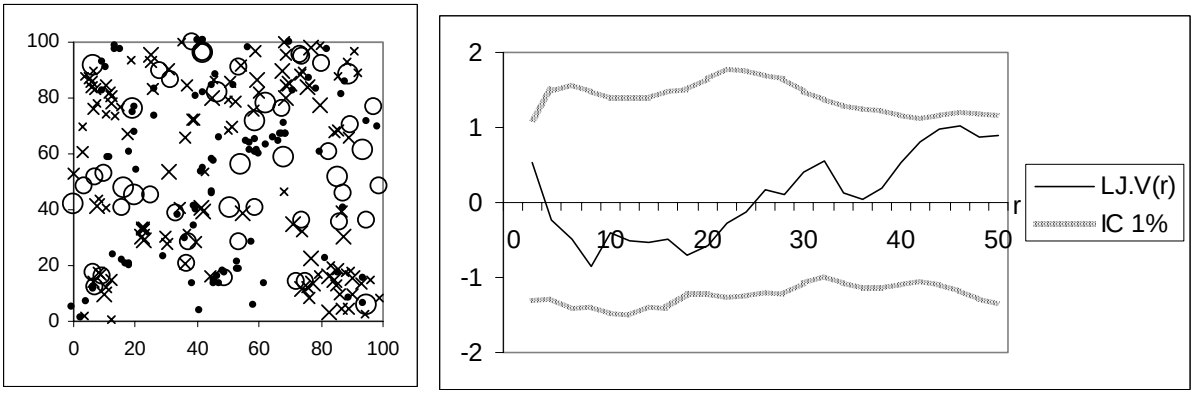


Figure 223.c : Fonction intertype calculée entre la sous-population des arbres les plus jeunes, et la sous-population des plus vieux, dans une placette de 1ha de la réserve intégrale de la Tillaie, en 1997. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle d'indépendance des deux sous-populations.

[112] Il nous manque toutefois les données des arbres morts entre-temps, ce qui peut biaiser le résultat.

223.4 Cette méthode peut être étendue pour rendre compte de la structure spatiale des différentes classes de circonférence.

Pour rendre compte des relations spatiales entre les différentes classes, on peut comme au paragraphe (221.6) construire une matrice des fonctions $L_{i.j}$, à condition bien sûr que l'effectif de chaque classe soit suffisant. Cette fois, l'ordre naturel des circonférences permet d'ordonner les différentes classes. La figure (223.d) présente une application sur les trois classes de circonférence du peuplement virtuel jardiné simulé au paragraphe (213.5), figure (213.e.(ii)). Pour ce peuplement, on définit 3 classes de circonférences : la sous-population C_1 constituée des petits arbres, de circonférence inférieure à 25 cm; la sous-population C_2 intermédiaire, constituée des arbres de circonférence comprise entre 30 et 45 cm; et enfin la sous-population C_3 des plus gros arbres, de circonférence supérieure à 50 cm.

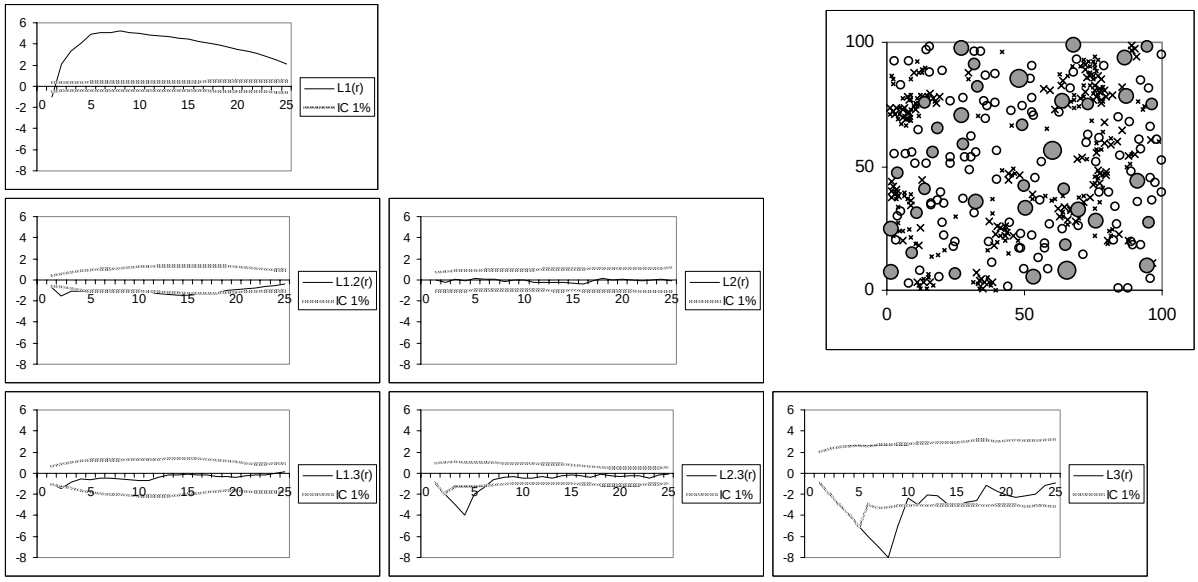


Figure 223.d : Matrice des fonctions de Ripley ($L_1(r)$, $L_2(r)$ et $L_3(r)$) et des fonctions intertypes ($L_{1.2}(r)$, $L_{1.3}(r)$, $L_{2.3}(r)$) calculées pour trois classes de circonférence d'un peuplement jardiné virtuel. Les intervalles de confiance correspondent respectivement à l'hypothèse de structure spatiale complètement aléatoire (fonctions de Ripley) et à l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations (fonctions intertypes).

La matrice présentée en figure (233.d) résume les différentes composantes de la structure spatiale de ce peuplement complexe. Sur la diagonale, on retrouve les fonctions de Ripley L(r) calculées pour chaque sous-population. Les vieux arbres ont une structure régulière jusqu'à environ 8 m, ce qui correspond bien au processus de Gibbs avec lequel ils ont été simulés (cf. 213.5). Les plus jeunes se retrouvent fortement agrégés, car ils ont été simulés dans les espaces laissés libres par les autres arbres. Les autres courbes correspondent aux fonctions intertypes calculées pour chaque paire de sous-populations. On retrouve en particulier une forte répulsion entre les sous-populations des gros arbres et des arbres moyens, qui correspond au processus de Gibbs utilisé pour simuler la sous-population C_2 (cf. 213.5). La répulsion entre la sous-population des petits arbres et les autres sous-populations est plus faible, sans doute parce que la sous-population C_1 a été simulée en dernier, donc dans un espace déjà fortement contraint.

Les perspectives d'utilisation de l'algèbre linéaire, évoquées au paragraphe (221.6) pour les matrices $(L_{i.j}(r))_{ij}$ caractéristiques des peuplements mélangés sont transposables aux matrices construites à partir des classes de circonférence[113]. Sur l'exemple précédent, on pourrait proposer de séparer la classe C_1, relativement indépendante, des deux classes C_2 et C_3 qui semblent plus fortement en interaction.

[113] Dans ce cas particulier on peut utiliser la métrique euclidienne sur les circonférences.

224. Bilan.

Dans ce chapitre, nous avons vu comment construire, à partir des fonctions de Ripley, différentes fonctions pour décrire et quantifier, à plusieurs échelles simultanément, la structure spatiale des marques. La fonction intertype $L_{1.2}(r)$ s'avère particulièrement adaptée aux marques qualitatives comme l'espèce, mais peut également être utilisée avec des classes de circonférence. La fonction $K_{COR}(r)$ définie à partir du corrélogramme permet de caractériser la structure spatiale d'une marque quantitative. J'ai proposé quelques applications de ces fonctions sur des peuplements virtuels marqués avant de les utiliser pour analyser la structure spatiale des marques sur des peuplements réels.

- Ainsi, sur le dispositif du Beau Poirier, on peut à nouveau mettre en évidence un phénomène d'hétérogénéité, que ce soit sur la circonférence, la hauteur, ou encore le mélange des espèces.

- Dans le dispositif de Lamotte-Beuvron, la structure spatiale de la circonférence est variable d'un placeau à l'autre.

- Enfin, sur le site d'Allogny, la fonction intertype a permis de mettre en évidence le caractère agrégé de la gélivure.

Toutefois, il semble que les résultats obtenus sur des données réelles, et en particulier avec la fonction $K_{COR}(r)$, sont moins significatifs que ceux obtenus pour la seule structure spatiale avec L(r). Plusieurs raisons peuvent expliquer ces limites :

- La structure spatiale du mélange d'espèces, et plus encore de la circonférence, sont le résultat de plusieurs processus complexes agissant à des échelles différentes (compétition pour différentes ressources, hétérogénéité de la fertilité, etc.), dont les effets se superposent et sont intrinsèquement difficiles à séparer. La quantité de données nécessaires pour une analyse de la structure des marques est donc plus importante que pour l'étude de la seule structure spatiale, or malheureusement en général de telles données sont rares, et concernent des surfaces d'autant plus limitées que les mesures sont complexes.

- D'autres variables, dont je n'ai pas tenu compte dans notre hypothèse de représentation, jouent un rôle important dans ces processus (hauteur, statut social, âge, fertilité locale, etc.). Les données à notre disposition sont donc très partielles, et ne peuvent expliquer qu'une faible portion de la structure spatiale observée.

- Les outils d'analyse utilisés restent très simples, et éloignés des réalités biologiques. Dans le cas du corrélogramme en particulier, on est amené à calculer des moyennes de circonférences sur des arbres de statut social et d'âges très différents, qui ont *a priori* des comportements différents. De tels calculs ont *in fine* peu de sens biologique.
  Dans la pratique, il semble particulièrement important de ne pas se limiter aux quelques fonctions disponibles dans la bibliographie, mais de définir, pour chaque problème, une fonction adaptée (Goulard *et al.*, 1995). Si on a peu de données, il semble également plus simple d'utiliser une fonction intertype (sur des classes) qu'une fonction corrélogramme.

23. Ces variables évoluent avec le temps...

230. Introduction.

Un peuplement forestier n'est pas un objet statique : il évolue au cours du temps selon de nombreux processus naturels (voir par exemple Otto, 1998, p.255). Dans la partie I, nous avons vu comment les processus de mortalité et de régénération entraînent l'évolution de la structure spatiale du peuplement. Dans notre nouvelle hypothèse de représentation des peuplements complexes, outre l'apparition ou la disparition d'individus, nous devons tenir compte de l'évolution des variables qui les caractérisent. Contrairement à l'espèce, qui est constante, la circonférence s'accroît durant la vie d'un individu, et son accroissement intéresse au premier plan le forestier. Le phénomène de croissance est lui-même très complexe, et des approches différentes ont été développées dans les différentes communautés scientifiques. Les modèles dendrométriques, ainsi que certains modèles de l'écologie théorique, semblent particulièrement bien adaptés à notre hypothèse de représentation des peuplements.

L'objectif de ce chapitre est de présenter brièvement ces deux approches de modélisation de la croissance, et de mettre en place le formalisme correspondant que j'ai utilisé dans ce travail.

Dans le sous-chapitre (231), nous verrons quelques outils pour décrire et modéliser l'évolution de la structure spatiale d'un peuplement avec notre nouvelle hypothèse de représentation. Après un rapide résumé sur les notions de croissance et de compétition (sous-chapitre 232), nous détaillerons la "loi d'autoéclaircie" et le "principe d'exclusion compétitive" qui nous serviront de fil conducteur dans le reste du chapitre. Nous verrons ensuite les modèles de croissance développés en dendrométrie (sous-chapitre 233) puis en écologie théorique (sous-chapitre 234), et au sous-chapitre (235) nous réfléchirons aux liens possibles entre les deux approches.

Les sous-chapitres (232), (233) et (234) reprennent des éléments très classiques des sciences forestières et de l'écologie théorique (voir par exemple Assmann, 1970; Begon *et al.*, 1990; Grover, 1997), ils sont plus particulièrement destinés aux lecteurs peu coutumiers de ces domaines.

231. Comment décrire l'évolution de la structure spatiale d'un semis marqué ?

Au chapitre (13), nous avons vu différentes méthodes pour décrire l'évolution de la structure spatiale de semis de points. Dans ce sous-chapitre, nous allons illustrer rapidement comment ces méthodes peuvent être adaptées pour décrire l'évolution de la structure spatiale de semis marqués.

231.1. Dans notre nouvelle hypothèse de représentation, la structure spatiale peut évoluer avec les processus de régénération, de mortalité, mais aussi de croissance.

Pour un semis marqué, l'évolution de la structure spatiale a lieu d'une part, comme pour un semis simple, par l'apparition ou la disparition de points (ce qui correspond toujours aux processus de régénération et de mortalité, cf. 131.1), mais aussi d'autre part par la modification des valeurs des marques. Si pour un arbre donné l'espèce est par nature fixée, à l'échelle d'un peuplement le taux de mélange peut, lui, évoluer[114]. La circonférence d'un arbre, par contre, s'accroît au cours du temps. On utilise généralement l'accroissement en circonférence ΔC_i, ou en surface terrière ΔG_i, pour rendre compte de cette évolution. La figure (231.a) présente une carte de ces accroissements sur le placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron (annexe B2)[115]. A l'échelle du peuplement, la croissance se traduit également par la modification de l'histogramme des classes de circonférence (figure 231.b).

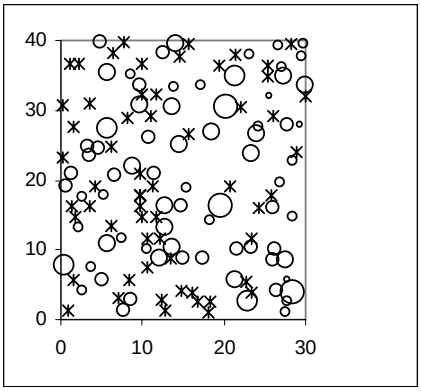


Figure 231.a : Carte des accroissements en surface terrière pour le placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron (les étoiles correspondent aux arbres morts entre 1979 et 1997).

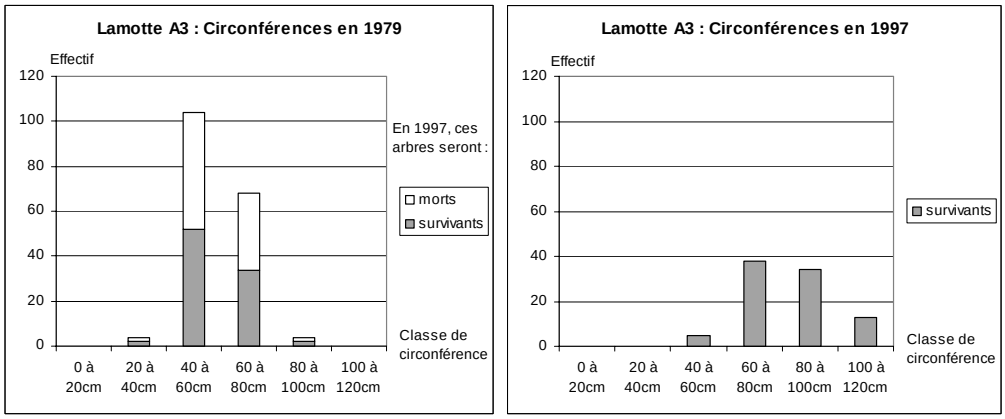


Figure 231.b : Evolution de l'histogramme par classes de circonférence pour le placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron, entre 1979 et 1997.

---

[114] C'est un élément clef de la gestion des peuplements mélangés, nous y reviendrons au sous-chapitre (241).
[115] La taille des ronds correspond à des classes de valeurs de l'accroissement, cf. (212.1).

231.2. La comparaison des différentes courbes qui décrivent la structure, calculées à des dates différentes, met en évidence cette évolution.

Pour un semis marqué comme pour un semis simple (cf. 131.5), il est possible de comparer les fonctions caractéristiques de la structure spatiale à des dates différentes, et de mettre ainsi en évidence et de quantifier l'évolution de la structure au cours du temps. Selon la fonction utilisée, on peut décrire l'évolution de la répartition horizontale de tous les arbres (fonction L(r)), ou d'une sous-population (fonction $L_i(r)$), de la structure du mélange (fonction intertype $L_{1.2}(r)$) ou de la structure spatiale d'une variable quantitative (fonction $K_{COR}(r)$).

- La figure (231.c) présente ainsi l'évolution de la structure spatiale spécifique du chêne, représentée par la fonction L(r), ainsi que de la fonction intertype entre le chêne et le hêtre $L_{C.H}(r)$, sur le dispositif du Beau Poirier (annexe B1). De 1950 à 1995, la structure spatiale spécifique du chêne a tendance à devenir plus agrégée[116] (contrairement à la structure spatiale de l'ensemble du peuplement, cf. figure 131.b), mais le mélange des deux espèces se rapproche de l'indépendance, bien que les deux fonctions intertypes restent près de la limite supérieure mais à l'intérieur des intervalles de confiances correspondants (non représentés). On peut noter la persistance de l'hétérogénéité, sur laquelle nous reviendrons au paragraphe (321.5).

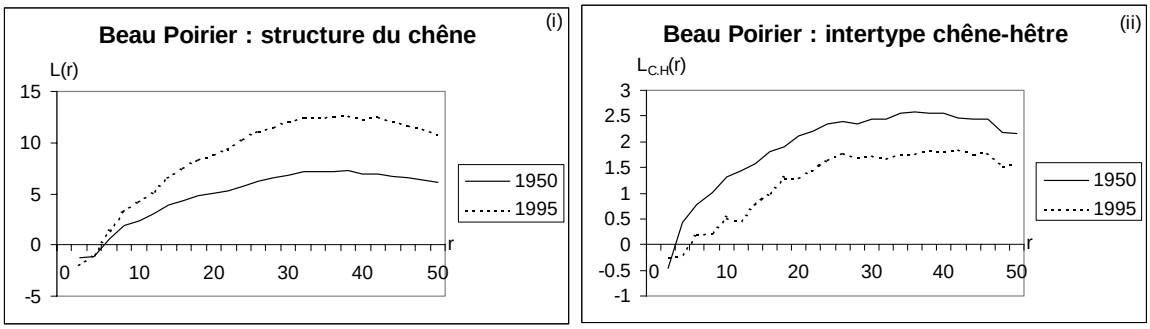


Figure 231.c : Evolution de la fonction L(r) calculée sur la sous-population des chênes, et de la fonction intertype $L_{C.H}(r)$ entre le chêne et le hêtre, sur la placette du Beau Poirier entre 1950 et 1997.

- La figure (231.d) correspond à l'évolution de la fonction $K_{COR}(r)$ calculée sur les circonférences des arbres du placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron. Les deux courbes sont à l'intérieur des intervalles de confiance correspondants (non représentés), si bien que pour ce placeau les valeurs de la circonférence des arbres restent non corrélées de 1979 à 1997.

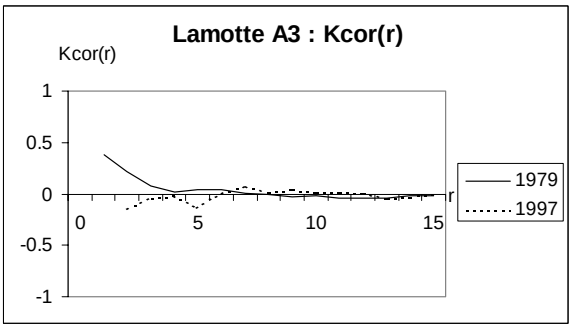


Figure 231.d : Evolution de la fonction $K_{COR}(r)$ calculée sur les circonférences des arbres du placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron.

Il est également possible de considérer les variables d'accroissement en circonférence, ΔC_i ou en surface terrière, ΔG_i, comme de nouvelles marques quantitatives du semis (cf.

[116] Les deux courbes sortent dès r=6m de leurs intervalles de confiance respectifs, non représentés.

211.3), et donc de calculer la fonction $K_{COR}(r)$ correspondant à ces accroissements. La figure (231.e) présente le résultat de ce calcul pour l'accroissement en surface terrière ΔG_i des arbres du placeau A3 de Lamotte-Beuvron. Elle correspond donc à la carte de la figure (231.a). Les valeurs positives égales ou légèrement supérieures à la limite supérieure de l'intervalle de confiance, pour les distances inférieures à 7 m, peuvent s'interpréter comme une faible corrélation positive de la croissance des arbres voisins.

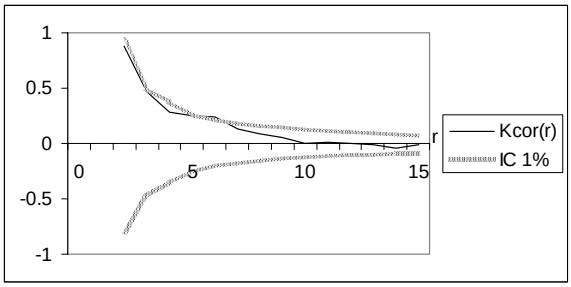


Figure 231.e : Fonction $K_{COR}(r)$ calculée sur les accroissements en surface terrière des arbres du placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron, entre 1979 et 1997.

231.3. Les processus ponctuels marqués peuvent être utilisés pour modéliser ces évolutions.

De même que pour des semis simples (sous-chapitre 132), les processus ponctuels, et plus particulièrement les processus ponctuels marqués (cf. 21), sont de bons outils pour modéliser l'évolution de semis marqués dans le temps. Il s'agit cette fois de processus plus complexes, avec apparition et disparition de points (processus de régénération et de mortalité), mais aussi modification des marques (processus de croissance).

- Les résultats obtenus dans la première partie pour les processus de mortalité ou de régénération sont directement transposables aux peuplements complexes. En particulier, les différents processus peuvent induire des structures spatiales très différentes (voir les paragraphes 131.2 à 131.4), et les processus ponctuels d'éclaircie sont bien adaptés à la modélisation de la mortalité (cf. 132.1). Notons que, sous notre nouvelle hypothèse de représentation, il est possible de tenir compte des marques pour améliorer notablement les modèles de mortalité et de régénération, comme nous l'avons vu au paragraphe (142.1). En effet, la probabilité de survie d'un arbre est souvent fortement liée à sa classe de taille (circonférence, hauteur, statut social), à son accroissement antérieur, et varie aussi selon les espèces. L'influence du voisinage, en terme de composition spécifique et d'utilisation de l'espace, est également déterminant pour les phénomènes de mortalité (Zobi, 1998). Pour la régénération, la distance et l'espèce des semenciers est évidemment un critère important, de même que l'espace laissé disponible par les voisins (Szwagrzyk, 1990; Knowe, 1994; Reader *et al.*, 1995; Kubota & Hara, 1996).

- L'évolution de la circonférence est une question spécifique de l'hypothèse de représentation choisie pour cette deuxième partie, mais aussi une question qui intéresse tout particulièrement le forestier puisqu'elle caractérise la production de bois dans l'écosystème ; nous allons donc nous y attarder dans les sous-chapitres suivants. On peut noter dès à présent que, comme pour la régénération et la mortalité, elle dépend fortement de l'environnement local (taille et espèce des arbres voisins) et peut être modélisée par des processus spécifiques, les processus ponctuels de croissance, qui dans le formalisme des processus ponctuels sont l'équivalent des modèles de croissance individus centrés évoqués au paragraphe (002.1) (Rathbun & Cressie, 1994) sur lesquels nous reviendrons aux sous-chapitres (233) et (234).

232. Quelques notions clef sur la croissance et la compétition.

Notre nouvelle hypothèse de représentation comporte une variable circonférence, qui évolue au cours de la vie de l'arbre par le processus de croissance, limité par la compétition avec les arbres voisins. Dans ce sous-chapitre nous allons faire un bref tour d'horizon des processus de croissance et de compétition, en insistant plus particulièrement sur les notions d'autoéclaircie et d'exclusion compétitive qui nous serviront de fil conducteur pour les chapitres suivants.

232.1. Les arbres poussent en utilisant différentes ressources.

Comme tous les végétaux, les arbres produisent leur biomasse par photosynthèse, dans les feuilles, à partir de CO_2, d'eau, d'énergie lumineuse et de quelques éléments minéraux appelés macroéléments (N, P, K, ...). D'autres nutriments, encore appelés microéléments (Mg, Fe, Mn, ...) sont nécessaires en plus faible quantité pour catalyser certaines réactions. Une grande quantité d'eau est utilisée pour le transport de ces éléments et la transpiration (voir par exemple Assmann, 1970, p.19). La création de biomasse nécessite donc différentes ressources : lumière et CO_2 (absorbés par les feuilles), eau et nutriments (absorbés par le système racinaire). L'intensité de la photosynthèse varie en fonction des conditions locales de luminosité, température et de concentration en CO_2 (Aikman & Scaife, 1993), et la communauté scientifique s'interroge sur l'effet d'éventuels changements climatiques sur la production de biomasse (Pastor & Post, 1988; Takkari & Hypén, 1996).

La biomasse fabriquée dans les feuilles est ensuite distribuée dans les différents compartiments de l'arbre. Ce processus d'allocation est relativement complexe et encore mal connu (Deleuze, 1996). On peut en particulier distinguer une croissance primaire, verticale, par élongation de la tige au niveau de l'apex, et une croissance secondaire, horizontale, par la création d'un cerne annuel plus ou moins épais autour du tronc (Assmann, 1970, p.39). Le profil de cerne est la description de l'épaisseur moyenne du cerne en fonction de la hauteur. Certaines études s'intéressent également à la croissance du houppier, par élongation des branches, mortalité des vieilles branches et apparitions de nouvelles branches (Pouderoux, 1995; Deleuze *et al.*, 1996).

La mesure des phénomènes de croissance est parfois délicate (Pardé & Bouchon, 1988).

- Pour la croissance horizontale, l'observation la plus simple est constituée des mesures successives de circonférence (usuellement à 1.30 m) sur une longue période. Des mesures plus fines peuvent être obtenues par l'observation des largeurs de cernes annuels sur des carottes ou des rondelles. Lorsque ces mesures sont faites à plusieurs hauteurs (analyse de tige), on obtient une mesure du profil de tige.

- La croissance verticale peut également être observée par des mesures successives de hauteur, mais celles-ci sont plus délicates et moins précises. L'analyse de tige, ou pour certaines espèces l'observation des limites entre unités de croissance ou pousses annuelles (Courbaud, 1991; Deleuze, 1996), permet d'obtenir une estimation plus précise de cette croissance.

La figure (232.a) illustre la croissance horizontale de 10 arbres du placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron, mesurée sur la circonférence C_i et la surface terrière G_i. On

distingue en général d'une part les variations individuelles de la croissance, qui reflète les conditions locales de fertilité et de compétition autour de chaque arbre, et d'autre part des variations globales qui affectent la croissance de tout le peuplement d'une année sur l'autre, et sont généralement reliées aux aléas des conditions climatiques annuelles[117].

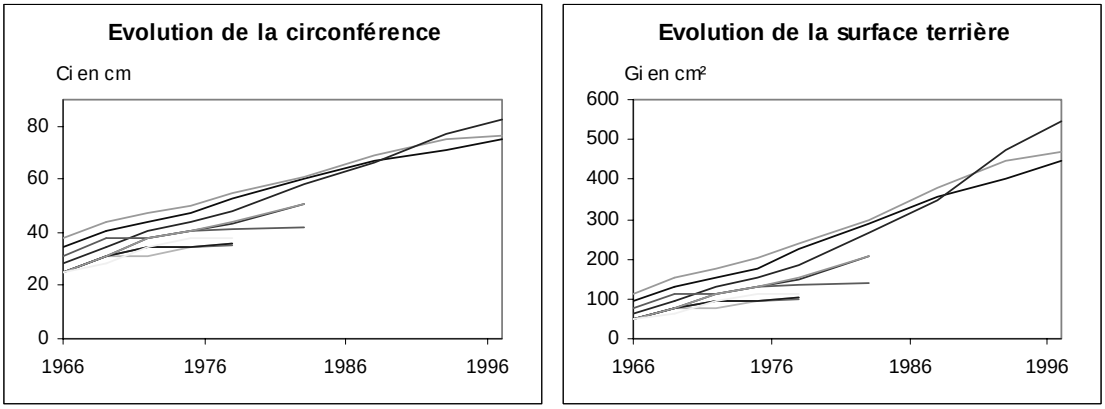


Figure 232.a : Un exemple d'évolution de la circonférence C_i et de la surface terrière G_i de 10 arbres du placeau A3 du dispositif de Lamotte-Beuvron.

232.2. Les ressources et l'espace étant limités, il y a compétition.

Pour produire leur biomasse, les arbres ont besoin de ressources qu'ils doivent partager avec leurs voisins. Ainsi la quantité de lumière reçue par un arbre peut être limitée par l'ombre causée par les arbres proches. De même, la quantité d'eau ou de nutriments disponibles dans le sol est d'autant moins élevée que d'autres arbres les utilisent. L'espace peut parfois également être considéré comme une ressource partagée : la présence de voisins et l'occupation par ces voisins de l'espace peut par exemple empêcher l'arbre de développer son houppier, et donc de recevoir plus de lumière.

Par définition, il y a compétition lorsque la croissance d'un arbre A_i est limitée par la présence d'un autre arbre A_j (Begon *et al.*, 1990; Grace, 1995). Généralement, cela signifie que l'arbre compétiteur A_j utilise une partie des ressources que l'arbre A_i aurait pu utiliser si A_j n'avait pas été là (Otto, 1998, p.262). Sous cette hypothèse, on considère généralement que la compétition est une fonction décroissante de la distance entre les deux compétiteurs, car en moyenne la quantité de ressource détournée sera plus élevée si A_j est proche de A_i, que ce soit pour la lumière (l'ombre de A_j sur A_i sera d'autant plus importante) ou pour les ressources du sol (les réseaux racinaires seront d'autant plus superposés). De plus on s'attend à ce que l'effet de la compétition soit d'autant plus important que les ressources en eau et nutriments sont rares[118]. En général, il peut y avoir compétition entre plusieurs ressources, et interaction entre ces différentes compétitions. La ressource limitante est donc souvent difficile à identifier.

La figure (232.b) met en évidence ce phénomène de compétition entre arbres voisins sur le dispositif de Lamotte-Beuvron. Elle présente la valeur de l'accroissement en surface terrière entre 1979 et 1988, ΔG_i (en cm²), pour des arbres de même circonférence (60 cm en 1979), mais avec un nombre de voisins n_i(6m), calculé à 6 m, variable. On voit que pour la

[117] La dendrochronologie s'intéresse plus particulièrement à ces variations globales de la croissance (Fritts, 1976). Dans ce travail de thèse j'ai choisi de ne pas aborder ce sujet et de me limiter à l'étude des variations individuelles.

[118] Dans le cas de conditions extrêmes la compétition peut ne plus être observable parce qu'elle a déjà entraîné la disparition totale d'une espèce.

plupart des arbres la croissance est d'autant plus faible que le nombre de voisins est élevé[119] : il y a bien compétition.

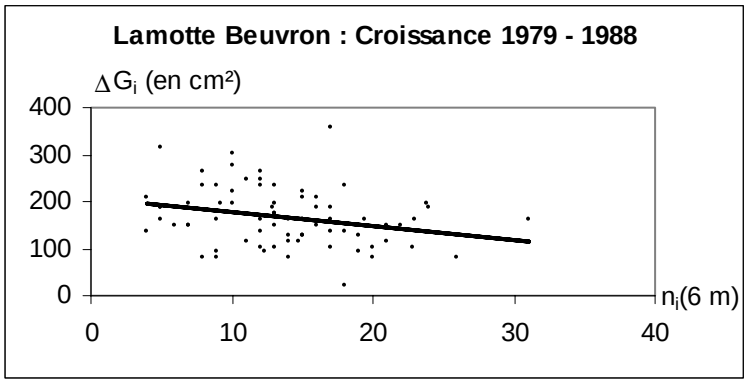


Figure 232.b : Accroissement individuel en surface terrière entre 1979 et 1988, exprimée en fonction du nombre de voisins à 6 m, pour 74 arbres du dispositif de Lamotte-Beuvron de même circonférence (60 cm).

232.3. La compétition intraspécifique peut induire une hiérarchisation sociale.

La compétition entre deux arbres n'est pas toujours symétrique, c'est-à-dire que l'effet d'un arbre A_i sur un arbre A_j n'est pas forcément le même que l'effet de A_j sur A_i. La compétition pour la lumière est un exemple classique de compétition asymétrique : la croissance de l'arbre le plus petit est diminuée par l'ombre de l'arbre le plus grand, mais l'arbre le plus grand n'est pas gêné par l'ombre du plus petit. Le cas de la compétition pour les ressources du sol est moins tranché. En effet, si deux réseaux racinaires prospectent une même zone de sol, on peut s'attendre à ce que chaque arbre soit gêné par son voisin. Toutefois, l'impact de cette gêne sera sans doute moindre sur l'arbre le plus gros, qui a un système racinaire *a priori* plus développé, que sur l'arbre le plus petit. La figure (232.c) illustre ces notions de compétition symétrique ou asymétrique.

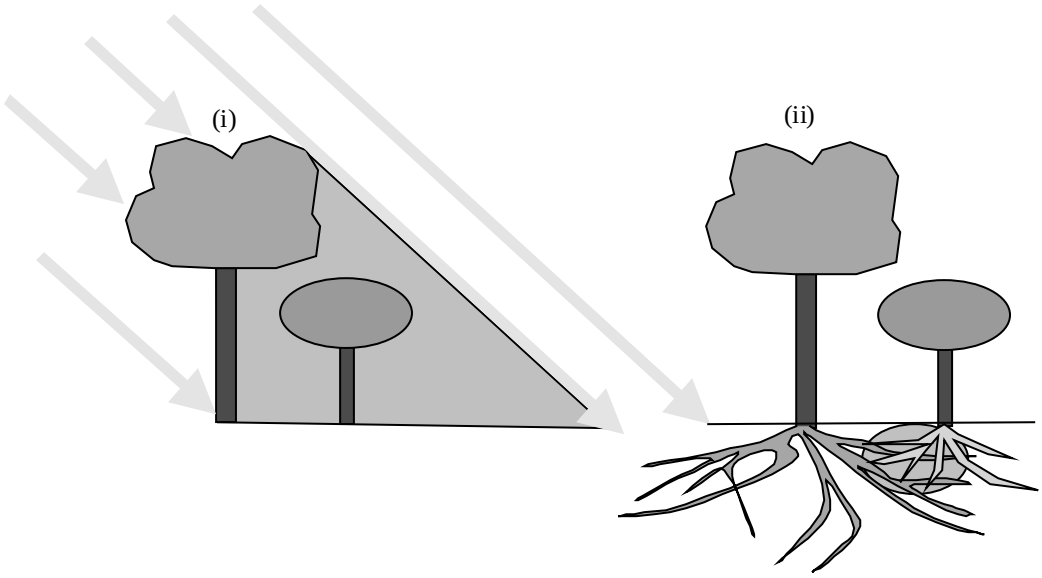


Figure 232.c : Représentation simplifiée (i) d'une compétition pour la lumière, asymétrique (seul le petit arbre est gêné par l'ombre du gros), et (ii) d'une compétition pour les ressources du sol, symétrique (les deux arbres sont gênés par la superposition des réseaux racinaires).

[119] Pour tester l'effet de la compétition, on peut ajuster sur ces données un modèle linéaire, de type : $\Delta G=\alpha+\beta n_i(6m)$ (nous y reviendrons au paragraphe 233.4). Par régression linéaire, on obtient $\alpha=207.77$ et $\beta=-2.95$. La valeur de β est significativement non nulle ($P=0.022$), ce qui confirme l'effet négatif de la compétition.

Plusieurs auteurs se sont intéressés à l'effet de la compétition, symétrique ou asymétrique, sur l'évolution de la structure en taille des individus (cf. 003.1), en particulier dans le cas des populations monospécifiques régulières (Aikman & Watkinson, 1980; Huston & DeAngelis, 1987). De façon générale, une compétition asymétrique favorise la croissance des arbres plus gros et défavorise celle des arbres plus petits. En augmentant ainsi l'écart entre les deux classes de taille extrêmes, elle tend à favoriser l'apparition d'une bimodalité dans la structure en taille (Goreaud, 1995a; Dhôte, 1998, p.47).

En forêt régulière, la compétition se traduit généralement par l'apparition d'une structuration verticale des arbres que le forestier appelle statut social (Assmann, 1970, p.83; Ford, 1975; Delvaux, 1981; Perry, 1985; Otto, 1998, p.181). L'étage supérieur contient les arbres dominants et les arbres codominants, qui sont donc les plus forts compétiteurs. Les arbres dominés sont situés immédiatement dessous : ils subissent donc une forte compétition pour la lumière, et ont généralement une croissance nettement plus faible. Enfin, on peut trouver un sous-étage, constitué d'arbres beaucoup moins hauts, qui sont parfois des arbres aussi âgés que le reste du peuplement, qui n'ont jamais eu assez de ressources pour atteindre l'étage principal ou pour s'y maintenir. C'est le cas par exemple sur la placette du Beau Poirier (annexe B1) : l'histogramme des effectifs par classe de hauteur (figure 232.d) présente effectivement une légère bimodalité, qui correspond à l'existence d'un sous-étage de hêtres de taille réduite tant en circonférence qu'en hauteur, qui ont pourtant le même âge que le reste du peuplement[120].

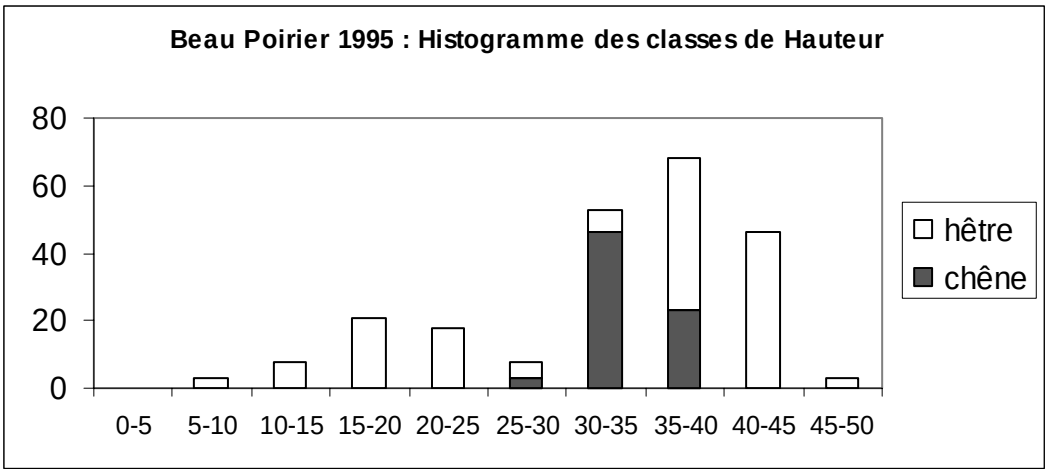


Figure 232.d : Histogramme des effectifs par classe de hauteur sur la placette du Beau Poirier en 1995.

232.4. La compétition entraîne également l'autoéclaircie du peuplement.

La compétition contribue naturellement à affaiblir les individus les moins compétitifs, qui n'ont plus toujours accès à suffisamment de ressources pour assurer leur fonctionnement normal. Ils deviennent alors plus vulnérables à certaines causes de mortalité naturelle (sécheresse, maladies, attaques d'insectes, etc.). Ainsi, l'essentiel de la mortalité naturelle touche les arbres qui souffrent le plus de la compétition, et on peut s'attendre à ce que, pour des conditions similaires, la mortalité naturelle soit d'autant plus importante que le peuplement est dense.

Dans les forêts gérées, le forestier passe régulièrement en éclaircie pour diminuer la densité et éliminer les arbres les plus faibles, si bien que la mortalité naturelle est assez faible. Par

[120] Dans ce peuplement mélangé, les chênes occupent la partie inférieure de l'étage principal, alors que les hêtres se trouvent à la fois dans le sous-étage et dans la partie supérieure de l'étage principal.

contre, dans les forêts peu ou pas gérées, la mortalité naturelle peut devenir assez forte, et contribuer à diminuer de façon sensible la densité du peuplement tout au long de son développement. Les forestiers ont observé et mesuré plusieurs peuplements très denses, et ont remarqué que cette mortalité naturelle maintient la densité du peuplement en dessous d'un seuil limite. Ce phénomène porte le nom d'autoéclaircie, c'est une propriété générale des monocultures (Dhôte, 1998, p.37). Nous y reviendrons au paragraphe (233.2).

232.5. La compétition interspécifique entraîne l'exclusion compétitive de certaines espèces.

Les ressources nécessaires au développement d'un individu, et ses capacités à les récupérer dans son environnement varient d'une espèce à l'autre. Les interactions entre individus d'espèces différentes, et en particulier la compétition interspécifique, sont donc plus complexes que les interactions intraspécifiques. La compréhension et la modélisation de ces interactions interspécifiques ont donné lieu à de nombreux développements en écologie, et en particulier à la création du concept de niche écologique et à l'expression du principe d'exclusion compétitive, que je présente brièvement ici.

La niche écologique[121] d'une espèce est l'ensemble des conditions de milieu (pH, sol, humidité, température, etc.) ou des niveaux de ressource dans lesquelles cette espèce peut survivre (Hutchinson, 1957 in Begon *et al.*, 1990, p.75). Elle peut être représentée comme un domaine dans l'espace des variables de milieu (voir par exemple Otto, 1998, p.107). Plusieurs auteurs (Rameau *et al.*, 1989, p.24; Ellenberg, 1996, p.118) proposent en particulier une représentation des niches écologiques des principales essences européennes sur les axes de l'humidité et du niveau trophique du sol. La figure (232.e) présente les diagrammes d'Ellenberg pour le hêtre et le chêne. Lorsque les niches écologiques de deux espèces se superposent, cela signifie qu'il existe des conditions de milieu pour lesquelles elles pourront se développer ensemble, et donc se retrouver en compétition. C'est bien le cas en particulier pour le hêtre et le chêne (sessile ou pédonculé). Le diagramme d'Ellenberg précise alors dans quels cas l'une ou l'autre des espèces l'emporte[122].

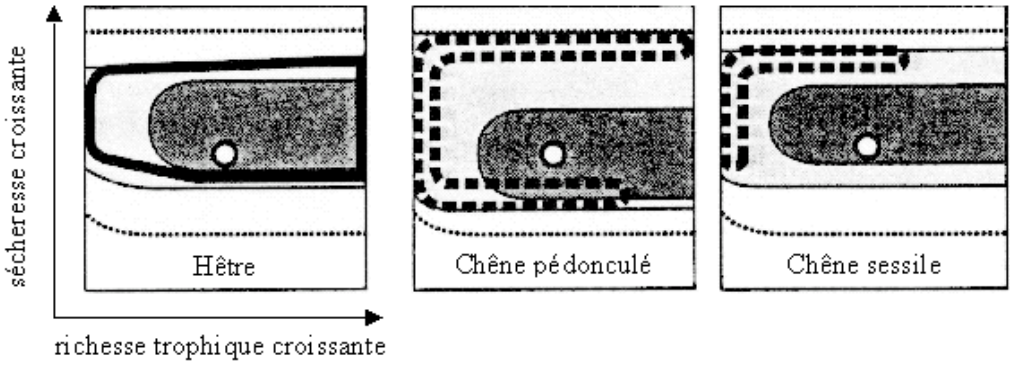


Figure 232.e : Diagramme d'Ellenberg pour le hêtre et le chêne. La zone gris foncée indique les conditions optimales de développement, la zone gris clair est la zone de développement potentiel. La zone entourée d'un trait noir continu ou pointillé correspond aux conditions dans lesquelles l'espèce peut survivre naturellement en cas de compétition.

[121] Il existe en fait plusieurs définitions de ce concept, je présente ici la plus simple.
[122] On peut définir plus précisément une niche écologique potentielle, qui correspond à la niche écologique en absence de compétition, et une niche écologique réelle, souvent réduite, qui correspond aux conditions de milieu pour lesquelles une espèce peut survivre en présence de compétiteurs.

Sur une station donnée, chaque espèce est plus ou moins compétitive, c'est-à-dire plus ou moins efficace pour exploiter et utiliser les différentes ressources (voir par exemple Otto, 1998, p.68). Selon son efficacité, elle obtiendra une quantité de ressource plus ou moins grande, et pourra donc plus ou moins se développer ou se reproduire. La compétitivité est une mesure de cette capacité. Sur la placette du Beau Poirier ou dans la réserve de la Tillaie, le hêtre et le chêne sont en compétition et sur ce milieu le hêtre, plus compétitif, tend à exclure le chêne.

Le principe d'exclusion compétitive dit que, lorsque plusieurs espèces sont en compétition pour une ressource, seule l'espèce la plus compétitive peut survivre à long terme (Begon *et al.*, 1990, p.251; Otto, 1998, p.104) : elle se développe et se reproduit jusqu'à utiliser toute la ressource disponible, alors que les autres dépérissent et disparaissent. Lorsque la compétition porte sur plusieurs (n) ressources, le principe d'exclusion compétitive peut être étendu, et au plus n espèces peuvent survivre à l'équilibre (Grover, p.31).

232.6. L'exclusion compétitive n'a pas toujours lieu.

Le principe d'exclusion compétitive a permis de nombreuses avancées en écologie, en particulier pour comprendre différents problèmes d'interactions interspécifiques, de succession, de dynamique des populations (voir par exemple Huston & Smith, 1987). C'est est un cas limite, qui sert de référence pour examiner les facteurs qui permettent la coexistence (Loreau, com.pers.).

Dans la réalité, différentes espèces peuvent coexister en compétition pour un nombre réduit de ressources (Tilman & Pacala, 1993). L'explication de cette coexistence est à l'origine de nombreux travaux, qui ont mis en évidence plusieurs mécanismes susceptibles d'éviter l'exclusion compétitive. On peut citer par exemple la dynamique du système en dehors de l'équilibre (Levin, 1970; Huston, 1979) ; l'hétérogénéité temporelle des conditions de l'environnement (Tilman & El Haddi, 1992, sur l'exemple de la sécheresse) ; l'hétérogénéité spatiale des ressources ou de l'environnement (Begon *et al.*, 1990, p.715; Pacala & Tilman, 1994; Loreau, 1996) ; le caractère localisé de la compétition entre plantes terrestres[123] (Huston & DeAngelis, 1994; Tilman, 1994) ; ou encore l'herbivorie ou le recyclage de la matière organique (Loreau, 1996).

232.7. Il existe d'autres types d'interactions entre arbres : l'exemple de la coopération.

La compétition n'est qu'un cas particulier des interactions possibles entre deux individus. Une classification classique, proposée par Haskell en 1949 (in Leary, 1985), et reprise par la majorité des écologues distingue quatre cas de figure principaux selon l'effet positif ou négatif d'un individu sur l'autre (tableau 232.f). La compétition correspond au cas où chaque individu a, sur l'autre, un effet négatif[124].

---

[123] Nous reviendrons sur ce point au sous-chapitre (234).

[124] La notion d'effet positif ou négatif est toutefois délicate si on ne précise pas de quoi on parle : pour un arbre isolé par exemple, on s'attend à ce que la croissance en surface terrière soit plus forte que pour le même arbre en peuplement, mais la croissance en hauteur sera plus faible. En écologie évolutive, on mesurerait plutôt les effets sur le fitness de l'individu.

	Effet de A_i sur A_j : +	Effet de A_i sur A_j : -
Effet de A_j sur A_i : +	Mutualisme Coopération Symbiose	Prédation Parasitisme
Effet de A_j sur A_i : -	Prédation Parasitisme	Compétition

Tableau 232.f : Classification simplifiée des interactions entre individus.

La compétition est restée longtemps le modèle classique des interactions entre arbres en forêt, et a servi d'hypothèse au développement de la plupart des actes de sylviculture classique, en particulier les éclaircies qui visent à réduire la compétition dans le peuplement et donc à améliorer la croissance des arbres survivants.

Dans l'écosystème forestier, les interactions entre arbres sont bien sûr plus complexes. L'ambiance forestière, par exemple, c'est-à-dire l'existence au sein du peuplement de conditions tamponnées d'humidité, de température et de vent, correspond par exemple plutôt à une interaction de type +/+ (Otto, 1998, p.161 & 255). De même, les phénomènes de facilitation de la régénération par les arbres adultes (Berkowitz *et al.*, 1995) sont des interactions positives.

Dans les années 1920, les forestiers d'Europe de l'Est se sont intéressés à d'autres phénomènes de coopération entre arbres, et ont émis l'hypothèse de l'existence de biogroupes, c'est-à-dire de petits groupes d'arbres proches les uns des autres en interactions de coopération. Ces biogroupes, de taille variable, pourraient être distingués du reste du peuplement par plusieurs critères : des troncs proches et verticaux qui ne s'éloignent pas les uns des autres, des houppiers intimement mêlés, et la présence de grosses racines dirigées vers les autres arbres du biogroupes. Otto (1997a) propose une synthèse sur les différentes études réalisées sur le sujet. Le fonctionnement de ces structures est encore loin d'avoir été éclairci, mais j'ai pu étudier sur quelques dispositifs, en collaboration avec H. Spellmann, H. Pretzsch, P. Biber et H.J. Otto, la spécificité de la croissance en surface terrière des arbres répondants à ces critères (Goreaud, 1999).

La prise en compte de l'existence des phénomènes de coopération entre arbres constitue un véritable changement de paradigme pour les forestiers, qui n'est pas sans conséquence pour la sylviculture (Bastien & Otto, 1998). Ainsi la notion de groupes d'arbres joue un rôle essentiel dans les sylvicultures dites "proches de la nature", qui cherchent en particulier à favoriser les interactions de coopération et la stabilité du peuplement (Otto, 1997b).

233. Les forestiers utilisent des modèles dendrométriques.

Les forestiers ont depuis longtemps observé et mesuré les processus de croissance et de compétition en peuplement. Dans ce sous-chapitre, nous allons préciser quels outils ils utilisent pour représenter et prédire ces processus.

233.1. Les forestiers utilisent des modèles très proches des données.

La connaissance et l'expertise forestière ont hérité d'une longue tradition d'observations et de mesures en forêt, en particulier destinées à estimer le volume de bois disponible dans un peuplement. La dendrométrie (étymologiquement : la science de la mesure des arbres, voir Pardé & Bouchon, 1988) a repris et enrichi cette tradition, et a généralisé, pour l'estimation du volume de bois, l'utilisation d'inventaires, c'est-à-dire la mesure approximative des circonférences de tous les arbres du peuplement, couplés à un tarif de cubage (Pardé & Bouchon, 1988, p.97), relation qui permet d'estimer le volume d'un arbre à partir du diamètre à 1.30 m (tarif à une entrée) ou à partir du diamètre et de la hauteur (tarif à deux entrées).

La modélisation et la prévision de la croissance des peuplements et des arbres est une autre mission de la dendrométrie. Forts de leur expérience de mesure des arbres les dendrométriciens ont construit leurs modèles, de plus en plus élaborés, à partir des données de mesure d'arbres (Assmann, 1970; Houllier *et al.*, 1991, Dhôte, 1998, p.2).

- Les premiers modèles de croissance, les plus simples, sont les tables de production, inventées par les Allemands (Cotta en 1821 in Pardé & Bouchon, 1988, p.223) qui résument l'évolution du volume et de la croissance de peuplements types pour une zone géographique et une fertilité données. Ces outils, développés en France depuis 1960 (Décourt, 1972; Bartet, 1976), sont encore utilisés sur le terrain par les gestionnaires (Dhôte, 1998, p.8).

- Progressivement les dendrométriciens ont développé des modèles de plus en plus complexes, destinés à améliorer la qualité et la précision des prédictions, ainsi que la gamme d'utilisation des modèles. Il existe de nombreuses synthèses bibliographiques détaillées sur le sujet (Houllier *et al.*, 1991; Colin *et al.*, 1992; Bouchon, 1995a), je me limiterai donc ici à détailler, dans les paragraphes qui suivent, deux exemples qui nous serviront par la suite : un modèle "peuplement" de la loi d'autoéclaircie, et un modèle "arbres" de croissance individuelle en surface terrière.

233.2. Un exemple de modèle "peuplement" : la loi d'autoéclaircie.

Un modèle "peuplement" est un modèle qui décrit et prédit la dynamique forestière à l'échelle d'un peuplement, c'est-à-dire l'évolution dans le temps de variables synthétiques (comme la densité, la somme des surfaces terrières, la circonférence moyenne, ou la hauteur dominante), en fonction des caractéristiques du milieu (climat, fertilité) et éventuellement des modes de sylviculture. Ces modèles ont été développés dans la droite ligne des tables de production, dont ils sont une sorte de généralisation. Ils ont été ajustés à l'aide de plusieurs réseaux de placettes expérimentales mis en place au début du siècle (Dhôte, 1998). On peut citer, parmi les modèles français, ceux de Maugé (1975) puis de Lemoine (1983) pour le pin maritime, ou de Dhôte (1996) pour le hêtre.

En règle générale on considère que ce type de modèle est plus particulièrement adapté aux peuplements purs réguliers, pour lesquels les conditions de croissance sont à peu près semblables pour tous les arbres, et donc pour lesquelles des variables moyennes sont pertinentes[125].

Le phénomène d'autoéclaircie dont nous avons parlé au paragraphe (232.4) peut s'exprimer sous la forme d'un modèle "peuplement" du processus de mortalité. En effet, les mesures effectuées dans les peuplements très denses ont montré que la densité maximale correspondant au phénomène d'autoéclaircie décroît avec la surface terrière moyenne des arbres. De plus, les valeurs limites peuvent être modélisées par une relation simple (équation 233.a) qui ne dépend ni de l'âge du peuplement, ni de la station :

Equation 233.a : $$N\overline{G}^{\alpha_1} = \alpha_2$$

Dans cette équation, N représente la densité du peuplement (le nombre de tiges à l'hectare), et $\overline{G}$ la surface terrière moyenne des arbres du peuplement. Les paramètres α_1 et α_2 dépendent *a priori* de l'espèce et de la région considérée, mais en pratique α_1 varie peu : α_1 # 0.8.
Cette relation est connue sous le nom de loi d'autoéclaircie (Houllier, 1994), et peut être représentée par une droite dans un repère logarithmique (figure 233.b).

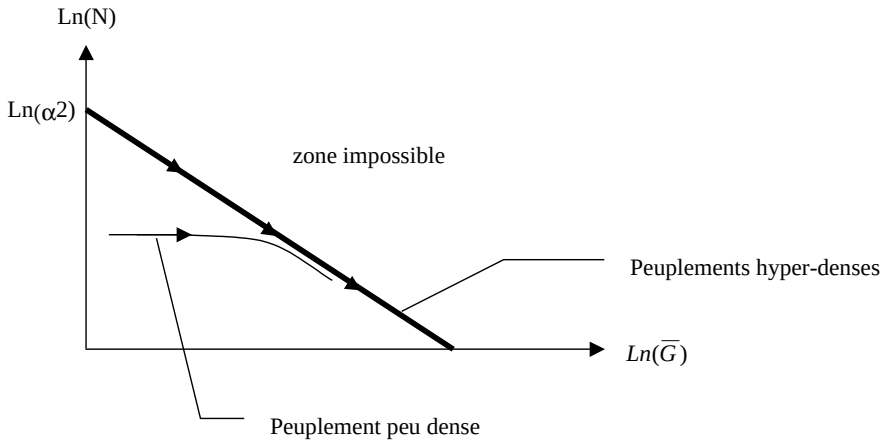


Figure 233.b : Représentation de la loi d'autoéclaircie, d'après Houllier (1994).

Pour un peuplement peu dense, comme un peuplement géré, la densité est inférieure au seuil, et la croissance se traduit par une augmentation de $\overline{G}$ avec une faible mortalité : le peuplement suit une trajectoire presque horizontale sur la figure (233.b). Quand la surface terrière moyenne $\overline{G}$ se rapproche du seuil d'autoéclaircie, la mortalité naturelle augmente et la densité du peuplement diminue fortement en suivant la droite d'autoéclaircie. Dans les peuplements gérés, les éclaircies permettent généralement au peuplement de conserver une densité inférieure au seuil[126].

[125] Pour un peuplement régulier, on caractérise également les arbres les plus gros avec par exemple la hauteur dominante H_0, ce qui revient indirectement à tenir compte de la variance des variables de taille.
[126] La distance au seuil d'autoéclaircie peut être utilisée pour définir un indice de densité relative : le Rdi (Reineke, 1933 in Dhôte, 1998, p.37).

233.3. Un exemple de modèle "arbres" : un modèle de croissance en surface terrière.

Dans les années 1980, il est apparu que les modèles "peuplement" n'étaient pas efficaces pour décrire ou prédire l'évolution des peuplements plus complexes, par exemple les peuplements mélangés ou irréguliers. Pour ces peuplements, les conditions locales de croissance sont très variables d'un individu à l'autre, et l'approche par valeurs moyennes n'est donc plus pertinente. Les dendrométriciens ont alors commencé à construire des modèles "arbres" (Ek & Dudek, 1980; Houllier *et al.*, 1991).

Un modèle "arbres" est un modèle qui cherche à décrire et prédire l'évolution individuelle de chaque arbre du peuplement en fonction de ses conditions de croissance particulières. Généralement ces conditions locales de croissance sont représentées par des indices de compétition. Selon que le modèle utilise ou non la position des arbres et les relations de voisinage (en particulier dans le calcul de l'indice de compétition), on parle de modèle "dépendant des distances" (Mitchell, 1975; Mitchell *et al.*, 1983; Dreyfus, 1988; Courbaud *et al.*, 1993), ou "indépendant des distances" (Wykoff *et al.*, 1982; Dhôte, 1994; Sterba *et al.*, 1995; Meredieu, 1998).
Actuellement, on considère que les modèles "arbres" sont plus adaptés aux peuplements complexes[127], toutefois il existe assez peu de modèles de croissance pour des peuplements mélangés. On peut trouver dans la bibliographie des modèles assez simples, de type démographique[128], qui n'intègrent pas vraiment l'influence du voisinage interspécifique (Kubota & Hara, 1995; Bi & Turvey, 1996; Buongiorno *et al.*, Bachmann, 1997) ; quelques modèles dendrométriques simples (McTague & Stansfield, 1995) ; et quelques modèles qui définissent des indices de compétition interspécifiques à partir de la compétition pour la lumière (Biber, 1996; Cescatti, 1997; Moravie, 1999). De façon générale, ces modèles ne sont pas encore utilisés par les gestionnaires (cf. 002.1).

J'ai choisi d'illustrer la construction d'un modèle "arbres" sur un exemple simple : la croissance en surface terrière des arbres du dispositif de Lamotte-Beuvron entre 1979 et 1988. Pour cela, nous allons partir de données observées, c'est-à-dire des mesures d'accroissement en surface terrière ΔG_i entre 1979 et 1988 (en cm²), effectuées sur un échantillon de 500 arbres choisis aléatoirement dans le dispositif de Lamotte-Beuvron. La figure (233.c) présente ces valeurs en fonction de la valeur initiale de la surface terrière en 1979.

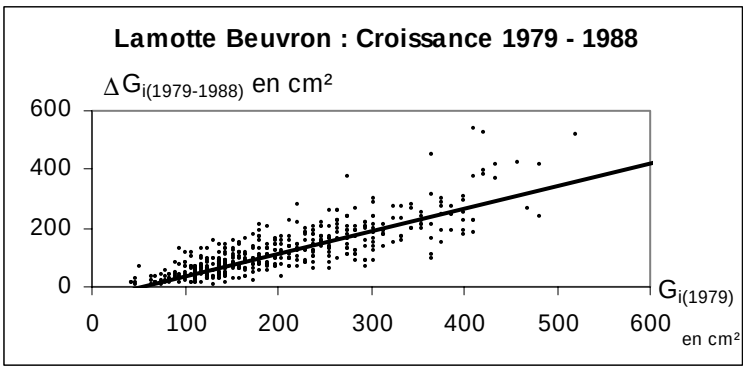


Figure 233.c : Accroissement individuel en surface terrière de 500 arbres du dispositif de Lamotte-Beuvron entre 1979 et 1988, exprimée en fonction de la surface terrière en 1979. La droite correspond au modèle linéaire (équation 233.d) ajusté sur ces données.

---

[127] Dans le cas des peuplements réguliers, Dhôte (1991) propose de relier les deux échelles, en utilisant un modèle "arbres" pour répartir entre les individus une croissance moyenne prédite par un modèle "peuplement".
[128] Ces modèles de listes d'arbres, indépendants des distances, modélisent de façon classique l'évolution des effectifs dans les classes d'espèce et d'âge par des matrices de transition (Leslie, 1945 in Favrichon, 1995).

La corrélation positive qu'on peut observer sur ces données correspond à un résultat très classique des modèles de croissance, à savoir l'existence d'une allométrie entre la biomasse d'un individu et sa croissance. Ce phénomène, que j'appellerai par la suite "effet taille", découle directement du fonctionnement de l'arbre : la quantité de biomasse produite dans les feuilles est d'autant plus grande que le houppier est développé, et donc que l'arbre est grand[129].

Toutefois dans l'approche dendrométrique il n'est pas nécessaire de formaliser ou d'expliquer ce phénomène, et nous nous contenterons de le modéliser à partir des données, par un modèle statistique simple. Pour cet exemple, j'ai choisi un modèle linéaire[130] (équation 233.d), pour lequel l'ajustement[131] permet d'obtenir les coefficients α=-44.26 et β=0.77. Le modèle est fortement significatif ($P<10^{-5}$), et le coefficient de détermination (R^2 corrigé[132]) est de 0.702. Notons toutefois que ce modèle simple n'est valable que sur l'intervalle pour lequel il a été ajusté, et en particulier pour des arbres suffisamment gros pour assurer que la croissance est positive. En toute rigueur, il faudrait en outre le valider avec d'autres données indépendantes[133].

Equation 233.d : $$\Delta G_{i(1979\text{-}1988)} = \alpha + \beta G_{i(1979)}$$

233.4. Pour passer à un modèle dépendant des distances, on ajoute à ce premier modèle simple un indice de compétition qui tient compte de la position des arbres.

Le modèle précédent est indépendant des distances, il ne tient compte que de la taille de chaque arbre pour prédire sa croissance, mais pas de la compétition des arbres voisins. Pour tenir compte de cette compétition, on utilise des indices construits à partir des caractéristiques des arbres voisins, dont il est nécessaire de connaître la position. On obtient donc un modèle "arbres dépendant des distances", dont on espère généralement des prévisions plus proches des données individuelles, mais dont la fiabilité est discutée par les forestiers (Dhôte, com. pers.).

Nous avons déjà vu et utilisé un indice de compétition très simple : le nombre de voisins dans un disque de rayon fixé (par exemple 6 m au paragraphe 232.2) de l'arbre concerné. Pour ce modèle de croissance, je propose d'utiliser un indice un peu plus complexe mais très classique, à savoir la somme des surfaces terrières des arbres voisins dans un disque de rayon R, notée $ng_i(R)$ (équation 233.e). Cet indice intègre donc à la fois le nombre de voisins et leur taille. Les calculs de l'indice $ng_i(R)$ ont été implémentés en langage C (annexe D6).

Equation 233.e : $$ng_i(R) = \sum_{dist(i,j)<R} Gi$$

---

[129] D'autres phénomènes viennent renforcer cette allométrie. Par exemple, la compétition pour la lumière étant asymétrique (cf. 232.3), on s'attend effectivement à ce que les arbres plus gros, situés dans l'étage dominant, reçoivent plus de lumière et donc fabriquent plus de biomasse que les autres. De plus la surface terrière d'un arbre est la somme des accroissements des années précédentes, et reflète donc les conditions de croissance passées. Ainsi, un arbre gros a de fortes chances d'avoir eu récemment de bonnes conditions de croissance, et donc de continuer à bénéficier d'un accroissement important.

[130] Sur des données de croissance du hêtre très similaires, Dhôte (1991) propose un modèle légèrement plus complexe, avec un seuil s sous lequel la croissance est nulle, et une relation linéaire au-delà du seuil.

[131] Effectué avec le logiciel Statlab.

[132] De façon générale, lors des régressions linéaires j'ai utilisé le coefficient de détermination corrigé, qui tient compte du fait que le calcul porte sur les données qui ont servi à ajuster le modèle.

[133] J'avais réservé à cet effet les deux clinaux du dispositif (cf. annexe B2), mais ces données ne sont pas encore disponibles.

On peut alors écrire le nouveau modèle, toujours linéaire, selon l'équation (233.f).

Equation 233.f : $\Delta G_{i(1979\text{-}1988)} = \alpha + \beta G_{i(1979)} + \gamma ng_{i(1979)}(R)$.

L'utilisation d'une régression linéaire permet d'ajuster le modèle aux données mesurées. Toujours sur le même échantillon de 500 arbres du dispositif de Lamotte-Beuvron, et pour une portée R=6 m, on obtient : α=24.007; β=0.714 et γ=-0.019 pour un R^2 corrigé de 0.736. On vérifie que le modèle est fortement significatif ($P<10^{-5}$), et en particulier que le paramètre γ est significativement non nul ($P<10^{-5}$), ce qui prouve l'effet de l'indice de compétition sur la croissance[134]. Notons que comme γ est négatif il s'agit bien d'un effet de compétition. L'augmentation du R^2 par rapport au modèle indépendant des distances (cf. 233.3) est toutefois relativement faible : l'indice de compétition contribue beaucoup moins que l'effet taille à la prédiction de la croissance. Ce constat relativement classique n'est pas étonnant, car la taille de l'arbre intègre sa croissance passée, qui rend déjà compte de ses conditions de croissance[135] (cf. 233.3).

Nous reviendrons au sous-chapitre (271) à ce type de modèles. Notons que, si ils tiennent effectivement compte de la structure spatiale dans le calcul des indices de compétition, ils ne tiennent pas compte directement des corrélations spatiales qui pourraient affecter par exemple la croissance. Pour cela, il faudrait utiliser des outils de géostatistique (cf. 222.1), ce qui dépasse le cadre de cette thèse.

233.5. La plupart des indices de compétition sont formellement proches des fonctions d'analyse de la structure spatiale.

Dans les modèles "arbres dépendant des distances", les indices de compétition IC_i cherchent la plupart du temps à rendre compte de l'environnement local autour de l'arbre A_i, c'est-à-dire du nombre et des caractéristiques de ses voisins. Pour un processus ponctuel, les propriétés de second ordre, comme les fonctions L(r), $L_{1.2}(r)$ ou $K_F(r)$ caractérisent les valeurs moyennes du nombre et des caractéristiques des voisins d'un arbre quelconque du semis. On peut donc généralement mettre en relation les indices de compétition avec ces fonctions.

- Ainsi l'indice de compétition très simple $n_i(R)$ (égal au nombre de voisins à moins de R m de l'arbre A_i) que nous avons utilisé au paragraphe (232.2) est formellement très proche de la fonction K(r)[136] définie au paragraphe (122.1) (équation 233.g).

Equation 233.g : $$K(R) = \frac{1}{\lambda}\overline{n_i(R)}$$

- De même, la fonction intertype $K_{1.2}(r)$[137] peut être reliée à un indice de compétition très simple, $N_{i.2}(R)$, égal au nombre d'arbres d'espèce 2 distant de moins de R m d'un arbre A_i d'espèce 1 (équation 233.h). Nous utiliserons des indices similaires au chapitre (26).

---

[134] Comme pour le modèle précédent, il faudrait en toute rigueur valider le modèle sur des données indépendantes.

[135] Lorsqu'on utilise l'indice $ng_{i(1979)}(R)$ seul (β=0 dans le modèle (233.f)), on obtient un R^2 corrigé de 0.186.

[136] La notation K(r) représente ici en fait l'estimateur $\hat{K}(r)$ de la fonction K(r) (cf. 122.5).

[137] La notation $K_{1.2}(r)$ représente ici en fait l'estimateur $\hat{K}_{1.2}(r)$ de la fonction $K_{1.2}(r)$ (cf. 221.3).

Equation 233.h : $$K_{1.2}(R) = \frac{1}{\lambda_2}\overline{N_{i.2}(R)}$$

- Enfin, des indices de compétition plus complexes, qui font intervenir la circonférence ou la taille des arbres voisins peuvent souvent être reliés à des fonctions de type $K_F(r)$ (cf. 222.6). Ainsi, à partir de l'indice $ng_i(R)$ défini au paragraphe (233.4), égal à la somme des surfaces terrières des arbres voisins d'un arbre A_i, on peut définir une fonction $K_{\Sigma G}(R)$ (équation 233.i) qui caractérise la structure spatiale de la surface terrière locale sur le peuplement.

Equation 233.i : $$K_{\Sigma G}(R) = \frac{1}{N}\sum_i \sum_j G_j k_{ij} = \overline{ng_i(R)}$$

234. En écologie, on trouve des modèles plus théoriques.

Au sous-chapitre précédent, nous avons vu comment les forestiers modélisent la croissance des arbres avec des modèles dendrométriques, essentiellement construits à partir de données. Dans ce sous-chapitre, nous allons voir une approche complémentaire utilisée en écologie théorique.

234.1. L'écologie met à notre disposition d'autres modèles, plus théoriques, pour étudier la croissance.

En écologie théorique, un grand nombre de modèles sont construits à partir de connaissances ou d'hypothèses de fonctionnement sur l'écosystème étudié. Il s'agit généralement de modèles mathématiques théoriques et mécanistes (au sens de Legay, 1973), dont on peut trouver de nombreux exemples dans les ouvrages généraux d'écologie (voir par exemple : May, 1973; Barbault, 1983; Begon *et al.*, 1990; Frontier & Pichod-Viale, 1991; Grover, 1997; Otto, 1998).
Pour de tels modèles où la forme générale est imposée par les mécanismes étudiés, la confrontation au réel peut donner de moins bons résultats que des modèles purement statistiques (Legay, 1997). Parfois, le retour au réel est même délicat ou impossible, en particulier si les éléments modélisés sont difficiles à mesurer. Finalement, ces modèles sont souvent plus des outils de réflexion que des outils de prédiction (Begon *et al.*, 1990, p.215).
Notons toutefois que les différentes disciplines de l'écologie (écologie des individus, des populations, des communautés, écologie évolutive, etc.) ont chacune développé leurs types de modèles et de concepts spécifiques. Schoener (1986) déplore le peu de liens entre ces disciplines et propose, comme Huston *et al.* (1988) de généraliser l'utilisation de modèles mécanistes individus-centrés pour établir le lien entre ces différents domaines.

234.2. La compétition entre individus peut être représentée par des modèles à compartiments.

La notion de compétition ou d'interaction entre individus a depuis longtemps été étudiée par des modèles théoriques, comme les équations de Lotka (1924) et Voltera (1926) (in Grover, 1997). L'ouvrage de Tilman (1982) a contribué à diffuser largement cette approche, dont une synthèse plus récente a été proposée par Grover (1997). Dans ce sous-chapitre, j'ai choisi de présenter un type de modèle couramment utilisé pour modéliser la compétition en écologie théorique : les modèles à compartiments (Legay, 1973), qui nous serviront par la suite dans les chapitres (25) et (26).

Dans un modèle à compartiments, les différents éléments de l'écosystème étudié (par exemple le sol, les arbres, la végétation, les feuilles, les herbivores, etc.) sont représentés par des compartiments dont le fonctionnement interne est supposé inconnu[138]. Le modélisateur s'intéresse généralement aux stocks et aux flux de différentes quantités (énergie, matière, nutriments, etc.) entre compartiments. Ces modèles peuvent bien évidemment être construits à diverses échelles (un bassin versant, un peuplement, un arbre), les compartiments devant alors être adaptés au niveau de précision choisi (Auger *et al.*, 1992).
Ces modèles sont souvent utilisés pour décrire, à une date donnée, les valeurs mesurées des stocks et des flux des quantités considérées. Cette approche descriptive a été largement utilisée sur les différents écosystèmes (Deléage, 1986), notamment lors du Programme

[138] Il s'agit de boîtes noires.

Biologique International lancé en 1964, et reste un outil majeur pour l'étude des cycles biogéochimiques (voir par exemple Frontier & Pichod-Viale, 1991).

Pour étudier les phénomènes de compétition, on s'intéresse plus particulièrement à la dynamique du système, modélisée le plus souvent par des équations différentielles (Houllier, 1988; Grover, 1997). La variation des stocks s'exprime en effet comme un bilan des flux entrant et sortant, et l'intensité des flux peut généralement s'exprimer en fonction des types de relations entre les compartiments et des stocks en présence. Il est alors nécessaire d'identifier la nature biologique ou physique des flux considérés (diffusion, absorption racinaire, évaporation, etc.) pour utiliser l'équation la plus adaptée aux connaissances écologiques du domaine. Nous y reviendrons au paragraphe (254.2).

Par la suite, j'utiliserai le terme "**modèles théoriques**" pour parler de ce type de modèles.

234.3. On peut construire, avec ce formalisme, un premier modèle écologique (très) simple de compétition.

Pour illustrer cette approche et introduire le formalisme qui sera utilisé dans les chapitres (25) et (26), je propose d'étudier un modèle très simple composé de compartiments "arbres" A_i, en compétition pour une unique ressource[139] du compartiment de sol global S_G supposé homogène. Ce premier modèle très simple est formellement équivalent au modèle classique de type "chemostat" (Grover, 1997, p.18), et correspond à la situation implicite de nombreux modèles de compétition, et en particulier ceux de Tilman (1977 & 1990) (in Huisman, 1994). Pour sa représentation graphique (fig. 234.a), j'ai utilisé les mêmes conventions que Loreau (1996).

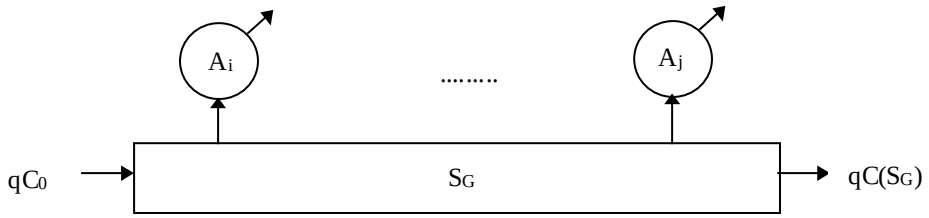


Fig. 234.a : Schéma de notre premier modèle de compétition pour une ressource du sol.

Les équations du modèle exprimeront les stocks et les flux dans et entre les compartiments. Pour ce cas simple, tous les arbres ont accès à la même ressource indépendamment de leur position : le modèle n'est pas spatialisé[140]. On néglige également les phénomènes de recyclage et d'herbivorie, ainsi que les actions sylvicoles[141].

Le même formalisme peut être utilisé pour étudier l'évolution d'un peuplement à des échelles différentes. Plusieurs auteurs (voir par exemple Huston & DeAngelis, 1994) se placent à l'échelle du peuplement, et utilisent des compartiments A_i qui correspondent à la biomasse agrégée des différents individus d'une même espèce e_i. Dans ce cas l'échelle de temps est grande devant la vie de l'arbre, et les processus de mortalité et de régénération sont

[139] La notion de ressource n'est pas évidente à définir (Begon *et al.*, 1990, p.79). Pour l'instant la ressource de ce modèle n'est pas explicite : elle pourrait correspondre par exemple à un nutriment ou à de l'eau. Nous y reviendrons au paragraphe (253.2).

[140] C'est le cas de la plupart des modèles théoriques simples : le travail de définition des compartiments amène souvent le modélisateur à faire abstraction de l'espace sous-jacent à l'étude. Nous y reviendrons au sous-chapitre (251).

[141] Loreau (1996) propose un modèle beaucoup plus complet pour tenir compte de ces éléments, nous y reviendrons au paragraphe (254.1).

implicitement inclus dans l'évolution de ce compartiment. A l'échelle de l'arbre, que j'ai choisie pour cette thèse (cf. 005.1), les compartiments représentent des individus, l'échelle de temps est celle de la vie d'un arbre, et les processus de mortalité ou de régénération doivent *a priori* être explicités.

234.4. J'ai choisi de modéliser la concentration en ressource du compartiment Sol, et la biomasse active des compartiments Arbres.

Pour un compartiment quelconque Z, on notera V(Z) le volume du compartiment ; N(Z) la quantité de ressource qu'il contient ; et C(Z)=N(Z)/V(Z) sa concentration. Le choix de modéliser N(Z) ou C(Z) est une question délicate, qui doit être discutée pour chaque compartiment avec des considérations biologiques.

- Pour le compartiment sol S_G, on s'intéressera à la concentration de ressource $C(S_G)$, car la plupart des phénomènes de transport sont régis par des différences de concentration.

- Le cas du compartiment arbre A_i est moins simple. De façon générale, pour les plantes, c'est usuellement la biomasse qui est considérée comme la variable pertinente. Il faut néanmoins tenir compte d'une particularité de l'objet "arbre" qui accumule de la biomasse "inactive" dans son duramen. La biomasse totale de l'arbre, ou son volume de bois, que l'on mesure usuellement, ne sont pas une très bonne représentation de son activité[142].
  J'ai donc choisi de m'intéresser non pas à la biomasse totale, mais à une biomasse "active" de l'arbre A_i, notée $N(A_i)$. L'interprétation du compartiment A_i reste cependant délicate. Si la biomasse active d'un arbre est celle qui participe à sa croissance, elle pourrait correspondre à la fois aux feuilles, à l'aubier, et aux racines ; mais il est rare d'avoir des mesures précises pour ces trois grandeurs. Pour fixer les idées, on peut supposer dans un premier temps que $N(A_i)$ correspond à la biomasse foliaire[143].

234.5. Les équations du modèle découlent de l'expression des flux entre les différents compartiments.

J'ai choisi de modéliser les flux entre compartiments de la façon la plus simple possible, essentiellement par des relations linéaires. Nous reviendrons sur la pertinence de ces hypothèses dans le sous-chapitre (254).

- Le bilan du flux de ressource dans le compartiment A_i suit l'équation (234.b).
  L'arbre A_i accroît sa quantité de ressource en puisant dans le compartiment sol S_G. On peut faire l'hypothèse générale (Grover, 1997) que la production de biomasse $\Delta^+ N(A_i)$ est une fonction croissante de la biomasse active de l'arbre et de la concentration en ressource du sol. On peut dans un premier temps la représenter par la loi d'action de masse (Lotka, 1924 et Voltera, 1926 in Grover, 1997) : $\Delta^+ N(A_i) = a_i N(A_i) C(S_G)$. Le paramètre a_i mesure la capacité de l'arbre à utiliser la ressource[144].

---

[142] En particulier en phase juvénile la croissance est forte mais la biomasse totale faible, alors qu'en phase de sénescence la croissance de l'arbre est faible mais sa biomasse totale est très élevée.
[143] En réalité cette hypothèse est discutable, car on ignore quelles sont les relations entre ces différentes grandeur, et en particulier entre la biomasse racinaire et la biomasse foliaire. Il s'agit donc bien d'une hypothèse simplificatrice pour faciliter la compréhension du modèle, mais pas d'une hypothèse de fonctionnement.
[144] Ce qui diffère légèrement de la notion de compétitivité, nous y reviendrons au paragraphe (234.7).

On peut également faire l'hypothèse très générale (Grover, 1997) que la perte de ressource du compartiment A_i est proportionnelle à sa biomasse : $\Delta^- N(A_i) = b_i N(A_i)$.

Equation 234.b : $$\frac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(S_G) - c_i\right] \qquad \text{où } c_i = b_i/a_i$$

- Le bilan des flux sur le compartiment de sol S_G correspond à l'équation (234.c).
  D'une part le sol perd la quantité de ressource utilisée par les A_i : $\Delta^- N(S_G) = \Sigma a_i N(A_i) C(S_G)$.
  D'autre part, on peut faire l'hypothèse[145] que S_G est en contact avec un milieu extérieur avec lequel il échange une quantité de ressource de la forme : $\Delta^+ N(S_G) = q[C_0 - C(S_G)]$, où C_0 est une mesure de la quantité de ressource disponible sur le site. Le paramètre de proportionnalité q (en $m^3.s^{-1}$) intègre à la fois la surface de contact entre S_G et l'extérieur (m'), et la vitesse de transport de matière dans le sol ($m.s^{-1}$). On le supposera constant au cours du temps. En notant V le volume du compartiment de sol S_G, supposé constant lui aussi, on obtient bien l'équation (234.c).

Equation 234.c : $$\frac{dC(S_G)}{dt} = \frac{1}{V}\frac{dN(S_G)}{dt} = \frac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \frac{C(S_G)}{V}\left[\sum_i a_i N(A_i)\right]$$

Pour ce premier modèle simple, j'ai choisi de négliger la régénération et la mortalité due à autre chose que la compétition ; le modèle n'est donc pertinent que pour une échelle de temps correspondant à la durée de vie d'un arbre.

234.6. Les n équations de type (234.b) et l'équation (234.c) forment un système dynamique couplé de (n+1) équations à (n+1) inconnues.

On obtient ainsi un système de (n+1) équations couplées (équation 234.d), qui régissent l'évolution des stocks et flux de la ressource dans le sol et dans les arbres. Il s'agit en fait simplement du bilan des hypothèses de fonctionnement que nous avons introduites dans le système.

Equation 234.d : $$\begin{cases} \dfrac{dN(Ai)}{dt} = a_i N(Ai)\left[C(S_G) - c_i\right] & i = 1...n \\ \dfrac{dC(S_G)}{dt} = \dfrac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \dfrac{C(S_G)}{V}\left[\sum_i a_i N(Ai)\right] \end{cases}$$

Ce système différentiel est déjà trop complexe pour trouver les solutions analytiques. Par contre, ces équations peuvent être utilisées pour des simulations en temps discret qui permettent d'étudier le comportement du système, ou bien de faire des analyses de sensibilité pour détecter les paramètres les plus importants. Il est également possible de déterminer les états d'équilibre stables du système.

[145] Nous reviendrons au paragraphe (254.2) sur cette hypothèse.

234.7. Les états d'équilibre stables donnent les tendances à long terme vers lesquelles le système pourrait converger.

Pour un système physique simple, un état d'équilibre est un ensemble de valeurs des différentes variables pour lesquelles le système n'évolue plus. Un état d'équilibre est dit stable si, après une petite fluctuation, la dynamique du système le ramène à l'équilibre. Inversement, un état d'équilibre est instable si, après une petite fluctuation la dynamique du système l'éloigne de l'équilibre. La figure (234.e) illustre ces deux notions sur des exemples simples. On note généralement Z^* la valeur prise par la variable Z à l'état d'équilibre.

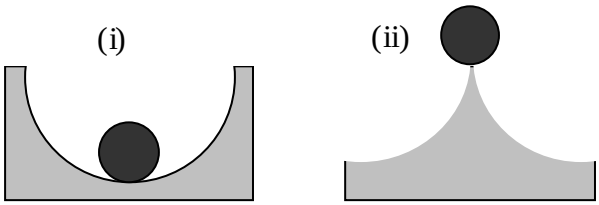


Figure 234.e : Un exemple simple d'équilibre stable (i) et instable (ii).

Pour un écosystème, la notion d'équilibre est beaucoup plus délicate à envisager (May, 1973), et de façon générale les systèmes vivants suivent plutôt des dynamiques hors équilibre (Prigogine & Stengers, 1979). La biomasse totale d'un arbre, par exemple, continue de croître pendant la vie de l'individu. Toutefois, pour certains compartiments et certaines échelles d'observation, il n'est pas aberrant de considérer que la dynamique converge vers une valeur plus ou moins stable : j'ai fait l'hypothèse que ce pouvait être le cas pour la concentration de ressource dans le sol, ou pour la biomasse active définie au paragraphe (234.4), qui constituent les éléments de notre modèle[146].

Pour des modèles théoriques de compétition, la détermination des états d'équilibre stable[147] est intéressante, car elle donne des renseignements sur la dynamique du système, et en particulier sur les tendances d'évolution des compartiments[148] (DeAngelis, 1975; Loreau, 1994). Ces tendances peuvent ensuite être interprétées, avec nos connaissances forestières, en terme de devenir des arbres, et en particulier en terme de survie. Ainsi, pour notre modèle simple, si on note $N^*(A_i)$ la valeur de la biomasse active de l'état d'équilibre de l'arbre A_i, un équilibre stable où $N^*(A_i)$ est strictement positif pourra correspondre à la survie à long terme de l'arbre A_i, alors qu'un équilibre stable où $N^*(A_i)$ est nul correspondra plutôt à un arbre éliminé ou réduit à un état dominé à moyen terme. Par construction, nous nous limitons bien sûr aux valeurs positives de $N(A_i)$ et $C(L_i)$. Si les valeurs initiales sont positives, le modèle ne peut atteindre un état $N^*(A_i)$ négatif, car le passage par $N(A_i)=0$ correspond à la mort de l'individu, et donc à la disparition du compartiment dans le modèle.
Dans tous les cas, il faut insister sur le fait que cet état d'équilibre n'est pas *a priori* un état qui sera atteint par le système pendant la durée de vie du peuplement (le long terme peut dépasser la durée de vie d'un individu) : il s'agit bien d'un critère pour caractériser la tendance à long terme du système.

---

[146] On retrouve ici le problème du choix de l'échelle (cf. 243.3) : j'ai choisi de travailler à l'échelle de l'arbre, ce qui implique de s'intéresser à l'équilibre de compartiments individuels, sur des échelles de temps courtes, et de négliger la régénération ; mais on pourrait également se placer à l'échelle du peuplement, et considérer une certaine stabilité de la biomasse totale qui intègre ces deux processus.
[147] Voir au sous-chapitre (C52) de l'annexe (C5).
[148] Notons cependant que l'étude des états d'équilibres et de leur stabilité ne permet pas de détecter des comportements plus complexes, comme l'existence de phénomènes périodiques, de cycles limites ou de comportements chaotiques.

Le calcul des états d'équilibre du système (234.d), ainsi que l'analyse de leur stabilité, se trouve en annexe (C5). Pour ce premier modèle simple, on obtient deux cas de figure selon la valeur relative de C_0 et des c_i :

- Si C_0 est inférieur à tous les c_i (ce qui correspondrait à un terrain très pauvre), alors le seul équilibre stable correspond à la disparition de tous les arbres : aucun arbre ne trouve assez de ressource pour survivre (équation 234.e).

Equation 234.e : $\forall i,\ N^*(A_i) = 0$ et $C^*(S_G) = C_0$

- Sinon, le seul équilibre stable correspond à la survie des seuls arbres ayant la valeur de coefficient c_i la plus faible, notée c_{i0}. Ces arbres croissent jusqu'à l'équilibre, où ils utilisent toutes les ressources disponibles, alors que les autres dépérissent au fur et à mesure qu'ils ont accès à moins de ressources. La condition d'équilibre pour les différents compartiments s'écrit alors selon l'équation (234.f), où N_{surv} représente le nombre de survivants[149].

Equation 234.f : $C^*(S_G) = c_{i0}$ et $N^*(A_i) = \begin{cases} \dfrac{1}{N_{surv}} \dfrac{q}{a_{i0} c_{i0}} [C_0 - c_{i0}] & si \quad c_i = c_{i0} \\ 0 & sinon \end{cases}$

On retrouve en particulier un résultat très classique : la concentration d'équilibre dans le sol (pour notre modèle)[150] ne dépend que des paramètres de la dynamique de la ressource pour un arbre A_i, et pas du milieu. Ce résultat, qui sert d'hypothèse de fonctionnement pour de nombreux modèles (Tilman, 1982), se retrouve également dans l'expression de la condition d'équilibre d'autres modèles théoriques plus complexes (Grover, 1997; Huston & DeAngelis, 1994; Loreau, 1996).
Sous cette hypothèse, le coefficient $c_i=b_i/a_i$ représente la ressource minimale nécessaire à la survie à long terme de l'arbre A_i. C'est également une mesure indirecte de sa compétitivité : plus c_i est petit, plus l'arbre est compétitif. *A priori* la valeur de c_i dépend de l'adaptation de l'arbre A_i à son milieu, et peut donc varier, comme a_i et b_i, en fonction de la station. Il en est de même pour les valeurs relatives des coefficients c_i de deux espèces, nous y reviendrons au paragraphe (242.1)

Par contre, la taille d'équilibre des arbres dépend du paramètre C_0 (équation 234.f), c'est-à-dire de la quantité de ressource disponible dans le milieu, ce qui est cohérent avec les observations des forestiers, et en particulier les travaux de liaisons station-production (Assmann, 1970).

Finalement, notre modèle sépare, peut être artificiellement, deux aspects de la fertilité : d'une part les conditions globales de croissance (sol, climat), qui influencent les valeurs des coefficients c_i, et pour lesquelles j'utiliserai le terme "station", et d'autre part la quantité de ressource disponible, pour un site et une période donnés, qui correspond au coefficient C_0.

---

[149] En réalité si $N_{surv}>1$ le système est dégénéré, et il y a plusieurs valeurs de $N^*(A_i)$ possibles. La valeur donnée dans l'équation (234.f) correspond au cas particulier où tous les arbres ont les mêmes caractéristiques et ont bénéficié des mêmes conditions initiales (cf. annexe C5).
[150] Il faudrait pouvoir préciser jusqu'à quelle point elle peut effectivement être reliée à une concentration réelle dans le sol.

234.8. Ce modèle permet de retrouver le principe d'exclusion compétitive.

Les coefficients a_i, b_i et c_i caractérisent la dynamique de l'arbre par rapport à la ressource considérée. Si on néglige la variabilité génétique, on peut faire l'hypothèse que ces coefficients ne dépendent que de l'espèce.

Dans ce cas, d'après le calcul des états d'équilibre stables du système (cf. 234.7), il y a au plus une seule espèce qui peut survivre à long terme, et cette unique espèce est celle qui est la plus compétitive pour les conditions de milieu considérées. On retrouve ici l'expression du principe d'exclusion compétitive vu au paragraphe (232.5) : si des arbres sont en compétition pour une ressource unique, seule l'espèce la plus compétitive peut survivre. Le modèle que nous avons construit correspond donc bien à ce paradigme. En particulier, cela signifie qu'il ne permet pas de rendre compte de la coexistences de différentes espèces en compétition. D'une certaine façon il s'agit donc d'une limite de ce premier modèle très simple, sur laquelle nous reviendrons au sous-chapitre (251).

234.9. Ce modèle permet également de retrouver une version statique de la loi d'autoéclaircie.

Nous avons vu que la biomasse atteinte par les arbres qui survivent est inversement proportionnelle au nombre de survivants N_{surv} (équation 234.g), ce qui signifie, si b_i et c_i ne dépendent que de l'espèce, que les arbres de l'espèce dominante se partagent équitablement la ressource par compétition intraspécifique. Il s'agit donc bien d'une forme très proche de la loi d'autoéclaircie dont nous avons parlé au paragraphe (233.2).

Equation 234.g : $$N^*(A_i) = \frac{1}{N_{surv}} \frac{q}{a_{i0} c_{i0}} \left[C_0 - c_{i0} \right]$$

Notons toutefois qu'il s'agit ici d'une relation sur un état d'équilibre, c'est-à-dire d'une certaine façon une version statique de la loi d'autoéclaircie, ce qui est normal puisque notre modèle théorique ne comporte pas de processus de mortalité pour les arbres de l'espèce dominante.

235. Vers un lien entre écologie et dendrométrie ?

Nous avons vu aux sous-chapitres (233) et (234) des modèles classiques qui pouvaient être utilisés en dendrométrie et en écologie théorique pour représenter et prédire la croissance des arbres d'un peuplement. Dans ce sous-chapitre, je vais essayer de clarifier les liens possibles entre ces deux approches.

235.1. Les approches des dendrométriciens et des écologues théoriciens sont différentes mais complémentaires.

Pour différentes raisons, que j'ai développées en introduction (différence d'objets, différence d'objectifs, différence d'échelle temporelle : cf. 003.2), les dendrométriciens et les écologues théoriciens ont développé des outils différents pour représenter ou prédire la croissance des arbres ou des végétaux en général. L'approche dendrométrique est essentiellement basée sur des données simples, comme la circonférence ou la hauteur. Les modèles dendrométriques sont généralement très précis et prédictifs, mais ils ne sont d'aucune utilité en dehors des conditions très particulières sur lesquelles ils ont été ajustés : ils sont peu flexibles. Inversement, l'approche de l'écologie théorique, basée sur la connaissance des mécanismes, est très flexible et conduit à des modèles aisément généralisables. Ces modèles sont toutefois plus des outils de réflexion que de prédiction, et leurs résultats sont plutôt qualitatifs.

Levins (1966) propose de classer les modèles selon des critères de Précision (c'est-à-dire la capacité d'un modèle à prédire un phénomène), de Généralité (c'est-à-dire la possibilité d'utiliser un modèle pour plusieurs objets d'étude), et de Réalisme (c'est-à-dire le fait qu'un modèle intègre dans sa construction des mécanismes connus) (Levins, 1966). La figure (235.a) correspond à une représentation simplifiée, sur ces trois axes, des modèles dendrométriques et des modèles théoriques : une fois ajustés sur des données, les premiers sont généralement assez précis, mais ni réalistes ni généralisables, alors que les deuxièmes sont peu précis, mais relativement réalistes et généralisables[151]. Cette différence entre les deux modèles correspond donc bien à une complémentarité.

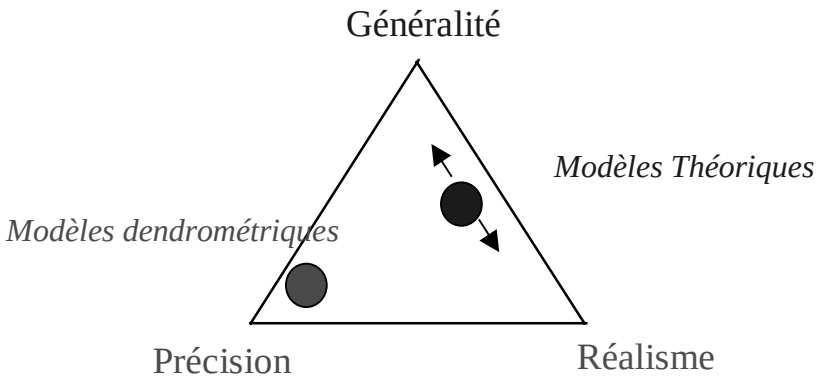


Figure 235.a : Position des modèles dendrométriques et théoriques par rapport aux 3 axes de Généralité, Réalisme et Précision.

Toutefois, si les approches utilisées par les deux communautés sont différentes, les équations mathématiques utilisées *in fine* pour représenter les phénomènes sont souvent assez similaires

[151] De façon générale un modèle théorique simple sera plus généralisable, mais moins réaliste, alors qu'un modèle plus complexe sera plus réaliste (il tiendra compte de plus de processus) mais moins généralisable.

(par exemple des équations différentielles linéaires), ce qui facilite le passage d'une approche à l'autre. Nous y reviendrons aux paragraphes (235.3) et (251.8).

235.2. Le développement de modèles hybrides semble prometteur.

Pour allier les avantages des modèles théoriques et des modèles dendrométriques, plusieurs auteurs ont construit des modèles hybrides, comportant à la fois des sous-modèles théoriques ou mécanistes, et des sous-modèles plus empiriques (Houllier, 1988; Deleuze, 1992).

- Pour la prédiction de la production forestière à grande échelle, il existe des modèles souvent assez complexes où les relations entre compartiments suivent des lois théoriques simples, mais sont ajustées sur des données (lorsque celles-ci sont disponibles), ou sur l'expertise des forestiers (Botkin *et al.*, 1972; Pacala *et al.*, 1993; Canham & Pacala, 1994). Ces modèles sont finalement assez peu précis, et très difficiles à évaluer. Ils peuvent cependant satisfaire à des objectifs de planification à grande échelle et de gestion des territoires. Plusieurs auteurs (Kimmins, 1993; Lischke *et al.*, 1995) utilisent également des modèles similaires pour simuler la réaction qualitative de l'écosystème à des stress ou à des changements environnementaux.

- A l'échelle plus fine intra-arbre, le couplage entre les modèles d'écophysiologie, plutôt théoriques ou réalistes, et les modèles dendrométriques, donne des résultats très intéressants (Dhôte, 1998, p.5). Plusieurs auteurs (Mäkelä & Hari, 1986; Houllier *et al.*, 1994) proposent par exemple d'intégrer des connaissances simples sur le bilan de carbone, l'utilisation de l'eau et la forme du houppier dans des modèles de croissance arbre. Deleuze (1996) et Deleuze & Houllier (1995 & 1997) ont plus particulièrement exploré les relations entre la forme du houppier, l'allocation de carbone, et le profil de tige, et ont pu proposer des modèles particulièrement pertinents, qui devraient en particulier permettre d'améliorer la prédiction de la qualité du bois.

235.3. L'exemple de la loi d'autoéclaircie montre que les approches dendrométriques et théoriques donnent des résultats cohérents, dont la confrontation peut être enrichissante.

Aux sous-chapitres (233) et (234), nous avons vu que la loi d'autoéclaircie pouvait être retrouvée, dans une forme légèrement différente, à la fois par un modèle dendrométrique (équation 235.b) et par un modèle théorique (équation 235.c). Les deux approches sont donc bien cohérentes sur cet exemple.

Equation 235.b : $N\overline{G}^{\alpha_1} = \alpha_2 = Cte$; α_1#0.8

Equation 235.c : $N_{surv} N^*(A_i) = \dfrac{q}{a_{i0} c_{i0}} \left[C_0 - c_{i0} \right] = Cte(C_0)$

De plus, la comparaison des équations (235.b) et (235.c) permet du suggérer des questions de recherche intéressantes :

- Alors que la loi d'autoéclaircie dendrométrique est un phénomène dynamique, lié en particulier à la mortalité due à la compétition, la relation obtenue avec le modèle théorique du sous-chapitre (234) est une relation statique vérifiée par l'état d'équilibre. Il semblerait donc intéressant d'ajouter à ce modèle un processus aléatoire de mortalité et d'étudier l'évolution de cette relation hors de l'équilibre.

- La comparaison terme à terme des deux relations nous amène à identifier la biomasse active de notre modèle théorique, $N^*(A_i)$, à une puissance de la surface terrière, $\overline{G}^{0.8}$. De façon générale, pour certains intervalles de taille il est effectivement classique d'écrire des relations d'allométrie entre par exemple la surface foliaire ou l'aubier, et la surface terrière (Dufrene & Breda, 1995; Deleuze, 1996, p.278; Hatsch, 1997). Il serait intéressant de comparer ces relations à celle obtenue ici.

- Dans la relation obtenue avec notre modèle théorique, la constante est en fait une fonction de C_0, la quantité de ressource apportée par l'extérieure, alors que dans la loi d'autoéclaircie dendrométrique elle est réputée invariante par rapport au milieu. Toutefois, même si les données disponibles semblent effectivement aller dans ce sens (Dhôte, com. pers.), cette invariance n'a jamais été réellement prouvée (Houllier, 1994). Il serait donc intéressant de préciser la variabilité de α_2 en fonction de la quantité de ressource disponible sur le site, et ce pour différentes ressources. Avec notre modèle théorique, le terme constant pourrait également être invariant si on considère la ressource lumière, dont l'apport extérieur moyen est constant pour une latitude donnée.

A priori, la comparaison entre modèles théoriques et modèles dendrométriques ouvre donc des perspectives intéressantes, et mériterait d'être généralisée à d'autres relations classiques (loi de Eichhorn, exclusion compétitive, relation station-production...).

Dans la suite de cette partie, j'ai choisi d'utiliser ces deux types de modèles en faisant constamment un aller retour entre l'approche théorique et l'approche dendrométrique, de façon à bénéficier des avantages des deux.

236. Bilan.

Nous avons vu dans ce chapitre quelques exemples de processus naturels (mortalité, régénération et croissance) qui modifient la structure spatiale des peuplements complexes, et comment des processus ponctuels peuvent être utilisés pour décrire et modéliser cette évolution.
Sur le cas particulier de la croissance en circonférence, pour laquelle le processus ponctuel d'évolution correspond aux modèles de croissance, nous avons vu comment la dendrométrie et l'écologie théorique ont mis au point des modèles très différents et complémentaires pour rendre compte de cette croissance.

L'utilisation de ces deux types de modèles sur quelques exemples d'applications m'a permis de préciser quelques limites de ces approches :

- Les modèles de croissance, qu'ils soient dendrométriques ou théoriques, restent simples, et ne sont qu'un outil pour appréhender des objets réels complexes. Il me semble important de garder un recul suffisant par rapport aux résultats des modèles, qui ne doivent pas être confondus avec ces objets.

- Les modèles dendrométriques dépendent complètement des données, qui elles-mêmes sont souvent très limitées. Il me semble essentiel de développer de façon concertée l'effort de mesure, et de favoriser des dispositifs permanents (suivi des mesures dans le temps), cartographiés, avec des mesures individuelles des arbres. De plus, si les modèles dendrométriques sont de bons outils de prédiction dans leur domaine d'ajustement, ils sont peu flexibles et ne peuvent donc pas être utilisés en extrapolation.

- Les modèles théoriques sont de bons outils de réflexion, mais font des hypothèses fortes sur le fonctionnement du système, qu'il n'est pas toujours possible de vérifier. Il est en effet souvent difficile de trouver des données permettant d'évaluer un modèle théorique, car les compartiments utilisés peuvent être très éloignés des éléments mesurables, comme c'est le cas pour notre modèle de compétition pour les ressources du sol. Les résultats de ces modèles sont alors difficiles à interpréter.

L'utilisation en parallèle de ces deux types de modèles semble donc être une approche particulièrement intéressante, que nous allons mettre en application dans le chapitre suivant.

24. Comment modéliser le mélange d'espèces : une première approche dendrométrique.

240. Introduction.

J'ai présenté, dans les chapitres précédents, les différents outils qui nous permettent de décrire et d'analyser la structure spatiale de peuplements complexes, représentés par la position, l'espèce et la circonférence des arbres. Je souhaite montrer que ces outils peuvent nous aider à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure de ces peuplements, et en particulier à répondre à des questions écologiques ou forestières qui leurs sont spécifiques.

L'objectif de ce chapitre est de construire une question écologique spécifique des peuplements mélangés, à laquelle les outils classiques de modélisation n'apportent pas de réponse satisfaisante, et qui servira d'exemple pour montrer l'intérêt de prendre en compte la structure spatiale.

Nous analyserons tout d'abord, sur l'exemple du mélange chêne et hêtre, quelques problèmes généraux liés au mélange d'espèces en forêt (sous-chapitre 241). Ces exemples nous amèneront à poser, au sous-chapitre (242), une question écologique spécifique : "la structure peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive ?". Nous verrons ensuite quels éléments de réponse peut nous apporter une première approche dendrométrique (sous-chapitre 243).

241. Les peuplements mélangés posent des problèmes spécifiques : l'exemple du mélange chêne et hêtre.

Dans ce sous-chapitre, nous allons faire un rapide tour d'horizon des problèmes propres aux peuplements mélangés, et plus particulièrement dans le mélange chêne et hêtre. Nous évoquerons également les solutions mises en oeuvre par les forestiers.

241.1. En forêt tempérée, les peuplements mélangés ne sont pas toujours simples à gérer.

Nous avons vu en introduction (cf. 001.2) comment les forestiers, après avoir longtemps géré surtout des peuplements réguliers, s'intéressent actuellement à des peuplements plus complexes, et en particulier aux peuplements irréguliers et mélangés (Crave & Otto, 1990; Bastien, 1997; Dubourdieu, 1997; Otto, 1997b).

La mise en place et la gestion de peuplements mélangés posent des problèmes importants. Alors que les forêts tropicales ou équatoriales présentent parfois une grande diversité spécifique, les forêts tempérées sont souvent composées d'un nombre réduit d'espèces, et la dynamique naturelle conduit, sur certaines stations, à un climax presque monospécifique. Ainsi, dans la réserve intégrale de la Tillaie (annexe B3), en l'absence d'interventions humaines, le mélange chêne et hêtre initialement introduit par l'homme est en train de disparaître au profit d'une hêtraie climacique (Lemée, 1990). De façon générale, il peut être difficile de faire pousser ensemble et de façon satisfaisante certaines essences de forêts tempérées, qui pousseraient pourtant chacune sans difficulté sur le site en peuplement purs (Assmann, 1970, p.346; Pretzsch & Spellmann, 1992; Yoshida & Kamitani, 1997). De plus les pratiques sylvicoles traditionnelles développées pour les peuplements purs et réguliers ne sont pas toujours adaptées aux contraintes écologiques du mélange d'espèces.

Il existe plusieurs synthèses sur les difficultés rencontrées dans la gestion des mélanges, et les différentes pratiques sylvicoles mises en place par les forestiers pour s'adapter aux contraintes écologiques et favoriser le mélange (Schütz, 1989; Assmann, 1970; Duchiron, 1994; Bastien, 1997; Dubourdieu, 1997; Otto, 1998). Dans ce sous-chapitre, je présenterai plus en détail l'exemple du mélange chêne et hêtre, qui nous servira d'application dans la suite de ce travail.

241.2. Le mélange chêne et hêtre est généralement instable.

Le chêne et le hêtre sont deux essences courantes dans les forêts françaises (respectivement 21 et 33% de la surface boisée en 1997), mais la gestion du mélange pose plusieurs difficultés : il est particulièrement difficile de conserver les deux essences ensemble dans l'étage principal, et généralement l'une des deux est éliminée ou réduite au sous-étage. Selon les stations, c'est parfois le hêtre qui élimine le chêne, et parfois l'inverse (Otto, 1998, p.200). Ainsi, en forêt de Haye, sur des stations riches (Pardé, 1981), le chêne est généralement éliminé par le hêtre, sauf dans des cas très particuliers où la sylviculture tente de le protéger (par exemple sur la placette du Beau Poirier, cf. annexe B1). Cette même dynamique d'exclusion du chêne est constatée en forêt de Fontainebleau dans la réserve intégrale de la Tillaie, qui correspond à une dynamique presque naturelle (Lemée, 1990). Inversement, en forêt de Blois, avec un climat plus chaud et sec, c'est le chêne qui l'emporte sur le hêtre, qui reste dans le sous-étage (Dhôte, 1998, p.26; Bouchon com. pers.). Dans la placette Ducelier de la forêt de Bellême, le chêne peut être conservé grâce à l'action du forestier à son profit (Bouchon, com. pers.)

Les diagrammes d'Ellenberg de la figure (232.e) illustrent bien ce phénomène : de façon générale, dans les stations qui lui sont favorables, le hêtre l'emporte sur le chêne et l'élimine, alors qu'en limite de la niche écologique du hêtre, le hêtre est affaibli et c'est le chêne qui l'emporte. La disponibilité en eau de la station semble être le facteur essentiel du résultat de cette compétition (Grandjean, com. pers.), car le chêne est plus résistant aux contraintes de sécheresse et d'engorgement que le hêtre. Le chêne peut également être favorisé sur des stations pauvres, comme dans la réserve de la Tillaie où les chênes survivants sont localisés sur les zones de podzol (Lemée, 1987). Par contre, sur un même type de station favorable au hêtre, la dynamique d'exclusion est généralement d'autant plus rapide que la quantité de ressource disponible est faible[152] (Bouchon, com. pers.).

J'ai choisi, pour les paragraphes suivants, de m'intéresser plus particulièrement au cas où le hêtre est sur une station qui lui est favorable et élimine le chêne, qui correspond au cas de figure le plus fréquent et en particulier sur lequel portent les données du dispositif du Beau Poirier.

241.3. La différence de tempérament des deux espèces favorise le hêtre dans les phases juvéniles.

Les tempéraments[153] du hêtre et du chêne sont relativement différents, et jouent un rôle important dans le comportement du mélange, en particulier lors de la phase juvénile. Il est généralement admis que le chêne a besoin de plus de lumière que le hêtre, et donc d'une plus grande ouverture du peuplement, pour germer et se développer[154]. Par la suite, les jeunes semis de chêne risquent de dépérir s'ils se retrouvent à l'ombre, par exemple après la fermeture du couvert. Inversement, le hêtre peut se maintenir à l'ombre sans dépérir. Lorsque le peuplement est fermé, il peut attendre une ouverture par laquelle il pourra ensuite atteindre l'étage principal.
Finalement, lors de la régénération naturelle d'un peuplement mélangé de chênes et de hêtres, il est fréquent que seul le hêtre puisse germer (c'est le cas en particulier si le peuplement n'est pas assez ouvert), ou que seuls les jeunes hêtres se développent sous le couvert. Dans tous les cas, les éventuels semis de chêne ont généralement plus de difficulté à se développer que ceux de hêtre.

Ainsi, dans la placette du Beau Poirier (annexe B1) ou dans la réserve naturelle de la Tillaie (annexe B3), on note la présence d'une régénération et d'un sous-étage de hêtre, par contre on ne trouve que quelques rares semis de chêne (moins de 10 par hectare!), toujours très jeunes, mais pas de brins de régénération plus âgés ni de sous-étage (Lemée, 1966).

Pour favoriser la régénération et le développement du chêne, le forestier peut donc jouer sur la taille des ouvertures, réduire le couvert, et contrôler la régénération du hêtre. Notons que le gibier risque également de favoriser le hêtre dans la phase juvénile, car l'appétence des semis de chêne est supérieure à celle des semis de hêtre (Lemée, 1987). Dans ce cas il peut être nécessaire de clôturer les parcelles en régénération. La production de graines joue également un rôle essentiel dans la gestion de la régénération du mélange.

---

[152] En effet dans ce cas la quantité de ressource accessible aux chênes est d'autant réduite. On retrouve ici les deux éléments de la notion de fertilité séparés dans le modèle théorique du sous-chapitre (234) : d'une part la station, qui détermine l'issue de la compétition, et d'autre part sur une station donnée la quantité de ressource disponible qui détermine la vitesse du phénomène d'exclusion compétitive.
[153] C'est à dire la sensibilité d'une espèce à la lumière, et au microclimat en général.
[154] Toutefois Bruciamacchie *et al.* (1994) montrent que la lumière n'est pas forcément le facteur le plus important dans la germination et le développement du chêne.

241.4. Pour les adultes, la différence de compétitivité s'exprime essentiellement par la vitesse de croissance.

La plupart des auteurs s'accordent pour dire que l'exclusion du chêne par le hêtre est essentiellement due à la compétition pour la lumière. Pour un peuplement mélangé adulte, le chêne est généralement défavorisé par sa vitesse de croissance plus lente que celle du hêtre. Quand il est sur une station favorable, le hêtre atteint rapidement une hauteur supérieure à celle du chêne, s'installe dans l'étage principal et contribue à la fermeture du couvert au-dessus des chênes. Ces derniers ont alors un accès réduit à la lumière, et la différence de croissance s'amplifie[155], si bien que le chêne reste ensuite dominé. Sa croissance est alors très faible, et il devient plus sensible aux causes de mortalité naturelle, ce qui accentue son dépérissement (voir par exemple Otto, 1998, p.92).

L'histogramme des effectifs par classe de hauteur (figure 241.a) permet d'illustrer ce phénomène sur la placette du beau Poirier, où les chênes occupent la partie inférieure de l'étage principal, entre 25 et 35 m, alors que seuls les hêtres dépassent 40 m. La figure (241.b) montre l'évolution de la circonférence, ainsi que de l'accroissement en surface terrière de 5 chênes choisis au hasard dans le peuplement, et de 5 hêtres dominants (en noir). Les courbes d'accroissement ne sont pas très précises[156], mais permettent de vérifier que la croissance du chêne est plus faible que celle des hêtres. D'autre part, on voit également que les chênes qui ont été coupés avaient atteint un niveau de croissance quasiment nul. Dhôte (1998, p.43) propose d'utiliser les modèles de croissance pour comparer les comportements des deux essences. Toutefois, on ignore si le comportement des deux essences en mélange est comparable à leur comportement en peuplement pur, ou s'il change radicalement.

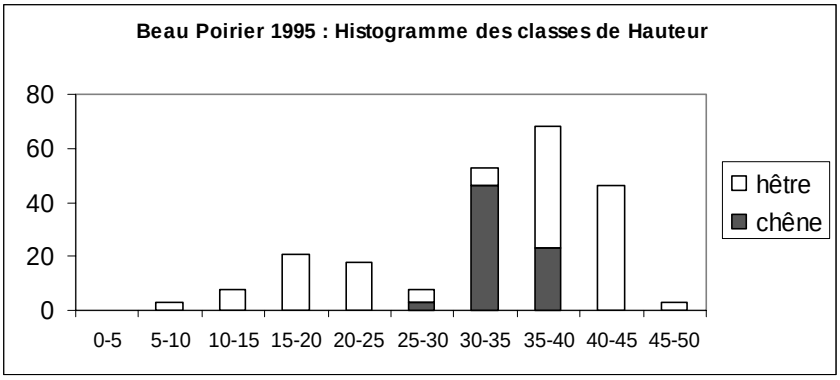


Figure 241.a : Histogramme des effectifs par classe de hauteur sur la placette du Beau Poirier en 1995.

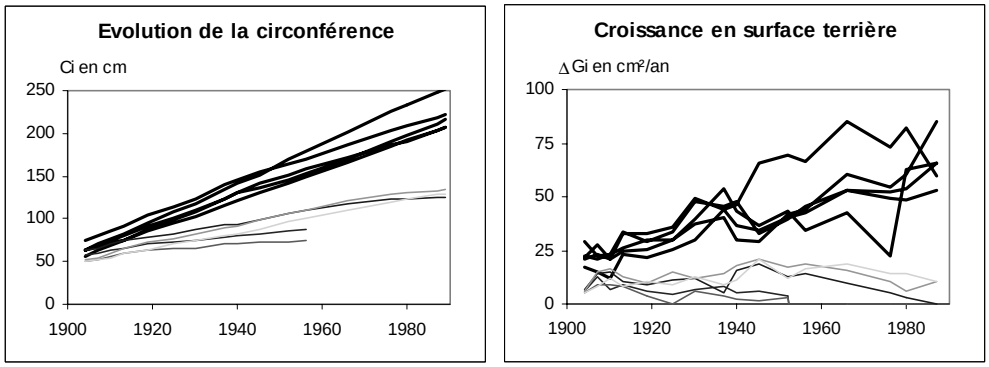


Figure 241.b : Evolution de la circonférence et de l'accroissement en surface terrière pour 5 hêtres dominants (en noir) et 5 chênes de la placette du Beau Poirier.

[155] On retrouve le caractère asymétrique de la compétition pour la lumière (cf. 232.3).
[156] Parce que la croissance est calculée par différence de deux mesures de circonférences faites au cm près.

241.5. Certaines actions sylvicoles peuvent favoriser le chêne.

- Pour tenter de favoriser la croissance du chêne en mélange, la solution la plus courante est d'utiliser les éclaircies pour réduire la compétition due aux hêtres, c'est-à-dire d'éliminer les hêtres les plus hauts qui font de l'ombre aux chênes. Il s'agit dans ce cas d'éclaircies par le haut au profit des chênes[157]. Il est toutefois important de laisser autour des chênes des hêtres de sous-étage pour assurer le gainage du tronc et éviter l'apparition de gourmands. Par la suite, les hêtres dominés et ceux du sous-étage peuvent profiter des ouvertures pour rejoindre l'étage principal et devenir de nouveaux compétiteurs. Finalement les éclaircies au profit du chêne ont un effet limité dans le temps et doivent avoir lieu tout au long de la vie du peuplement. C'est ce qu'on constate en particulier sur la placette du Beau Poirier. Notons que cette solution n'est pas satisfaisante pour l'exploitation du hêtre, puisqu'elle amène le forestier à couper les plus beaux hêtres avant qu'ils aient atteint leur diamètre optimal d'exploitation. De plus, elle ne permet pas toujours de donner au chêne une croissance suffisante.

- Une autre solution pour contrer la croissance plus rapide des hêtres est de favoriser ou provoquer une différence d'âge entre les espèces, de façon à ce que le chêne soit plus âgé, et ne soit pas dépassé en hauteur par le hêtre avant d'avoir atteint le diamètre optimal pour l'exploitation. Un tel résultat est bien sûr difficile à obtenir avec une régénération naturelle, par contre il est envisageable lors de plantations[158].

- Enfin, un autre critère sur lequel le forestier peut jouer est la structure du peuplement. De façon générale, on a pu constater sur le terrain que la structure par agrégats semble efficace pour protéger les arbres de la compétition interspécifique (Assmann, 1970, p.360). Dans le cas de compétition pour la lumière, des chênes en agrégat seront moins gênés par l'ombre des hêtres plus grands que s'ils avaient été répartis individuellement dans le peuplement, car une partie de leurs voisins directs seront des chênes de même hauteur qu'eux. Ainsi, dans la placette du Beau Poirier, on constate que les chênes isolés ont été coupés car ils ne poussent plus, alors que les chênes survivants ont une structure agrégée (cf. 231.2). Dans la réserve intégrale de la Tillaie, on observe également que les rares chênes survivants sont regroupés par agrégats de tailles variables (Lemée, 1987). Il semble donc possible de favoriser les chênes en les regroupant dans des agrégats, qui peuvent être mis en place lors de plantation, ou bien façonnés lors des éclaircies[159]. Les biogroupes évoquée au paragraphe (232.7) sont des agrégats particuliers.

Dans les paragraphes qui suivent, nous allons examiner le rôle de la structure spatiale du mélange, et des agrégats, dans la survie du chêne.

---

[157] C'est le traitement sylvicole qui a été appliqué dans la placette du Beau Poirier.

[158] Ce principe peut être étendu à d'autres mélanges. A Osterholz Scharmbeck, en Basse-Saxe, le mélange de chêne et de pin sylvestre est géré de cette façon, avec un écart de 40 ans entre la régénération du pin sylvestre et la plantation de chênes (Goreaud, 1995b).

[159] Ce principe est également utilisé pour d'autres mélanges. A Bersenbrück, en Basse-Saxe, le douglass et l'épicéa sont maintenus en taches dans un peuplement de pin sylvestre pour permettre le développement harmonieux des trois espèces (Goreaud, 1995b).

242. L'exemple du mélange chêne et hêtre nous incite à poser une question écologique spécifique des peuplements mélangés.

Nous avons vu dans le sous-chapitre précédent certains mécanismes à l'origine des difficultés de gestion dans le mélange chêne et hêtre. Dans ce sous-chapitre, nous allons préciser, à partir de ces exemples, une question écologique spécifique des peuplements mélangés, qui sera notre fil conducteur pour les chapitres suivants.

242.1. Le principe d'exclusion compétitive n'est pas suffisant pour expliquer le comportement du mélange sur la placette du Beau Poirier.

Les difficultés de gestion du mélange chêne et hêtre évoquées dans le sous-chapitre (241) semblent correspondre assez bien au principe d'exclusion compétitive (cf. 232.5) : à l'intérieur de la niche écologique du hêtre, celui-ci est plus compétitif que le chêne qui est donc exclu, alors qu'en limite de la niche c'est le chêne qui devient plus compétitif. Avec le formalisme présenté au sous-chapitre (234), on pourrait par exemple dire que, dans le premier cas, $c_{hêtre}<c_{chêne}$, alors que dans le second $c_{hêtre}>c_{chêne}$[160].

Dans la parcelle qui contient la placette du Beau Poirier, les chênes ont été progressivement éliminés par les hêtres. On se trouve donc sur une station où le hêtre est plus compétitif que le chêne.

On considère généralement que, pour le mélange chêne et hêtre, la compétition se fait essentiellement pour la lumière, à cause de la différence de vitesse de croissance des deux espèces (cf. 241.5). Or dans la placette du Beau Poirier, le forestier a mené des éclaircies par le haut au profit des chênes, réduisant ainsi sérieusement la compétition pour la lumière. Malgré ce traitement certains chênes avaient encore une croissance très faible, et ont finalement été coupés ou sont morts, ce qui laisse supposer qu'il y a une autre source de compétition[161]. J'ai fait l'hypothèse qu'il s'agissait d'une compétition par les racines pour les ressources du sol, dans laquelle le hêtre est également plus compétitif que le chêne[162].

Cette compétition entraîne la disparition de certains chênes, mais contrairement aux prévisions du principe d'exclusion compétitive, certains survivent de façon apparemment durable. Le principe d'exclusion compétitive n'est donc pas suffisant pour expliquer l'évolution du mélange dans cette placette de chênes et de hêtres. Nous avons vu au paragraphe (232.6) plusieurs cas de figure dans lesquels la coexistence de plusieurs espèces était possible. Le cas du mélange chêne et hêtre est donc un autre exemple.

242.2. Cet exemple nous amène à poser une question écologique spécifique des peuplements mélangés.

Comme nous l'avons vu sur l'exemple du mélange chêne et hêtre, et en particulier sur la placette du Beau Poirier, une difficulté essentielle que rencontre le forestier dans la gestion

---

[160] Toutefois, dans le cas du mélange chêne et hêtre, on peut supposer que l'action du sylviculteur au profit du chêne modifie le rapport de compétition des 2 essences.

[161] Assmann (1970, p.348) précise que, même dans un mélange où le hêtre reste en sous-étage, la croissance du chêne est diminuée par la compétition.

[162] Cette hypothèse est cohérente avec l'étude de Büttner & Leuschner (1994), qui montrent que, dans ce type de mélange, le système racinaire du hêtre est plus développé que celui du chêne.

de peuplements mélangés est de conserver le mélange, et donc en particulier de favoriser la survie de l'espèce la moins compétitive.

Dans le cas de la placette du Beau Poirier, on constate, en analysant la structure spatiale des chênes survivants en 1995 (figure 242.a), que (i) la survie semble plus facile pour les arbres en agrégats, et (ii) l'évolution du mélange est différente entre les moitiés NE et SW de la placette[163].

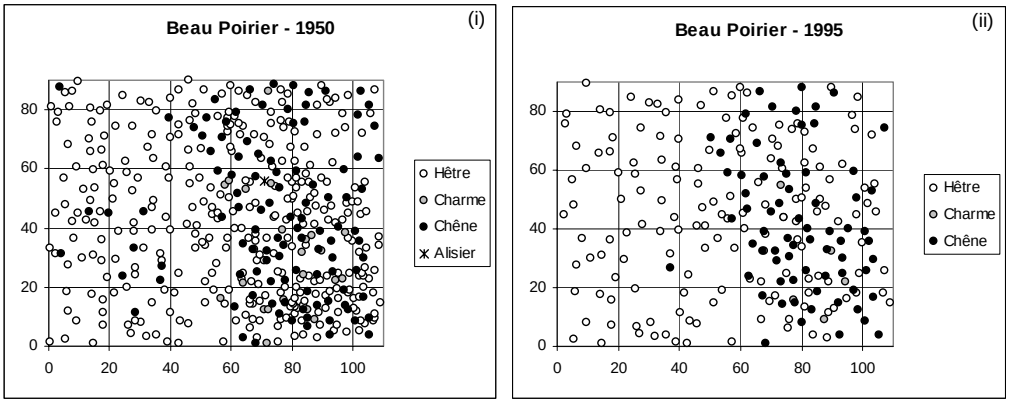


Figure 242.a : Evolution de la placette du Beau Poirier entre 1950 (i) et 1995 (ii).

Ces observations m'ont amené à faire l'hypothèse que, de façon plus générale, la structure spatiale joue un rôle important dans l'évolution du mélange, et je propose donc que nous explorions, pour le reste de cette partie, la question spécifique suivante : ***"Comment la structure spatiale peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive ?"***

242.3. Je propose d'explorer la question du rôle de la structure spatiale dans la survie du chêne en couplant des outils d'analyse de la structure spatiale avec des modèles dendrométriques et d'écologie théorique.

Pour étudier comment la structure spatiale peut favoriser la survie du chêne, il est naturel d'utiliser des outils d'analyse de la structure spatiale, comme ceux que nous avons vus aux chapitres (21) et (22). De plus, les problèmes de survie en mélange sont fortement liés à l'expression de la compétition interspécifique, que j'ai choisi d'étudier avec des modèles de croissance[164]. Je propose donc d'utiliser des outils d'analyse de la structure spatiale couplés à des modèles de croissance dendrométriques ou à des modèles théoriques.

Nous avons vu, aux sous-chapitres (233) et (234), les avantages et les limites des modèles dendrométriques et théoriques. Pour répondre à notre question spécifique, j'ai voulu allier les avantages des deux approches, en partant des observations avec un premier modèle dendrométrique (sous-chapitre 243) ; puis en construisant un modèle théorique plus conceptuel de compétition pour une ressource du sol (chapitre 25), qui m'a permis de dépasser les problèmes de manque de données et a apporté quelques éléments de réponses à notre question spécifique ; et enfin en revenant aux données, avec de nouveaux modèles dendrométriques, pour préciser quelques éléments du modèle théorique (chapitre 27).

---

[163] Plusieurs éléments nous amènent à faire l'hypothèse d'une hétérogénéité liée au sol et donc sans doute à la quantité de ressource disponible (voir l'annexe B1 et la partie III), mais l'hétérogénéité de structure pourrait aussi être héritée de la disposition des semenciers.

[164] Ce choix sera justifié au paragraphe (243.1).

243. Un premier modèle dendrométrique s'avère insuffisant pour répondre à notre question.

Dans le sous-chapitre précédent, nous avons précisé une question écologique spécifique des peuplements mélangés, qui servira de fil directeur pour le reste de cette deuxième partie. Dans ce sous-chapitre, nous allons voir comment un premier modèle dendrométrique permet d'analyser les données de la placette du Beau Poirier, mais reste insuffisant pour répondre à cette question spécifique.

243.1. Quels modèles dendrométriques pour répondre à notre question écologique spécifique ?

- Paradoxalement, les données de mortalité ne sont pas adaptées à l'étude de la survie en mélange d'une espèce moins compétitive. En effet, dans une forêt gérée, la cause principale de mortalité est l'éclaircie par le forestier, qui n'est pas exactement reliée au phénomène d'exclusion compétitive que nous souhaitons étudier dans ce chapitre. De plus, les données de mortalité sont peu nombreuses, rarement précises sur l'origine de la mortalité, et nécessitent un suivi spatialisé des peuplements sur une longue période, qui a rarement été réalisé sur les dispositifs expérimentaux.

- La croissance individuelle, en hauteur ou en surface terrière, semble par contre un bon indicateur de l'état de développement des arbres, et en particulier de leur statut dans la compétition interspécifique, donc de leur potentiel de survie dans le mélange. On s'attend en effet à ce que les arbres de l'espèce moins compétitive aient une croissance élevée lorsqu'ils sont dans de bonnes conditions de survie, et une croissance très faible lorsqu'ils sont en cours d'exclusion compétitive.

Finalement, pour étudier la survie en mélange d'une espèce moins compétitive, je propose que nous utilisions un modèle de croissance individuelle en surface terrière très simple, similaire à celui présenté au paragraphe (233.4)[165], en interprétant la croissance comme indicateur du statut de l'arbre par rapport à la compétition.

243.2. Pour ce premier modèle dendrométrique, j'ai choisi de garder l'exemple du mélange chêne et hêtre, et d'utiliser à nouveau les données de la placette du Beau Poirier[166].

La placette du Beau Poirier (annexe B1) est une placette de 1 ha installée dans un peuplement mélangé de chênes et de hêtres de 145 ans (en 1999). Elle présente une forte hétérogénéité, avec une moitié NE composée effectivement d'un mélange chêne et hêtre relativement dense, et une moitié SW moins dense composée uniquement de hêtres de grande taille. En 1995, on compte 162 hêtres et 72 chênes vivants. La circonférence de la plupart des individus est mesurée régulièrement depuis 1904, mais on ne connaît leur position de façon précise qu'à partir de 1995[167]. Il y a donc un problème pour localiser les arbres morts avant 1995.

---

[165] Donc un modèle "arbres dépendant des distances".

[166] Il existe assez peu de données de peuplements mélangés, et la placette du Beau Poirier présente à la fois l'avantage d'une surface relativement grande (1ha) et de mesures cartographiées.

[167] Il existe une cartographie approximative réalisée en 1950, mais nous n'avons pas la correspondance entre tous les individus localisés et les circonférences mesurées.

Pour limiter le problème des données manquantes, j'ai choisi d'étudier la croissance en surface terrière des arbres sur la période de croissance la plus récente (c'est-à-dire entre 1989 et 1995), et de négliger, en particulier pour les calculs de voisinage, les arbres morts dans l'intervalle.

La figure (243.a) présente les données de croissance, pour les deux espèces, en fonction de la surface terrière initiale en 1989. Le sous-étage de hêtre se détache du reste du peuplement de hêtres (sur la figure, il correspond au nuage de points près de l'origine). Dans l'étage principal, nous voyons à nouveau que la taille des chênes est nettement inférieure à celle des hêtres (cf. 241.4), et que la croissance moyenne des chênes est également inférieure à celle des hêtres.

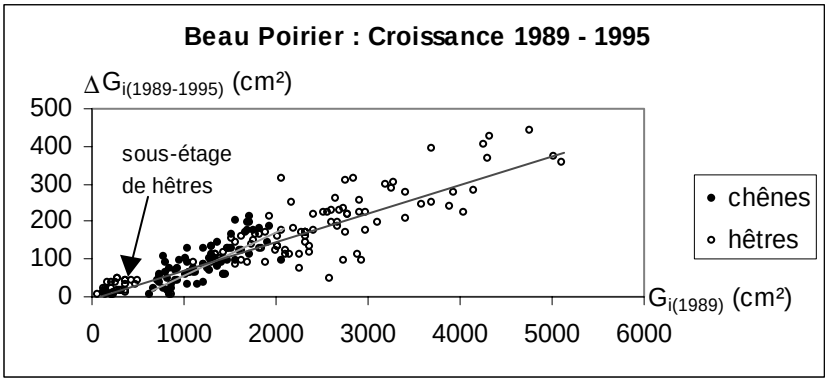


Figure 243.a : Accroissement en surface terrière pour le chêne (points noirs) et le hêtre (points blancs) entre 1989 et 1995 sur la placette du Beau Poirier. Les deux droites correspondent au modèle (234.b) ajusté sur ces données.

Le modèle "arbres indépendant des distances" présenté au paragraphe (233.3) (équation 234.b), ajusté séparément sur les données du chêne et du hêtre, permet de caractériser simplement la croissance en surface terrière pour les deux essences[168]. Le tableau (243.c) résume les résultats obtenus[169] pour la période 1989-1995, par régression linéaire[170], pour des surfaces terrières exprimées en cm².

Equation 243.b : $\Delta G_i = \alpha + \beta G_i$

	α	β	P	R² corrigé
chênes (69 arbres)	-54.2	0.113	<0.0001	0.597
hêtres (125 arbres)	-9.1	0.076	<0.0001	0.818

Tableau 243.c : Résultats de l'ajustement du modèle (243.b) sur les données de croissance du chêne et du hêtre pour la période 1989-1995 sur la placette du Beau Poirier.

Sur cette période, les deux modèles de croissance montrent un effet taille significatif, avec toutefois des pentes différentes[171]. La croissance moyenne des hêtres est effectivement plus élevée que celle des chênes. Toutefois on remarque que, pour l'intervalle des circonférences [130, 160] dans lequel on trouve à la fois des chênes et des hêtres, les chênes ont, à

[168] Il serait également intéressant, sur cette placette mélangée, d'utiliser des modèles "arbres" plus complexes, construits et utilisés pour des peuplements des hêtres et de chênes, comme ceux proposés par Dhôte (1998). Toutefois on s'attend à ce que le comportement en mélange de chaque espèce soit différent de son comportement en peuplement pur (Dhôte, com. pers.).
[169] En toute rigueur il faudrait valider ce modèle sur des données indépendantes.
[170] Effectuée avec le logiciel Statview.
[171] L'analyse de variance, effectuée avec le logiciel SAS, permet de montrer que les deux pentes sont significativement différentes au seuil de 5% (P=0.012).

circonférence égale, une croissance plus élevée que les hêtres. Deux raisons peuvent expliquer cette contradiction apparente.

- D'une part, le modèle linéaire pour le hêtre est contraint par les points du sous-étage, qui tendent à diminuer la pente de la droite (figure 243.a).

- D'autre part sur l'intervalle de circonférence dans lequel on trouve à la fois des hêtres et des chênes, on compare en réalité la croissance des plus gros chênes, qui bénéficient d'éclaircies à leur profit, à celle des plus petits hêtres, qui sont donc des arbres dominés. Il est donc normal que ces derniers aient une croissance plus faible.

243.3. Pour étudier l'effet de la structure du mélange, j'utilise un modèle "arbres dépendant des distances".

Les deux modèles "arbres indépendant des distances" du paragraphe précédent confirment bien la différence de comportement des deux essences, mais ils ne permettent pas de prendre en compte la structure spatiale : pour répondre à notre question spécifique, il faut utiliser un modèle "arbres dépendant des distances". Je propose donc d'étendre au cas du mélange chêne et hêtre le modèle présenté au paragraphe (233.4). Pour cela, il faut modéliser séparément la croissance des arbres des deux espèces, et également tenir compte séparément des voisins chênes et des voisins hêtres. Finalement, j'ai utilisé un modèle constitué de deux équations : (243.d) pour la croissance des chênes et (243.e) pour la croissance des hêtres ; et deux indices de compétition : $ng_{i.C}(R)$, qui représente la somme des surfaces terrières de chênes dans un disque de rayon R autour de l'arbre étudié, et $ng_{i.H}(R)$, qui représente la somme des surfaces terrières de hêtre dans le même disque. Ce modèle comporte donc 8 paramètres, plus la variable R qui correspond à la portée des interactions entre arbres.

Equation 243.d : $$\Delta G_{i(C)} = \alpha_C + \beta_C G_i + \gamma_C ng_{i.C}(R) + \delta_C ng_{i.H}(R)$$

Equation 243.e : $$\Delta G_{i(H)} = \alpha_H + \beta_H G_i + \gamma_H ng_{i.H}(R) + \delta_H ng_{i.C}(R)$$

En réalité pour notre question spécifique, sous l'hypothèse où le chêne est l'espèce la moins compétitive, seul le comportement du chêne et donc le modèle (243.d) nous intéresse. Le tableau (243.f) présente les résultats des ajustements de ce modèle sur les données du Beau Poirier[172], pour trois valeurs de R, et des surfaces terrières exprimées en cm².

	α_C	β_C	γ_C	$P(\gamma_C=0)$	δ_C	$P(\delta_C=0)$	R^2 corrigé
R=4 m	-58.4	0.115	0.0090	P=0.30	-0.004	P=0.770	0.592
R=6 m	-48.9	0.112	0.0001	P=0.90	-0.005	P=0.072	0.606
R=8 m	-64.0	0.115	0.0030	P=0.18	-0.002	P=0.390	0.613

Tableau 243.f : Résultat de l'ajustement du modèle (243.d) aux données de croissance du dispositif du Beau Poirier, entre 1988 et 1995, pour R=4, 6 et 8m.

Sur les données du Beau Poirier, les indices $ng_{i.C}(R)$ et $ng_{i.H}(R)$ sont partiellement corrélés (par exemple pour R=6m, on obtient un coefficient de corrélation de -0.37, $P<0.05$), ce qui n'est pas étonnant à cause de la compétition pour l'espace : de façon générale la surface terrière totale dans une surface donnée est limitée par l'espace disponible, donc lorsque la surface terrière en hêtre est élevée il reste peu de place pour les chênes, et vice versa. Pour

[172] En toute rigueur, il faudrait valider ce modèle sur des données indépendantes.

préciser l'effet des deux indices, j'ai donc également utilisé des modèles partiels (équations 243.g et 243.i). Les tableaux (243.h) et (243.j) présentent les résultats obtenus pour R= 4, 6 et 8 m, et des surfaces terrières exprimées en cm².

Equation 243.g : $\Delta G_{i(C)} = \alpha_C + \beta_C G_i + \gamma_C ng_{i.C}(R)$

	α_C	β_C	γ_C	$P(\gamma_C=0)$	R^2 corrigé
R=4m	-59.9	0.116	0.009	P=0.280	0.598
R=6m	-55.9	0.112	0.001	P=0.600	0.592
R=8m	-71.7	0.116	**0.004**	**P=0.048**	0.614

Tableau 243.h : Résultat de l'ajustement du modèle (243.g) aux données de croissance du dispositif du Beau Poirier, entre 1988 et 1995, pour R=4, 6 et 8m.

Equation 243.i : $\Delta G_{i(C)} = \alpha_C + \beta_C G_i + \delta_C ng_{i.H}(R)$

	α_C	β_C	δ_C	$P(\delta_C=0)$	R^2 corrigé
R=4m	-52.2	0.112	-0.006	P=0.670	0.592
R=6m	-48.7	0.112	-0.005	P=0.060	0.612
R=8m	-48.0	0.112	-0.003	P=0.091	0.608

Tableau 243.j : Résultat de l'ajustement du modèle (243.h) aux données de croissance du dispositif du Beau Poirier, entre 1988 et 1995, pour R=4, 6 et 8m.

Nous voyons sur ces différents modèles que l'effet des indices de compétition $ng_{i.C}(R)$ et $ng_{i.H}(R)$ sur l'accroissement individuel en surface terrière des chênes est beaucoup moins important que l'effet de la taille initiale. Les données de la placette du Beau Poirier permettent néanmoins de confirmer la différence d'effet des voisins hêtres et des voisins chênes sur la croissance en surface terrière des chênes. Ainsi, à 6 m l'indice de voisinage en hêtre a un effet négatif sur $\Delta G_{i(C)}$, qui correspond bien à un problème de compétition interspécifique. Par contre l'indice de voisinage en chêne aurait plutôt un effet positif à 8 m. Ce dernier résultat est plus délicat à interpréter dans le cadre de notre hypothèse de compétition : il pourrait s'agir d'un effet indirect de la corrélation négative entre les deux indices, mais l'hypothèse d'une interaction positive entre chênes, par exemple au sein d'un biogroupe (cf. 232.7), ne peut être écartée. L'analyse de variance, effectuée sur les modèles emboîtés (243.g) et (243.d) d'une part, et (243.j) et (243.d) d'autre part, ne permet pas de mettre en évidence un comportement significativement différent de l'un ou l'autre des modèles (P>0.05 dans tous les cas). L'existence de la corrélation entre les deux indices de compétition $ng_{i.C}(R)$ et $ng_{i.H}(R)$ nous empêche donc de préciser les effets respectifs des chênes et des hêtres voisins sur la croissance individuelle en surface terrière des chênes. Nous y reviendrons au paragraphe (272.1).

243.4. Ce premier modèle dendrométrique n'est pas suffisant pour répondre à notre question spécifique.

Le modèle "arbres dépendant des distances", ajusté sur les données du Beau Poirier, nous a permis de confirmer l'effet de compétition du hêtre sur le chêne, pour une distance de 6m environ.
Néanmoins, cette approche classique n'apporte pas d'éléments de réponse à notre question spécifique sur le rôle de la structure spatiale dans la survie en mélange du chêne. Tout d'abord, le modèle ne permet pas de séparer facilement les chênes qui survivent sans trop de problèmes de ceux qui sont exclus par la compétition avec le hêtre. Ensuite, avec les données à notre disposition il n'est pas possible de différencier la compétition pour la lumière de la compétition pour les ressources du sol[173], ni de tenir compte d'une éventuelle hétérogénéité du sol. Enfin, ce modèle dendrométrique, purement descriptif, ne facilite pas la représentation des mécanismes impliqués dans la compétition, et donne en particulier une image très simplifiée de la notion de voisinage.

Dans le chapitre suivant, nous allons voir comment une approche complémentaire, plus théorique, peut nous apporter quelques éléments de réponse.

[173] Il faudrait pour cela des mesures de hauteurs, de surface de houppier, et de systèmes racinaires.

244. Bilan.

Dans ce sous-chapitre nous avons vu, sur l'exemple du mélange chêne et hêtre, quelques-uns des problèmes rencontrés par les forestiers pour gérer les peuplements mélangés, et en particulier la difficulté de maintenir le mélange malgré la compétition interspécifique. L'étude de la placette du Beau Poirier nous a amené à choisir la question du rôle de la structure dans la survie en mélange d'une espèce moins compétitive, comme exemple d'une question écologique spécifique des peuplements mélangés.

L'approche dendrométrique nous a permis d'analyser les données de la placette du Beau Poirier. Un premier modèle "arbres indépendant des distances" a confirmé la différence de comportement du chêne et du hêtre. Dans un deuxième temps, un modèle "arbres dépendant des distances" a montré l'intérêt de l'analyse de la structure spatiale pour rendre compte de la compétition interspécifique, et a mis en évidence l'effet négatif du voisinage des hêtres sur la croissance du chêne, ainsi qu'un effet positif, plus difficile à interpréter, du voisinage des autres chênes.

Ces modèles restent toutefois insuffisants pour répondre à notre question spécifique, et illustrent plusieurs limites de l'approche dendrométrique pour l'étude des peuplements mélangés :

- Les données usuellement mesurées sur les peuplements ne sont pas forcément adaptées à l'étude des phénomènes complexes qui ont lieu dans les peuplements mélangés. Ainsi, pour définir l'état de survie des chênes, nous avons dû utiliser la croissance en circonférence plutôt que la mortalité, qui dans un peuplement géré est essentiellement d'origine anthropique. De plus, nous avons vu qu'il aurait été utile d'avoir des mesures de hauteur, de surface de houppier, ou de systèmes racinaires pour étudier les phénomènes de compétition pour la lumière et pour les ressources du sol.

- De façon générale, la circonférence, qui est souvent la seule mesure disponible, pose problème parce qu'elle ne correspond pas directement à la biomasse active de l'arbre (cf. 234.4), mais à l'accumulation des cernes sur toute son existence : c'est un indice intégré, sur lequel il est difficile de séparer les phénomènes récents de l'héritage du passé. Parce que la croissance est faible comparée à la circonférence pour les arbres adultes, les mesures d'accroissement en circonférence sont assez imprécises.

- Enfin les modèles dendrométriques sont par construction des modèles du comportement moyen de l'arbre dans le domaine d'étude, et ne sont pas adaptés pour intégrer des hétérogénéités, que ce soit dans la fertilité ou dans le comportement des arbres.

25. Vers un modèle plus théorique.

250. Introduction.

Dans le chapitre (24), nous avons formulé une question écologique représentative des problèmes spécifiques aux forêts mélangées : "la structure peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive ?". Un premier modèle dendrométrique simple, appliqué à la placette du Beau Poirier, n'a pas été suffisant pour répondre à cette question.

L'objectif de ce chapitre est de construire, en s'inspirant des modèles de l'écologie théorique, un modèle susceptible d'apporter quelques éléments de réponse. Ce travail a été réalisé en collaboration avec M. Loreau.

Dans un premier temps (sous-chapitre 251), nous reprendrons et adapterons à notre problème un modèle spatialisé de compétition pour une ressource du sol proposé par Huston & DeAngelis (1994). Nous le modifierons dans un deuxième temps (sous-chapitre 252) pour le rendre spatialement explicite, ce qui nous permettra d'obtenir une relation entre la condition de survie d'une espèce moins compétitive et la structure spatiale locale. Dans le sous-chapitre (253), nous préciserons cette relation pour des cas de figure particuliers.
Ce modèle théorique est avant tout un outil de réflexion : il s'agit d'un modèle très simplifié pour un objet réel très complexe qu'il ne cherche pas à prédire. Dans le sous-chapitre (254), nous prendrons un peu de recul par rapport aux hypothèses simplificatrices utilisées, et nous évaluerons leur pertinence et leurs limites.

251. Pour rendre compte de la coexistence : spatialiser l'accès aux ressources.

Dans ce premier sous-chapitre, nous allons voir, sur un modèle proposé par Huston & DeAngelis, comment on peut rendre compte de la coexistence d'espèces différentes en compétition en spatialisant l'accès aux ressources.

251.1. Quel modèle théorique construire pour répondre à notre question spécifique ?

- Nous voulons étudier comment la structure spatiale peut favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive. Dans le modèle dendrométrique construit au sous-chapitre (243), nous avons en fait étudié la croissance individuelle des arbres en mélange, interprétée comme indicateur du statut de l'arbre par rapport à la compétition (cf. 243.1). J'ai choisi de garder la même approche pour le modèle théorique construit dans ce chapitre.

- De plus, bien que de façon générale le problème du mélange chêne et hêtre semble fortement lié à la compétition pour la lumière (cf. 241.4), j'ai choisi de modéliser plus particulièrement les problèmes de compétition pour les ressources du sol. En effet, sur la placette du Beau Poirier, la compétition pour la lumière est partiellement contrôlée par le forestier, et nous avons émis au paragraphe (242.1) l'hypothèse de l'existence d'une compétition supplémentaire par les racines. Contrairement à la compétition pour la lumière, qui a déjà fait l'objet de nombreuses études, la compétition pour les ressources du sol a été peu étudiée et pourrait faire l'objet de développements originaux (cf. 002.2).

Le modèle théorique simple construit au sous-chapitre (234) décrit justement la croissance individuelle d'arbres en compétition pour une ressource du sol. Toutefois, nous avons vu au paragraphe (234.8) qu'il permet de retrouver le principe d'exclusion compétitive (cf. 242.1). Dans ce sous-chapitre, nous allons conserver le même formalisme, mais pour répondre à notre question spécifique nous allons modifier le modèle théorique de façon à permettre la coexistence d'espèces différentes en compétition.

251.2. Une possibilité pour rendre compte de la coexistence d'espèces différentes en compétition est de tenir compte du fait que les plantes n'ont accès à la ressource que dans une zone locale proche de leur système racinaire.

Dans le modèle simple construit au sous-chapitre (234), chaque individu arbre a accès à l'ensemble du compartiment de sol global[174] S_G. Parce qu'elles sont immobiles, les plantes n'ont en réalité accès qu'à une partie limitée de l'espace, et donc des ressources qu'il contient : l'espace à proximité immédiate de leurs racines dans lequel agissent les poils absorbants. Cet espace très local, généralement appelé zone de déplétion des ressources[175] (Begon *et al.*, 1990, p.98; Huston & DeAngelis, 1994, p.956), peut avoir une géométrie très variable selon la ressource concernée et en particulier sa vitesse de diffusion dans le sol (Begon *et al.*, 1990, p.98).

L'influence d'une plante sur la concentration en nutriments du sol est donc essentiellement limitée à cette zone de déplétion des ressources (Zinke, 1962), et ne peut contraindre directement tout un compartiment de sol global comme dans le modèle construit au sous-

[174] Ce modèle est inspiré des modèles de type "chemostat", qui à l'origine représentent l'évolution d'une population de micro-organismes dans un milieu de culture liquide pour lequel chaque individu a bien accès à l'ensemble de la ressource (Grover, 1997, p.18).
[175] Resource Depletion Zone ou RDZ en anglais.

chapitre (234). Huston & DeAngelis (1994) ont proposé un modèle plus détaillé, mais à l'échelle du peuplement[176], pour tenir compte de ce phénomène (figure 251.a), et ont montré que la coexistence de plusieurs espèces est possible, au moins pour les échelles de temps qui nous intéressent[177], sous certaines conditions sur les paramètres de la dynamique de la ressource, et plus particulièrement pour des échanges de nutriments avec l'extérieur élevés ou de faibles taux de transport de la ressource. Ils ont également utilisé ce modèle pour explorer la variation de la diversité spécifique le long d'un gradient trophique. Les équations de leur modèle figurent en annexe (C6).

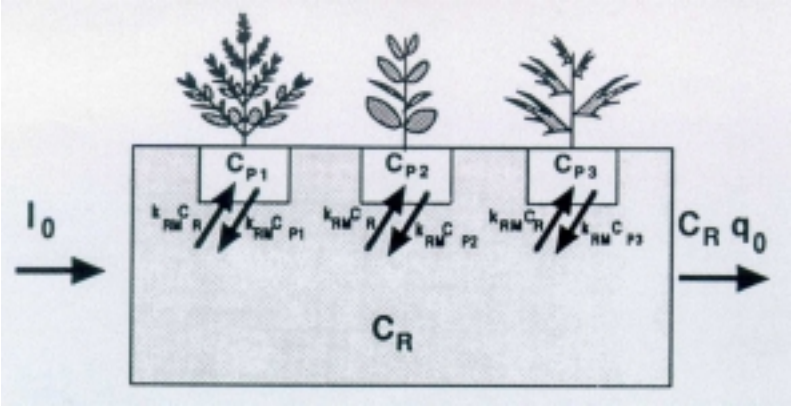


Figure 251.a : Schéma du modèle proposé par Huston & DeAngelis (1994).

251.3. Pour répondre à notre question écologique, je propose une version simplifiée du modèle de Huston et DeAngelis.

Le modèle proposé par Huston & DeAngelis semble bien adapté à notre question écologique de l'effet de la structure spatiale sur la survie en mélange d'une espèce moins compétitive. En effet, il modélise bien un mélange d'espèces, concerne plus particulièrement le compartiment racinaire, et permet de rendre compte de la coexistence d'espèces différentes en compétition en spatialisant l'accès aux ressources avec les compartiments de zones de déplétion des ressources.

Je propose donc de construire une version simplifiée du modèle de Huston & DeAngelis, qui comporte comme le modèle construit au sous-chapitre (234) des compartiments A_i (qui représentent la biomasse active des arbres) et un compartiment S_G (qui représente le sol), mais aussi, pour chaque arbre, un compartiment de sol local L_i, qui correspond à la zone de déplétion des ressources du modèle de Huston & DeAngelis[178], et représente l'espace pouvant être exploré par le système racinaire. Dans ce cas S_G ne représente plus la totalité du sol, mais bien la partie du sol qui n'est pas en contact direct avec les racines des arbres. Comme pour le modèle précédent, j'ai utilisé la même représentation graphique que celle proposée par Loreau (1996).

---

[176] Pour ce modèle un compartiment correspond à la biomasse agrégée des différents individus d'une même espèce (cf. 234.3).

[177] Si l'on prend en compte la dynamique spatiale à long terme du modèle dans un système homogène et fermé (sans hétérogénéité du milieu lui-même et sans immigration extérieure), on retrouve l'exclusion compétitive par compétition pour les
sites disponibles (Loreau & Mouquet, 1999).

[178] En réalité, dans le modèle de Huston & DeAngelis, construit à l'échelle du peuplement, les compartiments L_i représentent l'ensemble des zones de déplétions des ressources des différents arbres d'une même espèce. Dans notre modèle, construit à l'échelle de l'arbre, le compartiment L_i correspond bien à l'espace exploré par le système racinaire d'un individu.

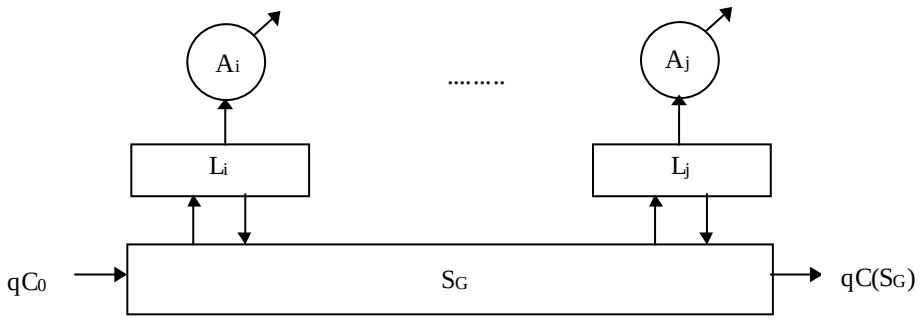


Figure 251.b : Schéma de notre modèle théorique de compétition pour une ressource du sol spatialisée.

Comme au paragraphe (234.4), afin de garder un modèle simple, je n'ai tenu compte, dans ce modèle, ni du recyclage, ni de l'herbivorie, ni des actions sylvicoles. Nous y reviendrons au paragraphe (254.1).

251.4. Les équations du modèle découlent de l'expression des flux entre les compartiments.

Comme au paragraphe (234.5), j'ai choisi de modéliser les flux entre compartiments de la façon la plus simple possible, essentiellement par des relations linéaires, en simplifiant les équations proposées par Huston & DeAngelis (1994) et Loreau (1996). Dans le paragraphe (254.2) nous reviendrons sur la pertinence de ces hypothèses.

- La dynamique du compartiment de biomasse active de l'arbre, A_i, est modélisée par l'équation (251.c), très proche de celle déjà utilisée au paragraphe (234.5) : l'arbre accroît sa quantité de ressource en puisant dans le sol, et perd de la ressource par mortalité. La seule différence est que cette fois le compartiment de sol concerné est L_i et non S_G. Elle correspond à l'équation utilisée par Loreau (1996), sans le terme d'herbivorie. Huston & DeAngelis (1994) proposent une équation légèrement plus complexe pour le terme de croissance, mais utilisent la même équation pour le terme de mortalité.

Equation 251.c : $$\frac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)[C(L_i) - c_i]$$

- La dynamique du compartiment de sol local L_i est modélisée par l'équation (251.d). L_i perd la quantité de ressource utilisée par A_i : $\Delta^- N(L_i)=a_i N(A_i)C(L_i)$. L_i est d'autre part en contact avec le reste du sol, S_G, et on fait de nouveau l'hypothèse que la quantité de matière échangée est proportionnelle à la différence de concentration (cf. 234.5). L_i reçoit donc une quantité : $\Delta^+ N(L_i)=q_i[C(S_G)-C(L_i)]$. La variation totale de la quantité de ressource dans le compartiment L_i est donc donnée par l'équation (251.d). En faisant dans un premier temps l'hypothèse que les compartiments L_i ont un volume constant $V(L_i)=V_i$, nous pouvons expliciter directement la variation de $C(L_i)$ (équation 251.e). Nous reviendrons aux paragraphes (254.3) et (254.4) sur l'interprétation de q_i, de V_i, et sur l'hypothèse de volume constant.

Equation 251.d : $$\frac{dN(L_i)}{dt} = q_i[C(S_G) - C(L_i)] - a_i N(A_i)C(L_i)$$

Equation 251.e : $$\frac{dC(L_i)}{dt} = \frac{q_i}{V_i}[C(S_G) - C(L_i)] - \frac{a_i}{V_i} N(A_i)C(L_i)$$

Cette équation d'évolution de $C(L_i)$ correspond à une version simplifiée de celle utilisée par Loreau (1996), sans le terme de recyclage. Elle est assez différente de celle du modèle de Huston & DeAngelis, qui utilisent une forme plus générale pour le terme d'absorption des nutriments par les arbres.

- Enfin, la dynamique du compartiment de sol global S_G est modélisée par l'équation (251.f). S_G perd la quantité de ressource qui part vers les L_i : $\Delta^- N(S_G) = \sum_i q_i \left[C(S_G) - C(Li)\right]$. Le compartiment S_G est d'autre part en contact avec l'extérieur, et peut ainsi recevoir et perdre de la ressource. Selon la ressource considérée (eau, nutriments, etc.) les flux sont de nature différente, mais je fais ici l'hypothèse que la quantité échangée peut dans tous les cas s'écrire sous la forme : $\Delta^+N(S_G)=q[C_0-C(S_G)]$, où C_0 est une mesure de la quantité de ressource disponible sur le site[179]. En notant V le volume du compartiment S_G, on obtient l'équation (251.f) pour l'évolution de $C(S_G)$. On peut noter que cette dernière équation est très proche de celle des modèles de Huston & DeAngelis et de Loreau (1996).

Equation 251.f : $$\frac{dC(S_G)}{dt} = \frac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \sum_i \frac{q_i}{V}\left[C(S_G) - C(Li)\right]$$

Finalement notre modèle peut s'écrire sous forme d'un système dynamique couplé de 2n+1 équations à 2n+1 inconnues (équation 251.g) sur lequel nous pouvons appliquer une analyse classique.

Equation 251.g : $$\begin{cases} \frac{dN(Ai)}{dt} = a_i N(Ai)\left[C(Li) - ci\right] & i = 1...n \\ \frac{dC(Li)}{dt} = \frac{q_i}{Vi}[C(S_G) - C(Li)] - \frac{a_i}{Vi} N(Ai)C(Li) & i = 1...n \\ \frac{dC(S_G)}{dt} = \frac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \sum_i \frac{q_i}{V}\left[C(S_G) - C(Li)\right] \end{cases}$$

251.5. Les états d'équilibre stables donnent les tendances à long terme vers lesquelles le système pourrait converger.

Le calcul des états d'équilibre du système (251.g) est présenté en annexe (C7). L'étude globale de la stabilité de ce modèle, ébauchée dans l'annexe (C7), est assez complexe et dépasse le cadre de cette thèse. Je me suis donc limité à une étude de stabilité partielle du système par rapport à chaque arbre. On obtient à nouveau deux cas de figure selon la valeur relative de C_0 et des c_i :

- Si C_0 est inférieur à tous les c_i (ce qui correspondrait à un terrain très pauvre), alors le seul équilibre stable correspond à la disparition de tous les arbres : aucun arbre ne trouve assez de ressource pour survivre (équation 251.h).

[179] Nous y reviendrons au paragraphe (254.2).

Equation 251.h : $\forall i, \quad N^*(A_i) = 0, \quad C^*(L_i) = C_0$ et $C^*(S_G) = C_0$

- Dans le cas contraire, il semble qu'il existe un unique état d'équilibre stable, correspondant à la survie de tous les arbres ayant un coefficient c_i plus petit qu'un certain seuil, C^*_{seuil}, qui dépend des valeurs des coefficients c_i des arbres en compétition[180]. Ces arbres croissent jusqu'à l'équilibre, où ils utilisent toutes les ressources disponibles, alors que les autres dépérissent au fur et à mesure qu'ils ont accès à moins de ressources. Les conditions d'équilibre pour les différents compartiments s'écrivent selon les équations (251.i), (251.j) et (251.k).

  L'état d'équilibre pour le compartiment S_G ne dépend que des arbres A_i qui ont survécu. La concentration d'équilibre $C^*(S_G)$ est une moyenne pondérée de C_0 et des c_i, qui correspond justement au seuil C^*_{seuil} (équation 251.i). Par construction $C^*(S_G) \leq C_0$.

Equation 251.i :
$$C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_{itqN^*(Ai)>0} q_i c_i}{q + \sum_{itqN^*(Ai)>0} q_i} = C^*_{seuil}$$

  Pour les arbres qui n'ont pas survécu (équation 251.j), la concentration dans la zone de déplétion des ressources se stabilise à la même valeur que celle du sol, ce qui revient formellement à la disparition du compartiment L_i lors de la mort de l'arbre A_i[181].

Equation 251.j : $N^*(A_i) = 0$ et $C^*(L_i)=C^*(S_G)$

  Sous l'action des arbres survivants (équation 251.k) la concentration dans la zone de déplétion des ressources prend la valeur c_i. La biomasse active de l'arbre à l'équilibre dépend de la concentration en ressource dans le compartiment S_G, qui elle-même résulte du partage de la ressource entre les arbres (équation 251.i). $N^*(A_i)$ a toujours une valeur positive car, pour les arbres survivants, $c_i<C^*(S_G)=C^*_{seuil}$.

Equation 251.k : $C^*(L_i) = c_i$ et $N^*(A_i) = \frac{q_i}{b_i}\left[C^*(S_G) - c_i\right]$

251.6. Les résultats généraux de ce modèle sont proches de ceux obtenus avec le modèle plus complexe de Huston & DeAngelis (1994).

- Tout d'abord, nous retrouvons le résultat principal de Huston & DeAngelis : la spatialisation de l'accès aux ressources, par les compartiments de déplétion des ressources L_i, permet de relaxer la contrainte très forte du premier modèle[182], et autorise la coexistence d'espèces différentes en compétition.

- De plus, comme pour le modèle simple du sous-chapitre (234), le coefficient c_i s'impose, à l'équilibre, comme valeur de la concentration en ressource du sol (ici près de A_i seulement,

[180] La construction précise de C^*_{seuil} est détaillée dans l'annexe (C7).
[181] Dans la réalité, le compartiment L_i n'a effectivement de sens que tant que l'arbre A_i est vivant. Nous y reviendrons au paragraphe (254.3).
[182] A savoir le fait qu'un compartiment unique, S_G, devait équilibrer sa concentration $C(S_G)$ avec les différentes valeurs c_i des arbres survivants, ce qui entraînait l'extinction de toutes les espèces sauf une (cf. 234.8).

c'est-à-dire dans le compartiment L_i) indépendamment des facteurs de l'environnement. Il mesure donc bien une sorte de compétitivité de l'arbre A_i.

- Enfin, la condition de survie pour un arbre A_i dépend toujours du paramètre c_i, mais elle est moins forte que dans le modèle simple du sous-chapitre (243), et peut *a priori* être vérifiée par plusieurs espèces à la fois.
  Dans notre modèle, cette condition de survie s'écrit : $c_i<C^*_{seuil}$, où $C^*_{seuil}=C^*(S_G)$ est une fonction de C_0 et des c_j. Elle signifie simplement que l'arbre A_i ne peut survivre si le milieu obtenu à l'équilibre contient suffisamment de ressource.
  Pour le modèle légèrement plus complexe de Huston & DeAngelis (1994), la condition de survie d'une espèce e_i s'écrit également $C^*(L_i)<C^*(S_G)$; où $C^*(L_i)$ a une forme légèrement plus compliquée que notre "c_i" à cause de la forme plus générale de leur équation de croissance, et $C^*(S_G)$ est également un barycentre entre C_0 et les différentes valeurs de $C^*(L_j)$. Notons que Loreau (1996) avec un modèle plus complexe trouve également une condition de survie de type : $C^*(L_i)<f(C_0,C^*(L_j))$.

251.7. Ces premiers résultats théoriques répondent partiellement à notre question, mais sont insuffisants pour étudier l'effet de la structure spatiale.

Ce modèle rend bien compte des phénomènes de compétition, puisque la biomasse active des arbres vivants $N^*(A_i)$ dépend de la concentration de ressource dans le sol $C^*(S_G)$ (équation 251.k), qui est d'autant plus faible qu'un grand nombre d'arbres ont survécu (équation 251.i).

Il permet effectivement d'expliquer comment deux espèces de compétitivité différentes, comme par exemple le chêne et le hêtre, peuvent coexister même lorsque la compétition se fait sur une ressource unique. C^*_{seuil} étant un barycentre de C_0 et des valeurs c_i des différents arbres en présence, on s'attend en particulier à ce que, avec ce modèle, la survie d'espèces proches au sens de c_i soit plus facile que celle d'espèces très différentes[183].

De plus, d'après l'équation (251.i) le seuil pour la condition de survie est une fonction croissante de C_0, c'est-à-dire que la survie de l'espèce la moins compétitive sera d'autant plus facile que la quantité de ressource disponible est élevée[184].
Ce modèle permet donc de comprendre comment un même mélange chêne et hêtre s'avère parfois possible à réaliser sur certains sites (C_0 élevé), et impossible sur d'autres (C_0 trop faible). Il répond donc partiellement au point (ii) de la question soulevée au paragraphe (242.2).

Toutefois, notre modèle ne peut, dans cette première version, rendre compte de l'influence de la structure spatiale du peuplement sur la survie des arbres, tout simplement parce qu'il n'explicite pas les relations de voisinage entre arbres (il n'est pas spatialement explicite). Nous avons en effet modélisé la compétition de façon très indirecte, par l'épuisement progressif de la ressource du sol S_G à travers les zones locales L_i. Dans la réalité, la compétition a une composante plus locale, et en particulier on s'attend à ce que la

---

[183] Par exemple, si on prend $C_0=20$, $q=q_i=1$, et trois espèces proches $c_1=15$, $c_2=16$, $c_3=17$; on obtient $C^*(S_G)=17$ donc les trois espèces peuvent coexister. Si par contre une des espèces a une compétitivité très supérieure ($c_1=4$), on obtient $C^*(S_G)=12$ et seule l'espèce c_1 survit.

[184] Ce résultat, valable sur un mélange de 2 espèces, ne signifie pas que la diversité augmente toujours avec la fertilité. Huston & DeAngelis (1994), avec un modèle légèrement plus complexe, obtiennent une courbe à optimum pour la diversité en fonction de la fertilité, et Tilman (1987 & 1993) obtient sur le terrain des résultats comparables.

compétition pour les ressources du sol soit plus intense entre des arbres proches que entre des arbres éloignés.
C'est cette compétition locale entre arbres proches qui peut se traduire, à l'échelle du peuplement, par des effets importants de la structure spatiale ou de la sylviculture sur la croissance et sur la coexistence du mélange d'espèces (cf. 241.5). Nous allons donc, dans le sous-chapitre suivant, complexifier légèrement le modèle pour intégrer ces relations de voisinage et explorer notre question écologique spécifique.

251.8. Modèles théoriques et modèles dendrométriques se retrouvent autour d'un modèle d'ordre 2.

Notre exploration de la compétition pour la ressource du sol avec des modèles théoriques met en évidence l'intérêt de modéliser la croissance de la biomasse active par une équation du second ordre. En effet, pour obtenir un modèle satisfaisant[185] nous avons dû introduire des compartiments L_i, et ce faisant, nous sommes passés d'un système de n équations d'ordre 1, couplées par l'équation du compartiment S_G, à un système de paires d'équations couplées (pour $N(A_i)$ et $C(L_i)$) (équation 251.l). En exprimant $C(L_i)$ en fonction de $N(A_i)$ et $\frac{dN(A_i)}{dt}$ dans la deuxième équation de ce système, j'ai pu montrer que cette paire d'équations couplées est en fait équivalente à une équation de second ordre (équation 251.m).

Equation 251.l :

$$\begin{cases} \dfrac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(L_i) - c_i\right] \\ \dfrac{dC(L_i)}{dt} = \dfrac{q_i}{V_i}[C(S_G) - C(L_i)] - \dfrac{a_i}{V_i} N(A_i) C(L_i) \end{cases}$$

Equation 251.m :

$$\frac{d^2 N(A_i)}{dt^2} = \left(\frac{dN(A_i)}{dt} + c_i\right)\left[\frac{1}{N(A_i)}\frac{dN(A_i)}{dt} - \frac{q_i}{V_i} - \frac{a_i}{V_i} N(A_i)\right] + \frac{q_i a_i}{V_i} C(S_G) N(A_i)$$

Pour un modèle de croissance d'arbres, l'équation de second ordre (251.m) pourrait être plus facile à manipuler que le système (251.l) car elle ne nécessite pas de mesures des concentrations $C(L_i)$.

En dendrométrie, les modèles de croissance sont usuellement des équations du premier ordre (cf. 233), mais plusieurs chercheurs ont évoqué l'intérêt qu'aurait un modèle du second ordre (Leary, 1970 in Dhôte HDR p.31; Leary *et al.*, 1997). Dhôte (1998, p.31) suggère en particulier que de tels modèles pourraient rendre compte des effets différés de la croissance.

Les résultats de notre modèle théorique vont bien dans ce sens ; et l'utilisation du formalisme des modèles théoriques pourrait être utile pour construire de tels modèles dendrométriques du second ordre.

[185] C'est à dire qui permet la coexistence d'espèces différentes en compétition (cf. 251.1).

252. Je propose un modèle de compétition spatialement explicite.

Le modèle théorique construit au sous-chapitre (251) est insuffisant pour étudier l'influence de la structure spatiale du peuplement sur la survie en mélange d'une espèce moins compétitive. Dans ce sous-chapitre, nous allons construire une deuxième version de ce modèle, spatialement explicite, et nous allons étudier son comportement en terme de compétition locale.

252.1. Comment construire un modèle spatialement explicite ?

Considérons tout d'abord que les positions (x_i,y_i) des arbres, ainsi que les distances inter-arbres sont connues. Ces distances permettent en particulier de préciser quels arbres sont voisins[186]. On peut faire l'hypothèse que, dans la réalité, pour des arbres voisins les zones de déplétion des ressources définies au paragraphe (251.2) ne sont pas toujours isolées, mais peuvent se toucher, être enchevêtrées, ou même se superposer. Dans ce cas, l'utilisation par plusieurs systèmes racinaires de la ressource contenue dans un petit espace peut entraîner une compétition locale pour la ressource du sol entre arbres voisins (cf. 232.2).

Dans ce modèle spatialement explicite, j'ai choisi de représenter ce phénomène par des échanges de ressource entre les différents compartiments de zones de déplétion des ressources L_i des individus voisins (figure 252.a). Nous gardons donc, pour cette deuxième version du modèle, les mêmes compartiments que précédemment, mais nous considérons maintenant une relation supplémentaire d'échange de ressource entre les compartiments locaux L_i et L_j.

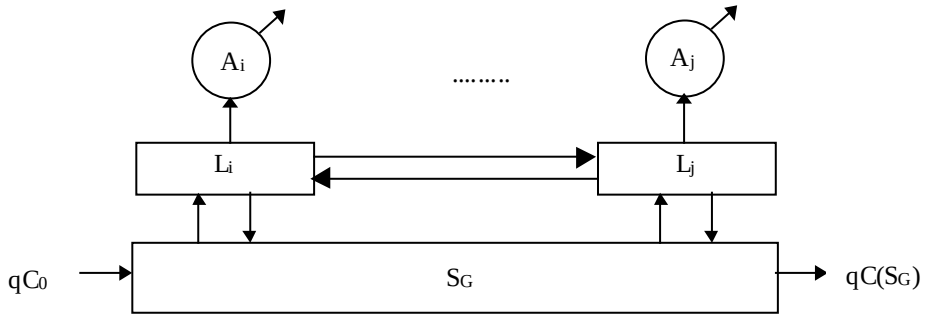


Figure 252.a : Notre modèle spatialement explicite.

252.2. Les équations des compartiments L_i doivent être modifiées pour tenir compte de cet échange.

L'originalité de ce modèle vient du terme d'échange de ressource entre L_i et L_j, qui représente indirectement les interactions entre arbres voisins. Si on note e_{ij} la quantité de ressource issue de L_j et reçue par L_i, l'équation (251.d) du modèle doit être remplacée par l'équation (252.b) :

Equation 252.b :
$$\frac{dN(Li)}{dt} = q_i[C(S_G) - C(Li)] - a_i N(Ai)C(Li) + \sum_{j \text{ voisin de } i} e_{ij}$$

Comme précédemment, j'ai choisi une forme très simple pour exprimer cet échange (équation 252.c), qui vérifie les propriétés suivantes :

[186] La notion de voisinage reste à préciser, nous y reviendrons au paragraphe (253.3).

- e_{ij} est proportionnel à la différence de concentration entre les deux compartiments locaux L_i et L_j.

- e_{ij} est pondéré par un coefficient de voisinage v_{ij}, supposé constant, qui sera d'autant plus grand que le voisinage entre les arbres considérés est proche. Pour deux arbres sans relation de voisinage, $v_{ij}=0$.

- Afin que les échanges vérifient la conservation de la ressource ($e_{ij}=-e_{ji}$), et suivent le sens du gradient de concentration, les coefficients de voisinage doivent vérifier : $v_{ij}>= 0$ et $v_{ij} = v_{ji}$.

- Enfin, pour être cohérent avec les hypothèses que V_i et v_{ij} sont constants, e_{ij} doit être indépendant de la biomasse des arbres. Cela implique en particulier que lorsqu'un arbre A_i est mort, il continue d'y avoir des échanges entre son compartiment L_i et ceux de ses voisins.

Equation 252.c : $$e_{ij} = v_{ij}[C(L_j) - C(L_i)]$$

Nous reviendrons au paragraphe (254.5) sur la pertinence de ces hypothèses et la forme de e_{ij}.

En remplaçant e_{ij} par sa valeur dans l'équation (252.b), et en divisant par V_i, on obtient la nouvelle équation d'évolution de $C(L_i)$ (équation 252.d). Notre nouveau modèle suit alors un système de (2n+1) équations couplées à (2n+1) inconnues (équation 252.e).

Equation 252.d : $$\frac{dC(L_i)}{dt} = \frac{q_i}{V_i}[C(S_G) - C(L_i)] - \frac{a_i}{V_i}N(A_i)C(L_i) + \sum_{j \neq i}\frac{v_{ij}}{V_i}[C(L_j) - C(L_i)]$$

Equation 252.e : $$\begin{cases} \dfrac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(L_i) - c_i\right] \\ \dfrac{dC(L_i)}{dt} = \dfrac{q_i}{V_i}[C(S_G) - C(L_i)] - \dfrac{a_i}{V_i}N(A_i)C(L_i) + \sum_{j \neq i}\dfrac{v_{ij}}{V_i}[C(L_j) - C(L_i)] \\ \dfrac{dC(S_G)}{dt} = \dfrac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \sum_i \dfrac{q_i}{V}\left[C(S_G) - C(L_i)\right] \end{cases}$$

252.3. Les états d'équilibre stables donnent les tendances à long terme vers lesquelles le système pourrait converger.

Le calcul des états d'équilibre du système (252.e) est présenté en annexe (C8). L'étude globale de la stabilité de ce modèle, ébauchée dans l'annexe (C8), est assez complexe et dépasse le cadre de cette thèse. Je me suis donc limité à une étude de stabilité partielle du système par rapport à chaque arbre, et je n'ai pas pu démontrer l'unicité de l'état d'équilibre stable.

Comme précédemment, on obtient 2 cas de figure selon la valeur relative de C_0 et des c_i :

- Si C_0 est inférieur à tous les c_i (ce qui correspondrait à un terrain très pauvre), alors le seul équilibre stable correspond à la disparition de tous les arbres : aucun arbre ne trouve assez de ressource pour survivre (équation 252.f).

Equation 252.f : $\forall i, \quad N^*(A_i) = 0, \quad C^*(L_i) = C_0$ et $C^*(S_G) = C_0$

- Sinon, le ou les états d'équilibre stables sont ceux pour lesquels tous les arbres qui survivent vérifient la condition : $c_i<C_i^{bary}$, et tous ceux qui disparaissent vérifient la condition $c_i>C_i^{bary}$. Le seuil C_i^{bary} (équation 252.g) est cette fois une valeur individuelle différente pour chaque arbre, qui dépend du voisinage de l'arbre considéré et des valeurs des coefficients c_i de ses voisins[187]. Les arbres survivants croissent jusqu'à l'équilibre, où ils utilisent toutes les ressources disponibles, alors que les autres dépérissent au fur et à mesure qu'ils ont accès à moins de ressources. Les conditions d'équilibre pour les différents compartiments s'écrivent selon les équations (252.f), (252.h) et (252.i).

  L'état d'équilibre pour le compartiment S_G est une moyenne pondérée de C_0 et des valeurs d'équilibre des $C(L_i)$ (équation 252.f). Notons que par construction $C^*(S_G)<C_0$.

Equation 252.f :
$$C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_i q_i C^*(L_i)}{q + \sum_i q_i}$$

  Pour les arbres qui n'ont pas survécu (équation 252.g), la concentration dans la zone de déplétion des ressources se stabilise à une valeur moyenne entre celle du compartiment de sol global et celle de ses voisins[188] (équation 252.g), qui est justement la valeur seuil C_i^{bary}.

Equation 252.g : $N^*(A_i) = 0$ et
$$C^*(L_i) = \frac{q_i C^*(S_G) + \sum_{j\neq i} v_{ij} C^*(L_j)}{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}} = C_i^{bary}$$

  Sous l'effet des arbres survivants (équation 252.h) la concentration dans la zone de déplétion des ressources prend la valeur c_i. La valeur d'équilibre de $N(A_i)$ dépend alors de son voisinage : elle résulte du partage de la ressource entre les arbres. $N^*(A_i)$ a toujours une valeur positive car, pour les arbres survivants, $c_i<C_i^{bary}$.

Equation 252.h : $C^*(L_i) = c_i$ et
$$N^*(A_i) = \frac{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}}{a_i}\left[\frac{C_i^{bary}}{c_i} - 1\right]$$

[187] La construction précise de C_i^{bary} est détaillée dans l'annexe (C8).

[188] En particulier, dans ce modèle, $C^*(L_i) \neq C^*(S_G)$, on ne peut donc pas considérer que le compartiment L_i disparaît à la mort de l'arbre A_i. Nous y reviendrons au paragraphe (254.3).

252.4. Ces résultats sont satisfaisants pour étudier notre question écologique spécifique.

L'originalité de ce modèle réside dans l'explicitation des relations de compétition locale pour la ressource du sol entre arbres voisins. Elle se traduit par l'apparition, dans les valeurs d'équilibre des compartiments, d'un terme C_i^{bary} qui intègre les propriétés de voisinage de l'arbre concerné (équation 252.g).

- Grâce à ce terme, nous avons pu expliciter une condition de survie (équation 252.i), qui varie d'un arbre à l'autre, et dépend en particulier de l'environnement local de l'arbre considéré, contrairement à la condition de survie unique $c_i<C^*(S_G)$ du modèle précédent. Notre modèle remplit donc son objectif principal : pouvoir étudier l'influence de la structure spatiale sur la survie en mélange d'une espèce moins compétitive.

Equation 252.i : survie de l'arbre $A_i \Leftrightarrow c_i<C_i^{bary}$

- La quantité de ressource contenue dans un arbre à l'équilibre dépend également de C_i^{bary}, et donc de l'environnement local. Ce résultat est assez satisfaisant par rapport à ce que nous savons des processus de croissance (cf. 232.2 ou 241.4).

Finalement, avec un tel système, deux arbres ayant le même c_i (la même compétitivité, par exemple deux arbres de la même espèce) mais des voisinages différents n'auront plus ni la même condition de survie (un des deux pourra disparaître, et l'autre survivre), ni, si les deux survivent, le même niveau d'équilibre. De façon générale, un arbre A_i sera favorisé par la proximité d'arbres moins compétitifs que lui, et défavorisé par la proximité d'arbres plus compétitifs. Un tel comportement semble beaucoup plus proche de la réalité, où effectivement des arbres d'une même espèce peuvent avoir des tailles et des durées de vie très différentes[189].

Pour le reste du comportement du modèle, on obtient des résultats similaires à ceux du modèle précédent, et en particulier la possibilité de coexistence de plusieurs espèces en compétition pour une seule ressource. Comme pour le modèle précédent, la condition de survie peut s'écrire sous la forme $c_i<f(C_0,c_j)$, où f est une fonction croissante de C_0, si bien que la survie de plusieurs espèces est d'autant plus facile que la quantité de ressource disponible est élevée (C_0 élevé).

On peut également noter que la nouvelle condition de survie est, d'une certaine manière, moins stricte que la précédente : grâce au jeu des paramètres v_{ij}, C_i^{bary} pourra prendre des valeurs plus grandes que $C^*(S_G)$, donc un arbre qui n'aurait pas pu survivre dans le modèle précédent pourrait survivre dans ce modèle spatialement explicite[190]. Inversement, avec ce même modèle, la condition de survie peut également être plus stricte et faire mourir un arbre qui, avec le modèle précédent, aurait survécu (par exemple s'il est cerné de compétiteurs plus forts que lui).

Finalement, la prise en compte du voisinage permet de distinguer différents cas de figure de compétition locale, alors que les modèles précédents considéraient plutôt une compétition globale à l'échelle du peuplement. Cette prise en compte des situations locales se traduit naturellement par une plus grande diversité des comportements.

---

[189] Ce modèle permet en particulier de rendre compte des phénomènes de hiérarchisation sociale.

[190] Supposons par exemple un mélange de $c_1=5$ avec $c_2=10$, et $C_0=12$. D'après le modèle précédent, avec $q_i=1$, $C^*(S_G) = 8.5$ donc l'espèce e_2 ne peut survivre. Par contre, avec notre nouveau modèle, un arbre localement entouré seulement d'arbres de son espèce aura un C_i^{bary} compris entre 10 et 12, et pourra survivre.

253. Comment se comporte le modèle dans des cas très simples ?

Nous avons construit au sous-chapitre précédent un modèle théorique qui semble satisfaisant pour répondre à notre question spécifique, mais qui reste très général. Dans ce sous-chapitre, nous allons étudier le comportement de ce modèle pour quelques cas particuliers assez simples.

253.1. Comment préciser le modèle pour aller plus loin ?

Dans le modèle proposé au sous-chapitre (252), beaucoup d'éléments n'ont pas été explicités, comme le type de ressource considéré ou la forme du voisinage. Ainsi la condition de survie (équation 252.i) n'est pas directement utilisable, car elle dépend de nombreux paramètres parfois mal définis : les paramètres qui caractérisent la dynamique des arbres individuels (a_i, b_i, c_i) ; les paramètres de voisinage (v_{ij}) ; et les paramètres qui caractérisent le site et la ressource (C_0, q_i).

Pour aller plus loin dans l'étude des liens entre la coexistence des espèces et la structure du peuplement, je propose d'étudier comment la contrainte de survie s'exprime pour des jeux de paramètres particuliers correspondant à des situations assez simples.

253.2. Selon la dynamique de la ressource, la compétition sera plus ou moins forte.

Les différentes ressources du sol (eau, nutriments) ont des dynamiques et des comportements très variés. Pour l'instant j'ai proposé un modèle et des équations assez générales, *a priori* valides pour différentes ressources[191]. Ce sont donc les paramètres du modèle qui doivent refléter la diversité des comportements.

- Les plantes utilisent une grande quantité d'eau pour la transpiration[192], on s'attend donc à avoir pour l'eau des coefficients a_i et b_i élevés. Les écophysiologues s'intéressent tout particulièrement à la modélisation des bilans hydriques en forêt (Granier *et al.*, 1995), et ont développé certaines notions qui peuvent être rapprochées des paramètres de notre modèle. Ainsi la capacité au champ et la réserve utile, qui mesurent la quantité d'eau qui peut être stockée dans le sol, pourraient être reliées à notre paramètre C_0 ; de même que le point de flétrissement, qui mesure l'humidité minimale nécessaire à la survie d'une plante, pourrait être rapproché de notre paramètre c_i.
  L'eau est une ressource très mobile, avec une vitesse de transport qui dépend essentiellement de la texture du sol, et qui est *a priori* plus élevée que celle des autres ressources. Les zones de déplétion des ressources pour l'eau sont donc très larges (Begon *et al.*, 1990, p.90), peuvent facilement se recouvrir, et donc donner lieu à une forte compétition locale.
  Dans notre modèle, la compétition pour l'eau doit donc correspondre à (i) un voisinage étendu, (ii) des compartiments L_i importants, (iii) des paramètres q, q_i et v_{ij} élevés. Avec ces contraintes, les valeurs C_i^{bary} seront fortement influencées par les coefficients c_j des arbres voisins, et donc très variables en fonction de la structure spatiale locale. La valeur d'équilibre $C^*(S_G)$ sera également très influencée par les coefficients c_j des arbres survivants et donc éventuellement assez faible. Finalement, on s'attend à ce que la

[191] Nous reviendrons au paragraphe (254.2) sur la validité de ces équations.
[192] Assmann (1970, p.19) précise qu'il faut entre 200 et 1000g d'eau transpirée pour produire 1g de matière sèche.

compétition pour l'eau entraîne facilement l'exclusion de plusieurs espèces moins compétitives, et soit très sensible à la structure spatiale.

- Les ions nitrate $NO3^-$ (Begon *et al.*, 1990, p.98) sont en grande partie dissous et transportés par l'eau, ce qui leur confère une vitesse de transport assez grande (Begon *et al.*, 1990, donnent un coefficient de diffusion de 10^{-5} cm^2s^{-1}) et des zones de déplétion des ressources importantes, en particulier dans les sols poreux et humides. Comme précédemment, dans notre modèle cela se traduirait par (i) un voisinage étendu, (ii) des compartiments L_i importants, (iii) des paramètres q, q_i et v_{ij} élevés. Comme pour l'eau, mais de façon moins marquée, on s'attend à ce que la compétition pour les nitrates entraîne l'exclusion de plusieurs espèces moins compétitives, et soit sensible à la structure spatiale.

- Inversement, le phosphate PO_4^{3-} (Begon *et al.*, 1990, p.99) est une ressource fortement liée au sol, qui diffuse lentement dans le milieu (Begon *et al.*, 1990, donnent un coefficient de diffusion de 10^{-9} $cm^2 s^{-1}$). La vitesse de transport sera donc faible, et les zones de déplétion des ressources très petites, localisées à la proximité immédiate des racines. *A priori*, il y a donc peu de superposition de ces zones, et par conséquent peu de compétition locale (Huston & DeAngelis, 1994). Dans notre modèle, ceci se traduirait par (i) un voisinage restreint, (ii) des compartiments L_i de petite taille, (iii) des paramètres q, q_i et v_{ij} faibles. Dans ce cas, le voisinage aura peu d'influence sur les valeurs de C_i^{bary}, qui resteront proches de $C^*(S_G)$, et de même $C^*(S_G)$ restera proche de C_0. Finalement, pour une ressource peu mobile comme le phosphate, on s'attend à ce que la compétition entraîne peu de cas d'exclusion d'espèces moins compétitives, et soit peu sensible à la structure spatiale.

Notons enfin que la présence ou l'absence de mycorhizes modifie également très fortement la zone de déplétion des ressources ainsi que la capacité des arbres à utiliser ces ressources (Otto, 1998, p.257) en particulier au stade juvénile.

253.3. L'absence de données sur les relations entre arbres nous amène à utiliser des paramètres de voisinage très simples.

Les relations de voisinage entre arbres sont très complexes et mal connues, en particulier pour les compartiments racinaires[193]. De façon générale, on s'attend à ce que l'exploration du sol par les réseaux racinaires soit variable d'un arbre à l'autre, concentrée sur des directions privilégiées, adaptée aux obstacles rencontrés et au type de sol, et surtout variable avec l'espèce et l'âge de l'arbre (Meusel, 1951/52; Assmann, 1970, p.70; Kahn, 1978; Coutts, 1987; Mordelet *et al.*, 1996; Otto, 1998, p.64). Le turnover très rapide de la biomasse racinaire rend cette exploration potentiellement très variable à de petites échelles de temps.
Néanmoins, à cause de la difficulté des mesures dans le sol, les données sur les réseaux racinaires des arbres sont rarement disponibles, surtout sur de grandes surfaces, et il n'y a pas pour l'instant de méthode pour déterminer les relations de voisinage caractéristiques de la compétition pour les ressources du sol. Je propose donc de considérer deux types de relations de voisinage très simples, assez éloignés de la réalité complexe, mais qui nous seront utiles pour expliciter la condition de survie.

[193] Contrairement aux voisinages entre houppiers, qui ont été plus étudiés.

- Considérons dans un premier temps un voisinage V1(R) tel que la compétition pour la ressource s'exerce de façon homogène pour tous les arbres situés dans un disque de rayon R autour de l'arbre A_i (figure 253.a). Tous les voisins A_j sont supposés avoir une action identique sur A_i, donc pour ces arbres le coefficient de compétition v_{ij} est constant : $v_{ij}=v$. Pour les autres arbres A_k, qui n'ont pas d'action sur A_i, on pose $v_{ik}=0$. Le paramètre R correspond dans ce cas à la portée des interactions entre arbres, sur laquelle nous reviendrons plus longuement au sous-chapitre (271).

  Ce mode d'interaction à distance fixée peut être relié à la fois aux mesures de structure spatiale de type fonction de Ripley (cf. 122), et aux indices de compétition utilisés aux paragraphes (233.4) et (243.3). Si on néglige les problèmes d'anisotropie des réseaux racinaires, ce voisinage pourrait être assez bien adapté à la compétition pour les ressources du sol, R étant alors la distance de prospection atteinte par l'arbre. Les forestiers considèrent parfois que la distance de concurrence peut être estimée par la distance au 5e plus proche voisin (Grandjean, com. pers.), mais dans certains cas particuliers on peut rencontrer des racines jusqu'à 150 m de la souche (Ferry, com. pers.).

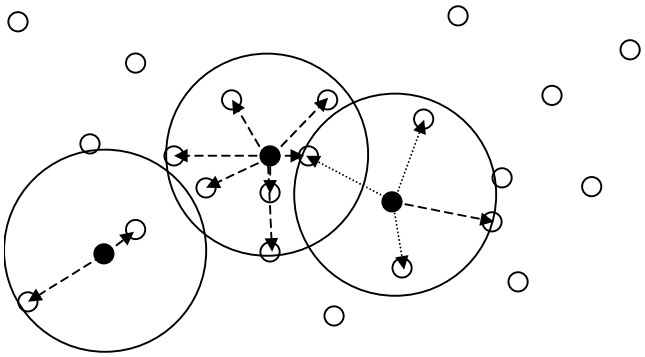


Figure 253.a : Un exemple de définition du voisinage V1(R) pour 3 arbres d'un peuplement.

- L'inconvénient majeur de ce type de voisinage est qu'il est fixe dans le temps, alors qu'on peut s'attendre en général à ce que la zone de compétition s'accroisse avec l'âge ou la taille de l'arbre. Pour en tenir compte, je propose de définir un voisinage V2(n) tel que la compétition pour la ressource s'exerce de façon homogène entre les n plus proches voisins de A_i. Pour ces voisins, le coefficient de compétition v_{ij} est constant : $v_{ij}=v$. Pour les autres arbres, qui n'ont pas d'action sur A_i, on pose $v_{ij}=0$ (figure 253.b).

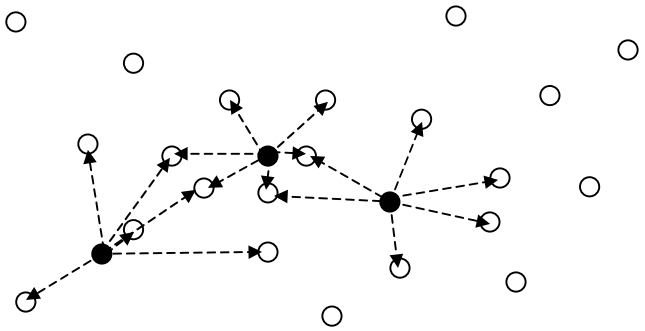


Figure 253.b : Un exemple de définition du voisinage V2(6) pour 3 arbres d'un peuplement.

  Pour une structure à peu près régulière, les voisins directs d'un point quelconque correspondent aux 6 plus proches voisins, c'est-à-dire à un voisinage de type V2(6). Ce voisinage est donc particulièrement bien adapté pour modéliser la compétition pour la lumière, car il représente en moyenne les arbres dont les houppiers sont en contact. Toutefois, pour certaines structures spatiales, et notamment pour les structures agrégées, ce

type de voisinage peut s'éloigner de notre vision intuitive de la compétition, d'une part parce qu'il ne rend pas compte de la densité locale, et d'autre part parce qu'il peut être très anisotrope (figure 253.c). Nous y reviendrons au paragraphe (262.8).

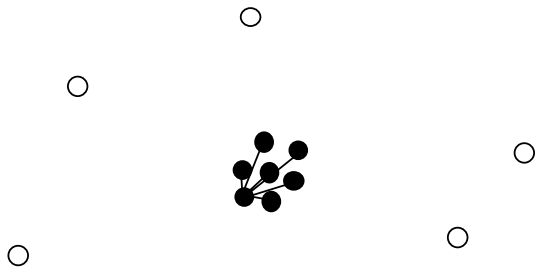


Figure 253.c : Un exemple de voisinage très anisotrope pour V2(6) : aucun arbre d'espèce e_1 (en blanc) n'est voisin d'aucun arbre d'espèce e_2 (en noir).

- L'hypothèse très simple de considérer v_{ij}=v constant pour tous les arbres du voisinage n'est pas très réaliste. Je l'ai choisie pour pouvoir simplifier les calculs et expliciter la condition de survie en fonction de la structure spatiale locale, mais il serait plus réaliste de considérer une fonction v_{ij} décroissante en fonction de la distance d(i,j) entre A_i et A_j. Pukkala (1989) utilise par exemple pour cela une fonction gaussienne. Plus simplement, on peut considérer un voisinage V3(R), pour lequel l'importance des voisins décroît linéairement en fonction de la distance, pour s'annuler à la distance R. La figure (253.d) représente schématiquement ce type de voisinage, pour lequel les valeurs de v_{ij} sont données par l'équation (253.e).

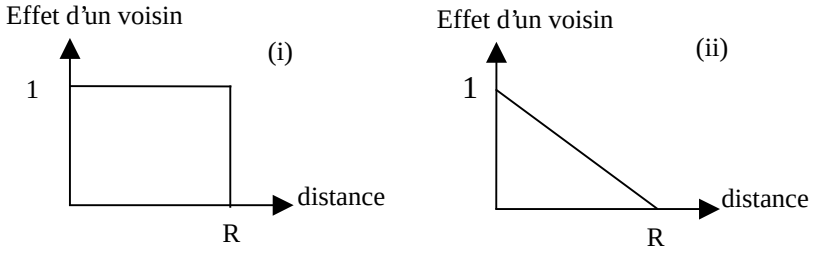


Figure 253.d : Comparaison de l'effet d'un arbre voisin pour le voisinage V1(R) (i) et V3(R) (ii).

Equation 253.e : $$v_{ij} = v[1 - \frac{d(i,j)}{R}] \quad si \quad d(i,j) \leq R \quad ; \quad v_{ij} = 0 \quad sinon$$

253.4. Dans ce cas d'un peuplement bispécifique, la condition de survie se simplifie beaucoup.

Considérons un mélange de deux espèces correspondant à notre question écologique spécifique (cf. 242.2), c'est-à-dire avec une grande différence de compétitivité. Pour un tel mélange on peut faire l'hypothèse que a_i, b_i et c_i ne dépendent que de l'espèce[194]. Notons e_1 l'espèce la plus compétitive, et e_2 l'espèce la moins compétitive, et supposons que la quantité de ressource disponible sur le site est suffisante pour que les deux espèces y survivent (équation 253.f).

Equation 253.f : $c_1<c_2<C_0$

[194] Nous y reviendrons au paragraphe (254.6).

Pour simplifier les calculs, on considère des voisinages simples comme ceux définis au paragraphe (253.3), et on définit pour chaque arbre des variables $N_{i.1V}$, $N_{i.1M}$, $N_{i.2V}$ et $N_{i.2M}$ qui correspondent respectivement au nombre d'arbres d'espèce e_1 vivants et morts, puis au nombre d'arbres d'espèce e_2 vivants et morts, voisins de l'arbre A_i. Le seuil de survie C_i^{bary} (cf. 252.g) s'écrit alors de façon assez simple (équation 253.g), en introduisant $\overline{C}_1^{bary}$ qui représente la valeur moyenne de C_i^{bary} pour les arbres morts d'espèce e_1 voisins de l'arbre A_i, et $\overline{C}_2^{bary}$ qui représente la valeur moyenne de C_i^{bary} pour les arbres morts d'espèce e_2. Par construction on a en particulier la relation : $c_1 < \overline{C}_2^{bary} < c_2$.

Equation 253.g : $$C_i^{bary} = \frac{q_i C^*(S_G) + v(N_{i.1V} c_1 + N_{i.1M} \overline{C}_1^{bary} + N_{i.2V} c_2 + N_{i.2M} \overline{C}_2^{bary})}{q_i + (N_{i.1V} + N_{i.1M} + N_{i.2V} + N_{i.2M})v}$$

- On peut conclure que tous les arbres d'espèce e_1 survivent puisque, pour un arbre d'espèce e_1, d'après l'équation (253.f) on a toujours $c_1<C_i^{bary}$. Ceci est assez logique puisque nous avons considéré seulement la compétition interspécifique, et que e_1 est le meilleur compétiteur[195]. Par conséquent on a toujours $N_{i.1M}=0$, et on notera par la suite $N_{i.1}$ le nombre d'arbres d'espèce e_1 voisins de l'arbre considéré.

- Pour un arbre d'espèce e_2, la condition de survie (équation 253.h) n'est pas forcément vérifiée, et dépend des valeurs de $C^*(S_G)$, de v, et du nombre de voisins autour de l'arbre considéré, c'est-à-dire de la structure spatiale locale. Plus précisément, on retrouve dans cette condition de survie les valeurs $N_{i.1}$ et $N_{i.2M}$ qui sont directement reliées aux fonctions intertypes construites au sous-chapitre (221). Nous y reviendrons au paragraphe (262.1).

Equation 253.h : $$N^*(Ai) > 0 \Leftrightarrow [q_i + (N_{i.1} + N_{i.2M})v]c_2 < q_i C^*(S_G) + v(N_{i.1} c_1 + N_{i.2M} \overline{C}_2^{bary})$$

Pour simplifier encore cette condition de survie, en tenant compte du fait que $c_1 < \overline{C}_2^{bary} < c_2$, on peut écrire une condition suffisante (équation 253.i) qui porte directement sur la somme $N_{i.1}+N_{i.2M}$ et une condition nécessaire (équation 253.j) qui porte sur $N_{i,1}$.

Equation 253.i : $$(N_{i.1} + N_{i.2M}) < N_{\max} = \frac{q_i}{v} \frac{C^*(S_G) - c_2}{c_2 - c_1} \quad \Rightarrow \quad \text{survie de } A_i \text{ d'espèce } e_2$$

Equation 253.j : $$\text{survie de } A_i \text{ d'espèce } e_2 \quad \Rightarrow \quad N_{i.1} < N_{\max} = \frac{q_i}{v} \frac{C^*(S_G) - c_2}{c_2 - c_1}$$

Avec ces dernières formes, on voit que la survie d'un arbre d'espèce moins compétitive est directement reliée à la structure spatiale locale, et plus particulièrement au nombre d'arbres de l'espèce la plus compétitive dans son voisinage, ainsi qu'au nombre d'arbres de son espèce déjà morts. On peut donc exprimer la capacité de survie de l'espèce moins compétitive sous la forme d'un nombre maximal de voisins de l'autre espèce (plus les arbres déjà morts de son espèce) toléré. Cette capacité de survie sera d'autant plus forte que (i) la quantité de ressource disponible sur le site sera élevée, (ii) la compétitivité de l'espèce e_2 sera proche de celle de l'espèce plus compétitive, et (iii) les relations de voisinage (v) seront limitées par rapport aux capacités de la zone de déplétion des ressources de l'arbre (q_i).

C'est cette condition simplifiée que nous allons utiliser dans le chapitre (26).

---

[195] En particulier notre modèle, par construction, n'intègre pas la mortalité due à autre chose qu'à la compétition.

254. Limites de ce modèle, et extensions possibles.

La construction des modèles théoriques aux sous-chapitres (234), (251) et (252) nous a amené à faire un grand nombre d'hypothèses simplificatrices, sur le choix des compartiments, la forme des équations, et l'interprétation des différentes variables. Dans ce sous-chapitre, nous allons prendre un peu de recul par rapport à ces hypothèses, d'une part en essayant de voir dans quelle mesure elles sont plausibles, et d'autre part en nous intéressant à la sensibilité du modèle à leur égard.

254.1. Sur la définition des compartiments...

Le choix des compartiments et des variables est une phase majeure du travail de modélisation, souvent sous-estimée, qui permet de clarifier le problème étudié et éventuellement de souligner les absences de connaissances dans certains domaines (Legay, 1986).

- Le choix d'un compartiment A_i correspondant à la biomasse active des arbres (plutôt qu'à leur biomasse totale, cf. 234.4) semble satisfaisant. En effet, contrairement aux plantes annuelles, les arbres immobilisent une partie de leur biomasse dans le duramen, qui ne participe pas directement à la dynamique de croissance. D'autre part dans la dynamique du modèle, $N(A_i)$ converge vers un état d'équilibre stable, ce qui dans la réalité semble plausible pour une biomasse active, mais pas pour la biomasse totale d'un arbre, qui continue de croître jusqu'à la sénescence. Toutefois, nous avons vu au paragraphe (234.4) qu'il était difficile d'interpréter ce compartiment de biomasse active, qui peut être relié à la fois à la biomasse foliaire, à l'aubier, et au réseau racinaire[196]; trois éléments pour lesquels la confrontation aux données semble délicate (Vogt *et al.*, 1989; Dufrene & Breda, 1995; Hatsch, 1997; Drexhague *et al.*, 1999).
  Il serait donc intéressant de pouvoir modéliser également la biomasse inactive, qui représenterait le duramen, par un compartiment B_i qui pourrait être plus facilement relié aux mesures traditionnelles sur les arbres (circonférence, hauteur, volume).

  Toutefois, ce formalisme suppose implicitement que les individus sont définis une fois pour toutes, ce qui pose des problèmes pour modéliser la régénération, en particulier dans la définition de l'état d'équilibre (cf. 234.3). J'ai donc fait le choix de négliger la régénération, ce qui implique que les échelles de temps considérées dans ce modèle ne doivent pas dépasser la durée de vie du peuplement (cf. 234.5).

- L'utilisation d'un compartiment L_i correspondant à la zone de déplétion des ressources de l'arbre A_i rend compte de façon assez réaliste de l'utilisation spatialisée des ressources, même si dans la réalité il ne s'agit bien sûr pas exactement d'un volume précisément défini. Le modèle est très sensible à l'introduction de ce compartiment puisqu'il rend possible la coexistence de différentes espèces en compétition pour une seule ressource (cf. 251.7). La séparation du sol exploité par les arbres (compartiments L_i) et du substrat non exploré (compartiment S_G) est toutefois simpliste, et nous verrons au paragraphe (254.3) que l'interprétation de L_i n'est pas vraiment facile.

- Le compartiment S_G représente l'ensemble du sol qui n'est pas directement occupé par les zones de déplétion des ressources. Il correspond à un bon compromis entre une

[196] Ou plus exactement aux poils absorbants des racines.

modélisation détaillée et spatialisée de l'ensemble du sol, et la modélisation des seules zones de déplétion des ressources.
Le compartiment S_G joue un rôle important dans la dynamique du modèle : il est à l'origine d'une compétition globale, lente et faible, entre tous les compartiments L_i, qui assure que la ressource qui arrive dans le système est partagée entre les arbres. Cette compétition se traduit par l'apparition d'une concentration d'équilibre $C^*(S_G)$ qui dépend de tous les arbres du peuplement (équation 252.f).
Si on supprime ce compartiment S_G, on trouve des résultats similaires en terme d'effet de la structure spatiale sur la survie en mélange de l'espèce moins compétitive (que nous détaillerons au chapitre 26), mais le comportement du modèle est simplifié et devient moins satisfaisant. En particulier C_0 remplace $C^*(S_G)$ dans l'expression de C_i^{bary} (équation 252.g), et donc dans la condition de survie et dans le niveau d'équilibre de la biomasse active. Par conséquent $N^*(A_i)$ ne dépend plus d'une éventuelle compétition globale, ce qui revient à dire qu'on n'a plus ni de compétition intraspécifique globale, ni de relation de type autoéclaircie (cf. 234.9)[197].
Bien sûr la modélisation du sol par un seul compartiment homogène n'est pas réaliste : dans la réalité le sol peut être très hétérogène, et la concentration en ressource peut varier en particulier en fonction des proximités des différents compartiments L_i. De même, on pourrait s'intéresser à la variation spatiale de l'apport extérieur de ressource C_0 ou des corrélations spatiales entre les différents paramètres individuels (q_i, v_i mais aussi a_i, b_i et c_i). Pour en tenir compte, il serait nécessaire de construire un modèle complexe et spatialisé du sol et des flux de ressource dans le sol (Pukkala, 1989; Reynolds & Leadley, 1992), ce qui dépasse le cadre de cette thèse.

- Pour simplifier le modèle, j'ai volontairement négligé les compartiments de décomposeurs et le recyclage de la matière organique morte (en particulier des feuilles), qui jouent pourtant un rôle important dans le cycle des nutriments de l'écosystème. Plusieurs auteurs ont inclus un compartiment décomposeur dans leurs modèles et étudié leur rôle dans le fonctionnement de l'écosystème (Harte & Kinzig, 1993; Huston & DeAngelis, 1994; Loreau, 1996; Grover, 1997). Loreau (1994) propose une synthèse de l'effet général du recyclage sur la stabilité de l'écosystème.

- Plusieurs auteurs ont aussi étudié le rôle des herbivores dans la dynamique d'un écosystème (Loreau, 1995 et 1996; de Mazancourt *et al.*, 1998). Dans la plupart des forêts gérées, l'herbivorie par le gibier peut raisonnablement être négligée pour la dynamique de la ressource dans la phase adulte[198]. Par contre, les prélèvements d'arbres lors des éclaircies jouent un rôle essentiel dans la dynamique du peuplement. Notons que ces prélèvements, instantanés, jouent plutôt un rôle de perturbation et de discontinuité, et sont plus faciles à introduire dans un simulateur que dans un système d'équations différentielles. Lors des éclaircies, le forestier peut également moduler la structure du peuplement : nous y reviendrons au chapitre (28).

Il est bien sûr envisageable de proposer un modèle plus complexe (par exemple celui de la figure 254.a), qui intégrerait les différentes remarques ci-dessus. Un tel modèle serait également beaucoup plus compliqué à étudier. Pour ce travail de thèse, j'ai préféré conserver le modèle simple défini au sous-chapitre (252) relativement facile à analyser et que nous pourrons utiliser au chapitre (26) pour explorer notre question spécifique.

---

[197] En fait, on pourrait réintroduire artificiellement une compétition intraspécifique globale, par exemple en exprimant C_0 ou q_i en fonction de la densité du peuplement.
[198] Nous avons évoqué au paragraphe (241.3) son importance pour les problèmes de régénération.

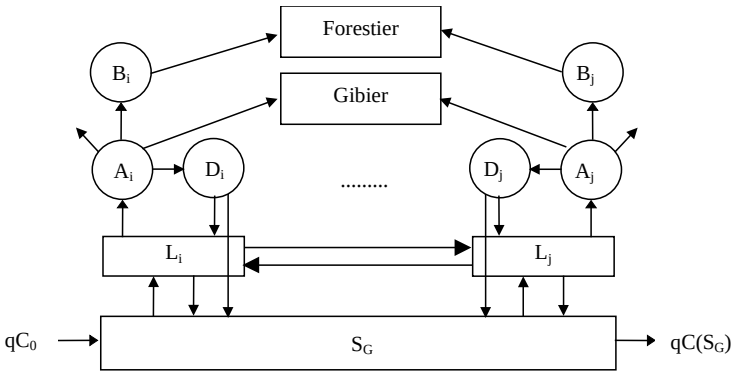


Figure 254.a : Une possibilité d'extension du modèle spatialement explicite, avec un compartiment biomasse inactive B_i, un compartiment décomposeurs D_i, et des prélèvements par le gibier et le forestier.

254.2. Sur l'expression des relations entre compartiments.

J'ai choisi de modéliser les flux entre compartiments de façon simple, souvent avec des relations linéaires, et sans expliciter la ressource du sol considérée. Dans la réalité, les échanges sont bien sûr complexes et varient suivant le type de ressource.

- Pour la fonction d'utilisation des ressources par les arbres, la loi d'action de masse $\Delta^+ N(A_i) = a_i N(A_i) C(S_G)$ ou $\Delta^+ N(A_i) = a_i N(A_i) C(L_i)$ est relativement classique, et correspond au cas de "recipient control", c'est-à-dire que l'utilisation de la ressource est contrôlée par l'utilisateur (Lotka, 1924 et Voltera, 1928 in DeAngelis *et al.*, 1975; Loreau, 1995; Grover, 1997). Cette relation est difficile à vérifier expérimentalement car on ne dispose ni de mesures de biomasse active, ni des concentrations de ressource dans le sol, mais on peut la rapprocher de l'effet taille mis en évidence sur l'accroissement en surface terrière (cf. 233.3).
  D'une certaine façon le modèle est assez sensible à la forme de cette équation qui, couplée avec le terme de mortalité, entraîne que la concentration du sol à l'équilibre prend la valeur c_i. Toutefois, d'autres formes permettent d'obtenir un comportement similaire, par exemple la forme "donor control" ($\Delta^+ N(Ai) = a_i C(S_G)$, où l'utilisation des ressources est contrôlée par le donneur) utilisée par Loreau (1996), ou la forme intermédiaire plus générale utilisée par DeAngelis *et al.* (1975).

- La perte de ressource du compartiment "biomasse active" peut provenir de différents phénomènes biologiques. Si on considère une ressource "eau", la perte aura lieu essentiellement par transpiration. Dans ce cas il est assez satisfaisant qu'elle soit proportionnelle à la biomasse active, elle même supposée proportionnelle à la biomasse foliaire. Si par contre on considère une ressource "nutriment", la perte de ressource correspond à deux phénomènes différents : d'une part l'immobilisation dans le duramen, qui correspond à la création progressive du bois qui sera récolté, et d'autre part la mortalité (des branches, des feuilles ou des racines). La forme linéaire $\Delta^- N(A_i) = b_i N(A_i)$ est une forme très générale utilisée pour les phénomènes de mortalité (von Bertalanffy, 1973 in Houllier, 1988; Grover, 1997, p.8). Par contre, le phénomène de formation du duramen est un processus relativement différent, peu étudié, pour lequel on pourrait imaginer des modèles plus complexes, par exemple de type $\Delta^- N(A_i) = b_i N(A_i)^{\alpha}$.

- Pour les échanges de ressource entre compartiments de sol, j'ai choisi des relations proportionnelles aux différences de concentration, ce qui correspond à la dynamique de diffusion passive d'une ressource dans le sol. Cette forme très classique a été utilisée par de

nombreux auteurs (Huston & DeAngelis, 1994; Grover, 1997). *A priori* elle est assez satisfaisante pour les échanges entre compartiments S_G et L_i, ou entre L_i et L_j, qui sont effectivement supposés passifs.
L'échange de ressource entre le compartiment S_G et l'extérieur est plus problématique. La forme classique $\Delta^+ N(S_G)$=q[C_0-C(S_G)] est héritée du modèle de type Chemostat (Grover, 1997, p.20), dans lequel un flux de liquide q entre dans le milieu avec une concentration C_0, et en sort à la concentration C(S_G). Pour certains phénomènes, comme la remontée d'eau depuis la nappe par capillarité, ou la diffusion d'éléments minéraux à partir de la roche mère dégradée, on peut considérer que ce modèle est encore adapté (Ferry, com. pers.), même si l'interprétation de C_0 est alors plus complexe. L'apport de ressource par la pluie ou les humus est d'une nature très différente, mais peut encore s'écrire sous cette forme. Considérons par exemple la pluie, et soit Q_{in} la quantité de pluie arrivant dans le compartiment S_G, et Q_{out} la quantité qui en sort par infiltration ou drainage latéral. En posant $q = \frac{Q_{out}}{C(S_G)}$ et $C_0 = \frac{Q_{in}}{q}$, on retrouve une forme identique pour $\Delta^+ N$. On obtient le même résultat pour les humus en notant Q_{in} la quantité de ressource apportée par l'humus et Q_{out} la quantité qui part par lessivage.

Finalement, dans tous les cas, on peut retrouver la forme proposée, à condition d'accepter que les paramètres q, C_0 et C(S_G) aient des interprétations légèrement différentes selon la ressource concernée. Il est également nécessaire de considérer un pas de temps annuel pour pouvoir négliger les variations saisonnières[199].

254.3. L'hypothèse V_i constant n'est pas satisfaisante, mais correspond à un compromis entre réalisme et simplicité.

La zone de déplétion des ressources (cf. 251.2) est intrinsèquement variable. En effet, elle correspond à un volume de sol localisé autour du système racinaire de chaque arbre, et évolue donc au cours de la vie de l'arbre lorsque celui-ci développe ou réduit son système racinaire. Elle est d'autre part sensible à la dynamique de la ressource (cf. 253.2) (Begon *et al.*, 1990; Huston & DeAngelis, 1994). Si le compartiment L_i représente effectivement cette zone de déplétion des ressources, il serait satisfaisant que son volume, V(L_i), soit variable au cours du temps. On peut par exemple imaginer modéliser son évolution (ce qui ajoute pour chaque arbre une variable et un modèle de croissance), ou plus simplement le relier à un autre compartiment déjà modélisé (dans notre modèle simple : le compartiment de biomasse active N(A_i)).

Cependant, l'introduction dans le modèle d'un volume V(L_i) variable pose à la fois des problèmes techniques et des problèmes conceptuels.
Au niveau mathématique, l'équation d'évolution de C(L_i) peut simplement se déduire de celle de N(L_i), sur laquelle est construit notre modèle, uniquement parce que V(L_i) est constant. Avec V(L_i) variable, le calcul de l'évolution de C(L_i) devient plus complexe (équation 254.b).

Equation 254.b : $$C(L_i) = \frac{N(L_i)}{V(L_i)} \quad \Rightarrow \quad \frac{dC(L_i)}{dt} = \frac{1}{V(L_i)}\frac{dN(L_i)}{dt} - \frac{N(L_i)}{V(L_i)^2}\frac{dV(L_i)}{dt}$$

[199] Et de négliger les variations climatiques annuelles.

En plus des difficultés mathématiques, le terme supplémentaire $-\frac{N(L_i)}{V(L_i)^2}\frac{dV(L_i)}{dt}$ pose un problème conceptuel, car il n'a de sens biologique que si on considère un système clos[200], ce qui *a priori* n'est pas le cas de notre compartiment L_i. Pour être cohérent avec cette nouvelle approche, il faudrait tenir compte, dans l'équation d'évolution de $N(L_i)$, des quantités de nutriment entrant et sortant du compartiment lorsque le système racinaire augmente ou que certaines racines meurent. Ceci nécessiterait une approche beaucoup plus détaillée de la dynamique de l'architecture racinaire, qui dépasse de beaucoup le cadre de ce travail.

J'ai donc décidé de conserver un volume V_i constant, et de préciser l'interprétation du compartiment L_i pour rester cohérent avec cette hypothèse. Si V_i est constant, le compartiment L_i doit correspondre à une portion fixe du sol, et ne peut plus être considéré comme la zone de déplétion des ressources de l'arbre A_i. Toutefois, pour que les équations du modèle gardent un sens, il faut conserver un lien fort entre L_i et le système racinaire de A_i. Je propose donc de définir le compartiment L_i comme l'extension potentielle maximale de la zone de déplétion des ressources de A_i. Avec cette nouvelle interprétation, V_i peut être constant, et les équations du modèle restent acceptables, bien que moins réalistes.
Notons que dans ce cas, le compartiment L_i ne peut disparaître à la mort de l'arbre A_i : c'est une zone de sol d'un volume non nul, dans laquelle d'ailleurs les autres arbres peuvent puiser des ressources pour le modèle construit au sous-chapitre (252)[201]. De plus sa concentration en nutriment à l'équilibre, en cas de mort de l'arbre A_i, ne prend pas forcement la valeur de celle du compartiment de sol global S_G (cf. 252.3), ce qui complique les calculs des états d'équilibre. D'une certaine façon, cela revient à considérer que les compartiments L_i forment une partition du sol superficiel, pour lequel on considère une dynamique spatialement explicite, contrairement au sol profond S_G considéré comme homogène. L'hypothèse V_i constant nous rapproche donc des modèles de sol complexes et spatialisés évoqués au paragraphe (254.1).

254.4. Le paramètre q_i est fortement lié à V_i.

Le paramètre q_i est le coefficient de proportionnalité entre l'accroissement de la quantité de ressource dans le compartiment L_i d'une part, et la différence de concentration entre L_i et S_G d'autre part (équations 251.b et 252.b). Si on prend comme référence un modèle de diffusion passive des ressources entre les deux compartiments, le terme q_i peut se décomposer en un terme S_i correspondant à la surface d'interface entre L_i et S_G, et un terme k de vitesse de transport de la ressource considérée (équation 254.c).

Equation 254.c : $q_i=kS_i$

- Le paramètre k est indépendant de l'arbre considéré, il dépend de la ressource et éventuellement de la texture ou de l'humidité du sol (cf. 253.2). Toutefois, sur une même station on peut le considérer comme constant.

- Le paramètre S_i, lui, est fortement lié à la géométrie de L_i. De façon générale, si k est faible la zone de déplétion des ressources sera peu épaisse, et L_i sera très découpé donc S_i sera élevé. Inversement, si k est grand la zone de déplétion des ressources sera large, donc la géométrie de L_i sera assez simple et S_i sera plus faible. A la limite, pour une sphère on peut considérer que S_i est proportionnelle à $V_i^{2/3}$.

---

[200] Il correspond à un terme de dilution de la concentration liée à l'augmentation du volume.
[201] Via les termes d'échange e_{ij}.

Finalement, le paramètre q_i est directement relié au paramètre V_i, il devra donc, comme V_i, être considéré constant ou variable selon la définition du compartiment L_i (cf. 254.3). Toutefois, contrairement au paramètre V_i, le fait que q_i soit constant ou variable ne change *a priori* rien aux états d'équilibre obtenus avec le modèle actuel, tant qu'il est indépendant des variables $N(A_i)$ et $C(L_i)$.

254.5. Le terme d'échange e_{ij} est également dépendant du choix fait pour V_i.

Le terme e_{ij} a été introduit pour représenter la compétition locale entre arbres voisins, et plus précisément le fait qu'un arbre A_i peut utiliser une partie des ressources qu'aurait également pu utiliser l'arbre A_j. La réalité biologique de cette compétition locale est complexe, et dépend en particulier des stratégies d'exploration des systèmes racinaires. Par exemple, ceux-ci peuvent être imbriqués avec ceux de leurs voisins[202], et exploiter une même zone de sol, ce qui implique que les zones de déplétion des ressources peuvent être superposées. De plus, l'utilisation locale d'une ressource put entraîner la création de gradients de concentration dans le sol, et influencer indirectement d'autres zones de déplétion des ressources adjacentes ou plus éloignées.

Pour conserver un modèle relativement simple, j'ai choisi de modéliser cette compétition locale complexe par un simple échange entre les compartiments L_i et L_j, qui ne correspond pas à un transfert réel de ressource, mais bien à une représentation simplifiée des conséquences de cette compétition. Dans le cas de la compétition pour les ressources du sol, il semble assez réaliste de considérer que l'utilisation des ressources est non hiérarchisée, ou encore que la compétition est symétrique (cf. 232.3), ce qui ne serait pas le cas pour la compétition pour la lumière. Dans ce cas, il est logique que le terme e_{ij} soit proportionnel à la différence de concentration des deux compartiments, comme les autres termes d'échange, même si celui-ci n'est pas de la même nature. Le terme de proportionnalité v_{ij} doit dépendre, comme le terme q_i (cf. 254.4), de la vitesse de transport de la ressource k. Formellement, on pourrait écrire : $v_{ij}=kSv_{ij}$, où Sv_{ij} a la dimension d'une surface d'interaction. Il ne s'agit toutefois pas d'une surface réelle, mais plutôt d'une mesure de l'intensité du voisinage entre les deux arbres considérés (et par exemple du degré d'imbrication ou de superposition des deux compartiments L_i et L_j).

Intuitivement, il semblerait souhaitable que, comme un indice de compétition, le terme d'échange e_{ij} soit variable et reflète la taille des arbres ou des systèmes racinaires[203], ce qui reviendrait à considérer que le paramètre Sv_{ij} dépend de la taille des systèmes racinaires des deux arbres.
Toutefois, comme pour le paramètre q_i, il est important de rester cohérent avec notre définition de L_i, c'est-à-dire avec le choix de fixer ou non V_i constant. Si L_i correspond effectivement à la zone de déplétion des ressources, V_i est variable et naturellement Sv_{ij} donc v_{ij} doivent rendre compte de ces variations. Par contre, si L_i est un compartiment fixe, V_i est constant et Sv_{ij} également, si bien que v_{ij} doit être constant. C'est le choix que j'ai fait dans ce modèle.

Notons que le choix v_{ij} constant entraîne que, même lorsqu'un arbre est mort, il reste des échanges e_{ij} entre son compartiment L_i et ses voisins. Ceci est tout à fait cohérent, puisque L_i est un compartiment de sol à part entière, qui bénéficie d'une dynamique locale particulière à

---

[202] L'utilisation de l'espace par les houppiers est par nature plus simple. Notre modèle de compétition pour les ressource du sol doit tenir compte des spécificités des systèmes racinaires.
[203] Avec en particulier $e_{ij}=0$ lorsqu'un des deux arbres est mort, e_{ij} faible si les arbres sont petits, et e_{ij} élevé s'ils sont gros.

cause de ses relations de voisinage, c'est-à-dire à cause de l'influence des arbres encore vivants (cf. 254.3).

Si, indépendamment de la définition de L_i, on souhaite que le terme e_{ij} représente effectivement des échanges entre arbres, il faut rompre la cohérence et imposer que v_{ij} dépend de la biomasse racinaire. On peut par exemple supposer que v_{ij} est proportionnel à $N(A_i)$ et $N(A_j)$ (équation 254.d). Cette hypothèse n'est pas sans conséquence sur la dynamique du modèle : dans ce cas particulier la valeur d'équilibre de $N(A_i)$ s'écrit selon l'équation (254.e), ce qui définit une condition de survie indépendante du voisinage identique à celle du sous-chapitre (251). Toutefois, on peut retrouver une condition de survie similaire à celle présentée au paragraphe (252.4) à condition de supposer que les arbres trop faibles meurent, c'est-à-dire d'imposer une valeur minimale[204] à $N^*(A_i)$.

Equation 254.d : $e_{ij} = w_{ij}N(A_i)N(A_j)[C(L_j)-C(L_i)]$

Equation 254.e : $$N^*(A_i) = \frac{q_i[C^*(S_G) - c_i]}{a_i c_i - \sum_j w_{ij}[C^*(L_j) - c_i]N^*(A_j)}$$

Notons enfin qu'il existe de nombreuses autres possibilités pour modéliser une compétition locale pour les ressources du sol. Une solution classique consiste par exemple à autoriser les arbres à puiser de la ressource dans les compartiments L_j des arbres voisins. Dans ce cas, les compartiments L_i n'ont plus vraiment de raisons d'être reliés à un arbre particulier, mais constituent une partition du sol, ce qui nous rapproche à nouveau des modèles de sol complexes et spatialisés évoqués au paragraphe (254.1).

254.6. Choisir a_i, b_i et c_i constant par espèce revient à négliger en partie la compétition intraspécifique.

Pour un peuplement mélangé, on peut considérer que la variabilité entre les paramètres c_i au sein d'une même espèce est faible devant la variabilité entre espèces, et donc faire, comme au paragraphe (253.4), l'hypothèse que les paramètres a_i, b_i et c_i ne dépendent que de l'espèce. Dans ce cas, les termes d'échange e_{ij} entre deux arbres de même espèce s'annulent à l'équilibre, puisque les valeurs d'équilibre $C^*(L_i)$ sont égales à c_i. Cette hypothèse revient donc à supposer que la compétition intraspécifique est négligeable devant la compétition interspécifique.

- La conséquence de cette hypothèse est plus visible sur un peuplement monospécifique. Considérons un tel peuplement avec, pour tous les arbres, le même coefficient $c_i=c_1$. Comme à l'équilibre les échanges de ressource sont nuls, on se retrouve dans le cas du sous-chapitre (251) avec un modèle non spatialement explicite. Tous les arbres ayant le même paramètre c_i, la survie correspond à un comportement de tout ou rien, c'est-à-dire que soit tous les arbres survivent (si $c_1<C_0$) sans aucune mortalité, soit tous meurent (si $c_1>C_0$). La variabilité individuelle des paramètres a_i, b_i et c_i permettait de modéliser la mortalité des arbres moins compétitifs.
  De plus, dans ce modèle simplifié tous les arbres ont, à l'équilibre, la même biomasse active (équation 254.f), alors qu'avec des paramètres a_i, b_i et c_i légèrement variables on aurait obtenu des valeurs différentes et par exemple retrouvé une forme de hiérarchie

[204] Nous verrons au paragraphe (261.5) que pour les simulations nous sommes de fait obligés d'imposer une biomasse minimale.

sociale. On retrouve toutefois la persistance d'une forme de compétition intraspécifique globale, à l'échelle du peuplement, dans le niveau d'équilibre de la biomasse active, qui est d'autant plus faible que le nombre d'arbres est élevé[205].
Ce modèle monospécifique simplifié semble donc peu réaliste, toutefois, il pourrait rendre compte du comportement particulier observé dans certaines plantations d'arbres génétiquement proches.

Equation 254.f : $$N^*(A_i) = \frac{q(C_0 - c_1)q_1}{b_1(q + Nq_1)}$$

- Dans un peuplement mélangé, ces conséquences sont atténuées par la présence de l'espèce moins compétitive, qui va avoir une survie variable à cause de son environnement, et va également être la source d'une variabilité des valeurs d'équilibre de $N^*(A_i)$ pour les arbres d'espèce e_1 (équation 254.g). Toutefois, même dans un peuplement mélangé le problème évoqué pour un peuplement monospécifique se retrouve dès qu'un arbre a tous ses voisins de la même espèce.

Equation 254.g :

pour e_1, $$N^*(A_i) = \frac{q_1 + \sum v_{ij}}{a_1 c_1} \cdot \frac{q_1[C^*(S_G) - c_1] + vN_{i.2V}(c_2 - c_1) + vN_{i.2M}(\overline{C}_2^{bary} - c_1)}{q_1 + v(N_{i.1} + N_{i.2V} + N_{i.2M})}$$

Finalement, on voit que le modèle est très sensible à la variabilité des paramètres a_i, b_i et c_i. L'hypothèse que a_i, b_i et c_i ne dépendent que de l'espèce est à utiliser avec précaution, parce qu'elle revient à négliger la compétition intraspécifique locale. Elle pourra être utilisée lorsque l'objectif est d'étudier uniquement une compétition interspécifique relativement importante, comme c'est le cas pour notre question spécifique (cf. 242.2), mais pas lorsqu'on souhaite tenir compte de la compétition intraspécifique.

Notons enfin que le coefficient q_i pourrait être une autre source de variabilité individuelle plus liée à la fertilité locale du site. On retrouve en fait la difficulté à séparer, dans la variabilité de la croissance, la part due à la diversité génétique et celle due à une hétérogénéité locale de la fertilité (cf. 211.2).

254.7. Et pourquoi pas la lumière ?

La compétition pour la lumière joue un rôle très important dans la croissance des arbres en général, et dans la dynamique du mélange chêne et hêtre en particulier (cf. 241.4). Pour différentes raisons (cf. 251.1), j'ai choisi dans cette partie II de m'intéresser plutôt à la compétition pour les ressources du sol, et de construire des modèles adaptés à cette compétition. Dans ce paragraphe, je propose quelques réflexions sur les possibilités d'adapter ces modèles à la compétition pour la lumière.

Notre modèle, dans sa forme actuelle, n'est pas adapté à la ressource lumière, qui est intrinsèquement différente des ressources du sol (voir Grover, 1997, p.207 pour une synthèse sur ses spécificités), et pour laquelle en particulier (i) la compétition est asymétrique (cf. 232.3) ; (ii) la distribution verticale est hétérogène ; (iii) les notions de bilan de matière et de concentration n'ont pas de sens.

[205] Nous avons vu au paragraphe (254.1) que cela était la conséquence directe de l'existence du compartiment S_G.

Plusieurs auteurs ont proposé des modèles théoriques simples pour représenter la compétition pour la lumière. Begon *et al.* (1990, p.83) proposent une définition adaptée des zones de déplétion des ressources. Tilman (1985) et Reynolds & Pacala (1993) (in Grover, 1997, p.208), en ignorant l'hétérogénéité verticale de la lumière, obtiennent un modèle formellement très proche de celui utilisé au chapitre (234). D'autres modèles tiennent compte de cette hétérogénéité verticale en explicitant les valeurs de l'intensité lumineuse I(z), par exemple à partir de la loi de Beer Lambert (Cannell & Grace, 1993 ; Grover, 1997, p.214). On peut rapprocher ces modèles du formalisme utilisé au sous-chapitre (251), en considérant que le compartiment L_i représente l'espace autour du houppier, caractérisé par son intensité lumineuse locale $I(L_i)$: (figure 254.h). On peut alors écrire l'équation de croissance de A_i sous une forme similaire à celle utilisée précédemment (équation 254.i).

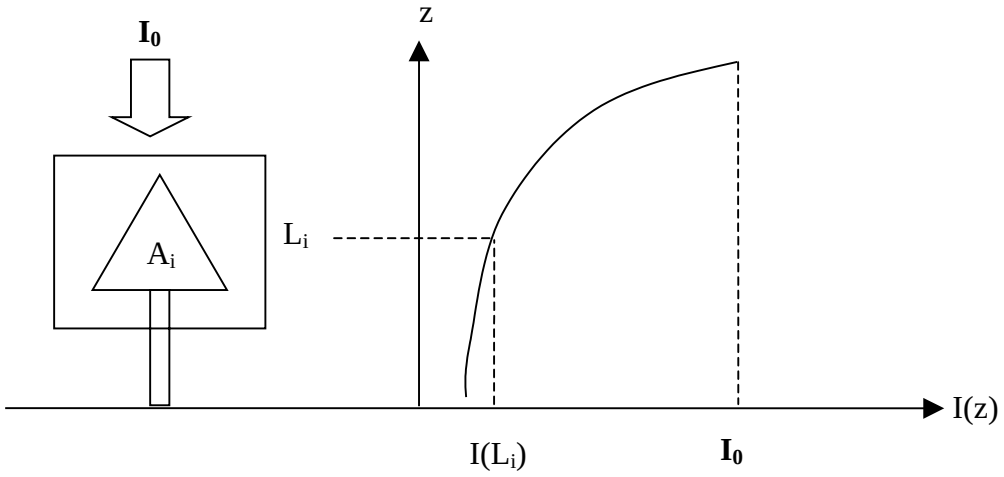


Figure 254.h : Un modèle de compétition pour la lumière formellement proche du modèle construit au sous-chapitre (251).

Equation 254.i : $$\frac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)[I(L_i) - c_i]$$

Pour un tel modèle, l'intensité lumineuse $I(L_i)$ doit être calculée en fonction de l'ombre portée par les voisins. Si on utilise un modèle moyen de type Beer Lambert, on se retrouve avec un modèle non spatialement explicite proche du modèle du sous-chapitre (251). Par contre le formalisme utilisé pour les nutriments au sous-chapitre (252) permet ici encore d'expliciter les relations de voisinage en calculant $I(L_i)$ en fonction de paramètres v_{ij} (équation 254.j). En adaptant la forme de la fonction f, on peut en particulier retrouver des modèles classiques de calcul d'ombre portée (par exemple Courbaud, 1997)

Equation 254.j : $I(L_i) = I_0 f(v_{ij} N(A_i)\ ;\ j = 1..N)$

Finalement, la compétition pour la lumière a des spécificités fortes, pour lesquelles les modèles construits aux sous-chapitres (251) et (252) ne sont pas adaptés. Les résultats obtenus avec nos modèles ne sauraient donc être directement généralisés. Toutefois, le formalisme utilisé pour ces modèles pourrait également être utilisé pour construire des modèles spécifiques de compétition pour la lumière, et en particulier pour obtenir des modèles spatialement explicites plus simples que les modèles d'ombre portée. Notons enfin que ce formalisme est également un bon outil pour coupler la compétition pour les ressources du sol à celle pour la lumière (Huston & DeAngelis, 1994, p.963; Grover, 1997, p.210).

255. Bilan.

Dans ce chapitre, j'ai proposé un modèle théorique, spatialement explicite, de compétition pour une ressource du sol. Ce modèle, bien adapté à notre question spécifique, a permis d'exprimer une condition de survie des arbres moins compétitifs en fonction de la structure spatiale locale du peuplement. Cette condition de survie, simplifiée dans le cas d'un mélange bispécifique, nous servira au chapitre (26) pour donner quelques éléments de réponse à notre question spécifique.

Avant d'utiliser ce modèle en simulation, il me semble important d'insister sur ses limites.

- Nous avons vu au paragraphe (235.1) qu'on pouvait construire des modèles théoriques soit très réalistes mais complexes, soit généraux mais simples. Dans cette thèse, j'ai choisi de construire des modèles très simples qui sont des outils de réflexions, et ne prétendent pas pouvoir prédire la réalité complexe. Cette simplicité est à la fois une limite (par le manque de réalisme) et une force (par la généralité) de ces modèles, qu'il faut garder à l'esprit lors de leur utilisation.
  Le principe de parcimonie peut nous aider à résister à la tentation du complexe, c'est-à-dire à la tentation d'ajouter des compartiments ou des relations, qui risquent de n'augmenter que de peu le réalisme du modèle mais de rendre son utilisation beaucoup plus difficile (cf. 254.1).

- Nous avons vu au sous-chapitre (254) que le comportement du modèle pouvait être très sensible à certaines hypothèses de simplification ou à certains paramètres. Il est donc nécessaire de garder une distance par rapport aux résultats de ces modèles, et d'essayer autant que possible d'estimer la validité des hypothèses ou de mesurer des paramètres. Dans tous les cas, la comparaison au réel est indispensable.

- Nous avons de nouveau été confrontés au problème du manque de données. Si ces dernières sont moins indispensables que pour un modèle dendrométrique lors de la création du modèle, elles sont néanmoins nécessaires pour son évaluation ou son utilisation en simulation.
  Pour notre modèle, des données précises sur le houppier, l'aubier, et le système racinaire seraient nécessaires pour préciser la notion de biomasse active ; des données de concentration des ressources dans le sol pour calculer les paramètres des équations de croissance ; et enfin des données d'architecture racinaire pour préciser les notions de voisinage. L'investissement dans la description du compartiment sol semble donc indispensable.

26. La structure spatiale peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive?

260. Introduction.

Nous avons construit, au chapitre (25), un modèle théorique spatialement explicite de compétition pour une ressource du sol, qui nous a permis d'exprimer une condition de survie, pour une espèce moins compétitive en mélange, en fonction de la structure spatiale locale.

L'objectif de ce chapitre est d'utiliser ce modèle en simulation pour explorer comment la structure spatiale d'un peuplement mélangé peut favoriser la survie de l'espèce moins compétitive. J'ai choisi pour cela le cas particulier du mélange bispécifique décrit au paragraphe (253.4). Ce travail a été réalisé en collaboration avec M. Loreau.

Avant d'utiliser le modèle en simulation, nous préciserons dans le sous-chapitre (261) les paramètres retenus. Dans une première série de simulations (sous-chapitre 262) nous testerons l'influence des différents paramètres sur les résultats de survie. Nous verrons ensuite (sous-chapitre 263) comment, à l'inverse, la dynamique du modèle fait évoluer la structure du peuplement, puis au sous-chapitre (264) nous étudierons plus spécifiquement le rôle des agrégats.

261. Quels paramètres pour les simulations dans le cas bispécifique ?

Dans ce sous-chapitre préliminaire, nous allons préciser les valeurs des différents paramètres qui seront utilisées pour les simulations du modèle théorique construit au chapitre (25).

261.1. Conditions générales des simulations.

Nous avons élaboré, au sous-chapitre (242.2), notre question spécifique sur l'exemple du mélange chêne et hêtre. Toutefois il n'y a pas, ni sur ce mélange ni sur un autre, de données disponibles pour étudier le comportement du modèle sur un cas réel, et plus particulièrement l'effet de la structure sur la survie de l'espèce moins compétitive. Il faudrait pour cela des données de concentration de ressource dans le sol et d'architecture racinaire dont les mesures sont trop coûteuses pour être envisagées à grande échelle. En outre, la question spécifique qui nous intéresse est très générale, et sans doute est-il intéressant de garder une certaine distance par rapport au réel pour conserver, dans un premier temps, cette généralité (cf. 235.1).

J'ai donc choisi d'effectuer des simulations, avec la version bispécifique du modèle construite au paragraphe (253.4), sur des peuplements virtuels et des paramètres définis de façon relativement arbitraire. On peut en particulier utiliser le fait que les unités ne sont pas précisées dans le modèle pour garder une certaine marge de liberté sur les valeurs numériques.

- Ainsi, j'ai pris arbitrairement un volume V_i=1, ce qui signifie que l'unité de volume correspond au volume moyen des zones de déplétion des ressources dans un peuplement[206]. Le volume V du compartiment de sol est très grand devant V_i, je l'ai fixé arbitrairement à 10 fois le nombre d'arbres simulés.

- J'ai également posé q_i=1, ce qui signifie d'après l'équation (251.d) que l'ensemble de la ressource présente dans le compartiment L_i peut se renouveler en une unité de temps. Selon que l'on considère une ressource très ou peu mobile, l'unité de temps sera donc courte (par exemple une journée) ou longue (par exemple un an). Pour fixer les idées, on pourra dans un premier temps considérer que, pour une ressource à mobilité moyenne, 10 unités de temps correspondent à une année. Nous y reviendrons au sous-chapitre (262).

- J'ai de plus considéré que le compartiment de sol présentait une surface d'échange avec l'extérieur de l'ordre du double de la somme des surfaces d'échange des compartiments L_i, ce qui permet d'estimer q par le double du nombre d'arbres simulés.

- J'ai choisi de prendre C_0 de l'ordre de 10, ce qui permet de fixer l'unité de mesure de la quantité de ressource. Par rapport à cette valeur, j'ai fixé arbitrairement pour l'espèce compétitive c_1=4 et pour l'espèce peu compétitive c_2=8.

- Le choix de la valeur du paramètre a_i est plus délicat. D'après l'équation (251.c), a_i est directement relié à l'accroissement de la quantité de ressource du compartiment A_i par unité de temps, il devrait donc prendre des valeurs différentes selon l'unité de temps utilisée. Or pour les simulations l'unité de temps n'est pas fixée, puisqu'en posant q_i=1 j'ai supposé qu'elle varie selon la ressource considérée. Finalement, j'ai utilisé pour les simulations la valeur a_1=a_2=0.05, qui pour une espèce peu compétitive (c_i=8) et un sol

[206] L'ordre de grandeur du m^3 ne paraît pas aberrant.

riche (C_0=10) correspond à une augmentation de biomasse du compartiment A_i maximale[207] de 10% par unité de temps[208].

261.2. J'ai choisi d'utiliser le voisinage V1(R) pour des distances de 10 et 20 m.

Pour modéliser les relations entre arbres, je propose d'utiliser dans un premier temps le voisinage V1(R) défini au paragraphe (253.3), pour des rayons d'interaction correspondant respectivement à un voisinage immédiat[209] qui pourrait correspondre à une stratégie d'exploration latérale réduite, et à un voisinage plus large qui pourrait correspondre à une stratégie d'exploration latérale importante. Pour un peuplement de 200 arbres/ha (C'est une densité classique pour des peuplements assez âgés, que nous utiliserons dans nos simulations), le voisinage immédiat correspond environ à un rayon de 10 m, et on pourra utiliser un rayon de 20 m pour le voisinage plus large (24 voisins environ).

Dans un deuxième temps, on pourra utiliser le voisinage dynamique de type V2(n) (cf. 253.3) en prenant un voisinage immédiat de 6 voisins qui correspond en moyenne aux arbres en contact direct.

Je propose également de considérer que la compétition totale qui s'exerce sur un arbre équivaut à une surface de contact de l'ordre de la moitié de la surface qui reçoit la ressource du compartiment S_G. Dans ce cas, selon le nombre moyen de voisins et donc selon le voisinage on peut préciser les valeurs de v en fonction de q_i (tableau 261.a).

Type de voisinage	valeur de v
V1 : 10 m	$6\ v = 0.5\ q_i$ soit $v = 1/12$
V1 : 20 m	$24\ v = 0.5\ q_i$ soit $v = 1/48$
6 plus proches voisins	$6\ v = 0.5\ q_i$ soit $v = 1/12$

Tableau 261.a : calcul de v pour les différents types de voisinage.

261.3. Pour faciliter les comparaisons entre simulations, je propose de définir 3 niveaux de contrainte de compétition.

Selon les valeurs des différents paramètres qui caractérisent le site et la ressource, la condition de survie (équation 252.i) prend des valeurs différentes. Nous avons vu au paragraphe (253.4) que, dans le cas du mélange de deux espèces, la condition de survie de l'espèce la moins compétitive e_2 pouvait s'exprimer de façon simplifiée (équation 253.f) en définissant un nombre maximal de voisins de l'espèce la plus compétitive e_1 (et de voisins d'espèce e_2 déjà morts) tolérés par un arbre d'espèce e_2.

De façon à pouvoir comparer, en terme de condition de survie pour l'espèce e_2, différents cas de figure, je propose de définir 3 niveaux de contrainte en fonction du nombre maximal de compétiteur, N_{max}, qu'un arbre de l'espèce e_2 peut tolérer sans disparaître. La contrainte est dite faible si N_{max} est de l'ordre du nombre moyen de voisins dans le voisinage considéré, car dans ce cas la condition de survie sera presque toujours vérifiée. Elle est forte pour N_{max} de l'ordre de 1/6 du nombre moyen de voisins (la condition de survie sera rarement vérifiée), et

[207] Hors compétition, et en supposant que le compartiment S_G est à la concentration C_0.
[208] Cette valeur semble acceptable pour des unités de temps assez grandes, de l'ordre du mois ou de l'année (c'est à dire des ressources peu mobiles), mais n'est pas satisfaisante pour une unité de temps plus faible, c'est à dire des ressources très mobiles.
[209] C'est à dire en moyenne les 6 plus proches voisins (cf. 253.3).

enfin elle est intermédiaire pour N_{max} de l'ordre de la moitié du nombre moyen de voisins dans le voisinage. Le tableau (261.b) résume les valeurs de N_{max} correspondant aux 3 niveaux de contrainte calculés pour les différents voisinages.

	contrainte forte	contrainte faible	contrainte intermédiaire
V1 : 10 m	$N_{max} = 1$	$N_{max} = 6$	$N_{max} = 3$
V1 : 20 m	$N_{max} = 4$	$N_{max} = 24$	$N_{max} = 12$
V2 : 6 voisins	$N_{max} = 1$	$N_{max} = 6$	$N_{max} = 3$

Tableau 261.b : Valeurs de N_{max} pour les 3 niveaux de contrainte dans les différents voisinages.

L'équation (253.f) permet de calculer la valeur de $C^*(S_G)$ nécessaire pour obtenir une valeur donnée de N_{max} (équation 261.c). En explicitant $C^*(S_G)$ à l'aide de l'équation (252.f), on peut sur des cas particuliers calculer une valeur approchée[210] du paramètre C_0 permettant d'obtenir chaque niveau de contrainte (tableau 251.d). Nous utiliserons ces valeurs dans les simulations.

Equation 261.c : $$N_{\max} = \frac{q_i}{v}\frac{C^*(S_G)-c_2}{c_2-c_1} \quad \Rightarrow \quad C^*(S_G) = c_2 + \frac{v}{q_i}(c_2-c_1)N_{\max}$$

	contrainte forte		contrainte faible		contrainte intermédiaire	
V1 : 10 m	N_{max}=1	C_0=9.4	N_{max}=6	C_0=12	N_{max}=3	C_0=10.4
V1 : 20 m	N_{max}=4	C_0=9.4	N_{max}=24	C_0=12	N_{max}=12	C_0=10.4
V2 : 6 voisins	N_{max}=1	C_0=9.4	N_{max}=6	C_0=12	N_{max}=3	C_0=10.4

Tableau 261.d : Calcul de C_0 pour les 3 niveaux de contrainte et les différents types de voisinage.

261.4. Pour les simulations, j'ai implémenté le modèle sous forme discrétisée.

Pour simuler l'évolution d'un peuplement avec notre modèle bispécifique, il est nécessaire de l'implémenter dans une routine informatique, et donc d'utiliser une forme discrétisée, ce qui se fait de façon classique en remplaçant les dérivées par des accroissements (équation 261.e).

Equation 261.e : $$\begin{cases} \dfrac{\Delta N(A_i)}{\Delta t} = a_i N(A_i)\left[C(L_i)-c_i\right] \\ \dfrac{\Delta C(L_i)}{\Delta t} = \dfrac{q_i}{V_i}[C(S_G)-C(L_i)] - \dfrac{a_i}{V_i}N(A_i)C(L_i) + \sum_{j\neq i}\dfrac{v_{ij}}{V_i}[C(L_j)-C(L_i)] \\ \dfrac{\Delta C(S_G)}{\Delta t} = \dfrac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \sum_i \dfrac{q_i}{V}\left[C(S_G)-C(L_i)\right] \end{cases}$$

La discrétisation des équations peut de façon générale introduire des artefacts dans les calculs. Certains artefacts peuvent être évités en utilisant une valeur suffisamment faible du pas de

[210] Dans l'équation (252.f), j'ai considéré que, pour une contrainte forte on pouvait négliger les arbres d'espèce e_2 survivants, pour une contrainte faible tous survivaient, et pour une contrainte intermédiaire seule la moitié survivait. Il suffit alors d'utiliser les valeurs de q et q_i choisies au paragraphe (261.1), et de remplacer les valeurs $C^*(L_i)$ par c_i pour les arbres survivants, et par $C^*(S_G)$ pour les autres, pour obtenir une expression approchée de C_0 en fonction de $C^*(S_G)$.

calcul Δt (figure 261.f). En contrepartie, plus Δt est petit plus le temps de calcul total augmente. Pour ces simulations, j'ai donc testé plusieurs valeurs de Δt, et j'ai conservé la valeur Δt=0.1, qui, sans trop ralentir les calculs, semble éviter certains artefacts triviaux rencontrés par exemple avec Δt=0.5. Selon la ressource considérée, et donc l'unité de temps choisie, ce pas de temps pourrait donc correspondre à une durée de quelques heures, quelques jours ou quelques semaines (cf. 261.1).

Notons que cette discrétisation est uniquement un outil pour le calcul numérique de l'évolution du système dynamique considéré. Elle ne correspond donc en aucun cas à une prise en compte des problèmes de saisonalité de la croissance, qui nécessiterait l'écriture d'un autre type de modèle[211].

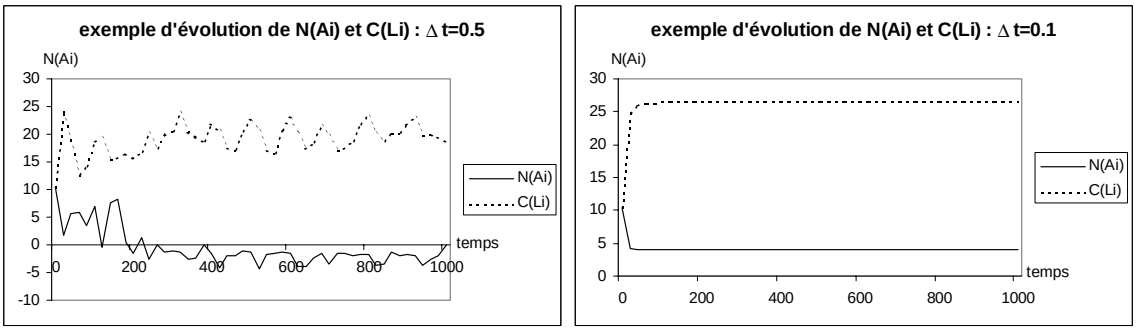


Figure 261.f : Illustration d'un artefact de discrétisation dû à une valeur de Δt trop grande (arbre 65 du peuplement P4) : avec un pas de temps de 0.5, certaines variables du modèle ont, lors des simulations, un comportement oscillant et prennent des valeurs négatives impossibles. Pour un pas de temps de 0.1, et pour les mêmes paramètres de calcul, le comportement des simulations est correct.

Pour le calcul du nombre de voisins dans les voisinages de type V1(R), la correction des effets de bord a été réalisée sur le même principe que pour la fonction de Ripley (cf. 122.4). Les valeurs initiales de $C(S_G)$, $N(A_i)$ et $C(L_i)$ ont été fixées arbitrairement à C_0, ce qui signifie entre autres que le stock initial dans l'arbre est du même ordre que la quantité de ressource disponible par unité de temps[212].
Le programme, implémenté en langage C, est disponible en annexe (D7).

261.5. Il faut ajouter au modèle un seuil de mortalité.

Avec le modèle actuel, on ne peut obtenir de mortalité en simulation. En effet, l'état d'équilibre n'est jamais atteint dans nos simulations numériques (il s'agit d'une limite vers laquelle le système converge), si bien que les arbres dont l'état d'équilibre est la disparition ($N^*(A_i)=0$) risquent de survivre éternellement dans les simulations avec des biomasses très faibles, ce qui pose un problème technique pour identifier les arbres qui ne doivent pas survivre à l'équilibre. De plus, dans la réalité, une telle survie n'est pas possible et différentes causes de mortalité (maladie, parasites, chablis : cf. 232.4) assurent la disparition des individus les plus faibles.

[211] L'utilisation d'équations différentielles implique *de facto* qu'on ne tient pas compte des problèmes de saisonalité, et donc qu'on se place à une échelle de temps au moins égale de l'année.
[212] Cette valeur initiale n'est pas vraiment satisfaisante, et devrait en particulier dépendre de l'échelle de temps retenue et de l'âge du peuplement à l'instant initial. Le comportement initial du modèle ne sera donc pas forcément fiable.

Pour rétablir un phénomène de mortalité dans les simulations, j'ai choisi de fixer un seuil de mortalité S_M pour $N^*(A_i)$, en dessous duquel la survie n'est pas possible. Lorsque les arbres atteignent une biomasse inférieure à ce seuil, $N(A_i)$ est fixé immédiatement à 0. La dynamique du système assure alors la stabilisation de la concentration du compartiment L_i à la valeur C_i^{bary}.

Le choix de ce seuil S_M est assez délicat, et le comportement des simulations risque d'y être assez sensible. Dans un premier temps, j'ai fixé arbitrairement S_M=0.5, ce qui revient à faire mourir les arbres dont la biomasse active atteint environ 1/20ème de la biomasse initiale. Je discuterai au paragraphe (262.4) des problèmes posés par le choix de S_M.

262. Comment la structure spatiale du peuplement influence-t-elle l'évolution du mélange?

Dans ce sous-chapitre, nous allons simuler, à l'aide du modèle théorique du sous-chapitre (252), l'évolution de peuplements virtuels de différentes structures, afin d'étudier comment la structure spatiale du peuplement peut influencer l'évolution du mélange, et en particulier la survie de l'espèce la moins compétitive.

262.1. La condition de survie en mélange de l'espèce la moins compétitive est directement reliée à la structure spatiale du peuplement, et en particulier aux fonctions intertypes.

Nous avons vu au paragraphe (253.3) que, dans le cas d'un mélange de deux espèces, la condition de survie de l'espèce la moins compétitive (équation 253.e) pouvait s'exprimer en fonction des variables $N_{i.1}$ et $N_{i.2M}$. L'équation (262.a) reprend la version simplifiée (équation 253.f) que nous allons utiliser dans ce sous-chapitre.

Equation 262.a :

$$\begin{cases} (N_{i.1} + N_{i.2M}) < N_{\max} = \dfrac{q_i}{v}\dfrac{C^*(S_G) - c_2}{c_2 - c_1} \quad \Rightarrow \text{ survie de } A_i \text{ d'espèce } e_2 \\ \text{survie de } A_i \text{ d'espèce } e_2 \quad \Rightarrow \quad N_{i.1} < N_{\max} = \dfrac{q_i}{v}\dfrac{C^*(S_G) - c_2}{c_2 - c_1} \end{cases}$$

Nous avons vu au paragraphe (233.5) que, au moins pour les voisinages V1(R), ces variables $N_{i.1}$ et $N_{i.2M}$ sont directement reliées aux fonctions intertypes : $N_{i.1}$ peut être considérée comme une version individuelle de la fonction intertype entre les arbres d'espèce e_2 et les arbres d'espèce e_1 ; et $N_{i.2M}$ comme une version individuelle de la fonction intertype entre les arbres d'espèce e_2 vivants et les arbres d'espèce e_2 morts. L'équation (262.b) donne les relations entre les valeurs moyennes de $N_{i.1}$ et $N_{i.2M}$ et les fonctions intertypes définies au sous-chapitre (221). R est le rayon du voisinage choisi, ici 10 ou 20 m.

Equation 262.b : $\overline{N_{i.1}} = \lambda_1 K_{2.1}(R)$ et $\overline{N_{i.2M}} = \lambda_{2M} K_{2V.2M}(R)$

Pour une même densité d'arbres des deux espèces, et quelles que soient les structures marginales, la condition de survie a donc d'autant plus de chances d'être vérifiée que $K_{2.1}(R)$ est faible, c'est-à-dire qu'il y a répulsion interspécifique, au moins aux distances correspondant au voisinage du calcul de la compétition.
On peut donc s'attendre à ce que le nombre d'arbres vérifiant la condition de survie, ainsi que l'évolution des peuplements, dépendent fortement de la structure du mélange. C'est ce que nous allons préciser dans les chapitres qui suivent, en comparant le comportement du modèle sur 5 peuplements de structures très variées.

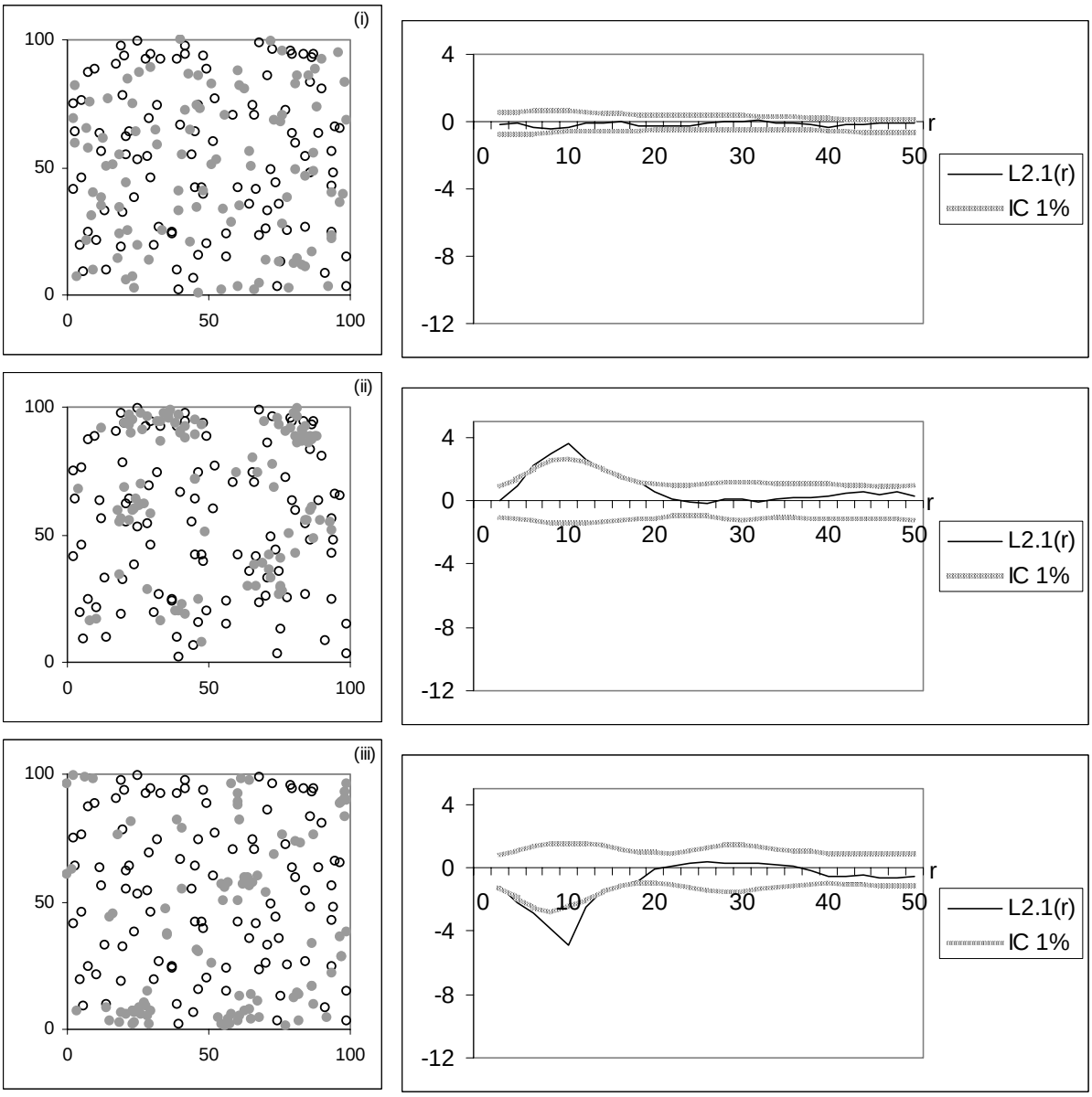
262.2. J'ai créé 5 peuplements virtuels de structures très variées pour comparer le comportement du modèle.

Sur une placette virtuelle de 1ha, j'ai simulé 5 peuplements de 200 arbres (100 arbres d'espèce e_1, et 100 arbres d'espèce e_2 supposée moins compétitive) avec les routines décrites au sous-chapitre (213), de façon à représenter à la fois une diversité de structures marginales

pour les deux espèces (semis de Poisson ou semis agrégé) et une diversité dans la structure du mélange (indépendance, attraction, répulsion). Le tableau (262.c) récapitule les caractéristiques des 5 peuplements, qui sont présentés en figure (262.d) avec la fonction intertype $L_{2.1}(r)$ correspondante.
Les peuplements agrégés de l'espèce e_1 (peuplements P4 et P5) ont été simulés avec un processus de Neyman-Scott de 10 agrégats de 10 arbres (cf. 113.4). Pour obtenir les structures spatiales du mélange choisies dans les peuplements P2, P3 et P5, le semis de l'espèce e_2 a été simulé avec un processus de Gibbs généralisé (cf. 213.4), les arbres de l'espèce e_1 étant supposés fixes. Les fonctions de coût correspondantes sont précisées dans la figure (262.e).

Peuplement	structure espèce e_1	structure espèce e_2	structure du mélange
P1	Poisson	Poisson	indépendance
P2	Poisson		attraction interspécifique
P3	Poisson		répulsion interspécifique
P4	Agrégée	Poisson	indépendance
P5	Agrégée		répulsion interspécifique

Tableau 262.c : Caractéristiques structurelles des 5 peuplements virtuels simulés.



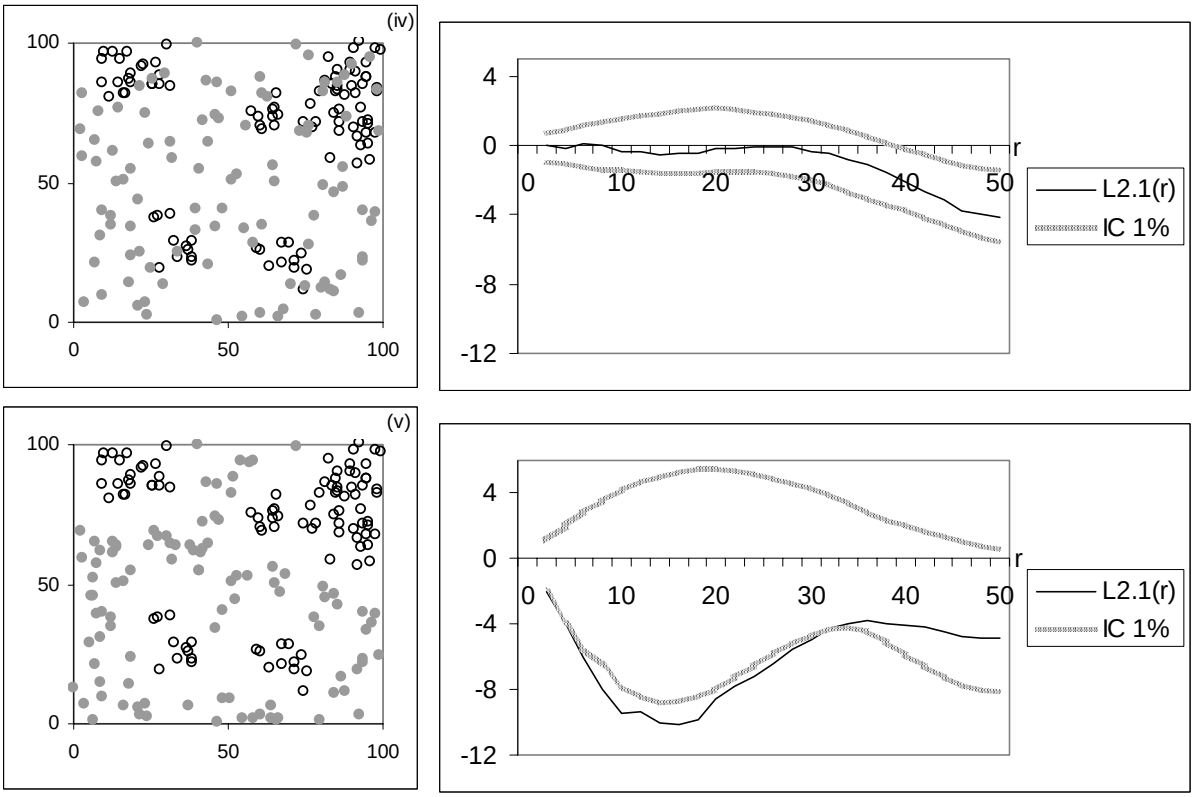


Figure 262.d : Carte des 5 peuplements virtuels simulés (l'espèce la plus compétitive, e_1, est en blanc, et l'espèce la moins compétitive, e_2, est en gris) et fonction intertype correspondante. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations.

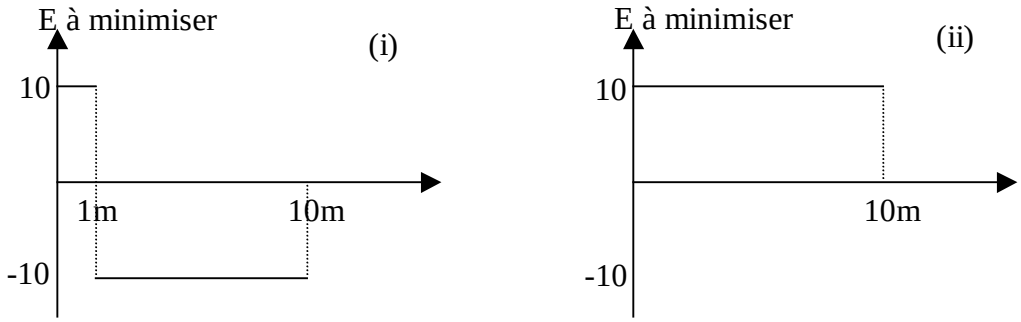


Figure 262.e : Fonctions de coût des processus de Gibbs utilisés pour simuler (i) l'attraction et (ii) la répulsion interspécifique entre les espèces e_2 et e_1 dans les peuplements P2, P3 et P5.

Le peuplement P1, avec des structures marginales aléatoires et indépendantes, peut correspondre à l'hypothèse nulle de structure spatiale pour un peuplement mélangé. Le peuplement P2 correspond au cas où l'espèce e_2 s'installerait plus facilement près de l'espèce e_1[213]. Le peuplement P3 correspond au cas plus fréquent où l'installation de l'espèce moins compétitive (ou sa survie dans le jeune âge) se fait à distance de l'espèce e_1. Pour les peuplements P4 et P5, la structure agrégée de l'espèce e_1 illustre un cas de figure assez fréquent, qui pourrait correspondre soit à un mode de régénération spécifique, soit à l'effet d'un traitement sylvicole préalable par tache ou en faveur de l'espèce e_2. Selon la sensibilité de l'espèce e_2 lors de son installation, et la sylviculture dans le jeune âge du peuplement, on peut rencontrer des cas d'indépendance (peuplement P4) ou de répulsion interspécifique (peuplement P5).

[213] Ce qui peut correspondre par exemple à un effet positif de l'espèce e1 sur la station, assez classique dans les phénomènes de succession. Ainsi, dans une tourbière le bouleau s'installe d'abord, assèche le sol et permet ensuite à l'épicéa de s'installer. (Gégout, com. pers.)

262.3. Les simulations convergent vers un état d'équilibre empirique légèrement différent de l'état d'équilibre stable théorique.

Sur les 5 peuplements virtuels construits au paragraphe (262.2), de structures spatiales très différentes, j'ai simulé la croissance individuelle pendant 10000 itérations avec le modèle discrétisé présenté au sous-chapitre (261). Pour cette première série de simulations, j'ai utilisé un voisinage de type V1(R) avec R=10 m (cf. 253.3), et le paramètre C_0=10.4 qui correspond à une contrainte de compétition intermédiaire (cf. 261.4).

- Au cours des itérations successives, la biomasse active des arbres $N(A_i)$ converge bien vers une valeur stable, que j'appellerai l'état d'équilibre empirique. Pour les arbres de l'espèce e_1, cette valeur est toujours strictement positive. Pour les arbres de l'espèce e_2, selon que la compétition locale est assez faible ou trop forte, les arbres atteignent un état d'équilibre avec une biomasse positive, ou bien passent sous le seuil de mortalité et meurent. La figure (262.f) illustre l'évolution de trois arbres du peuplement P1 pendant la simulation.

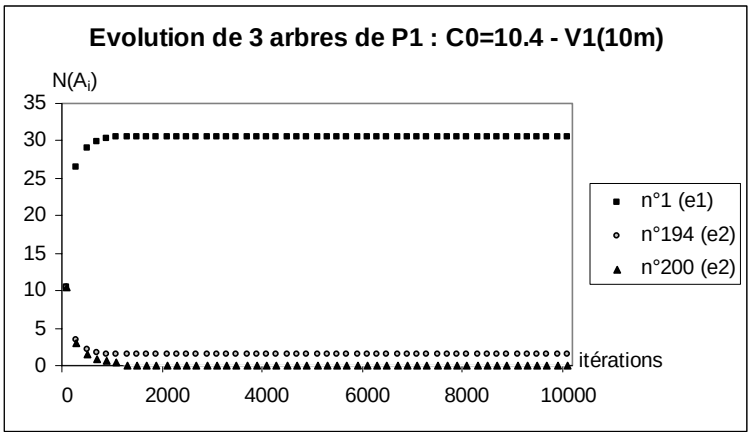


Figure 262.f : Exemple de l'évolution de la biomasse active de trois arbres du peuplement P1 : un arbre d'espèce e_1, un arbre d'espèce e_2 survivant et un arbre d'espèce e_2 éliminé par la compétition.

- A l'échelle du peuplement, cette évolution se traduit par la diminution progressive du nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants. La figure (262.g) illustre ce phénomène pour les 5 peuplements virtuels. Les courbes semblent converger vers une valeur stable, qui correspond à un état d'équilibre empirique.

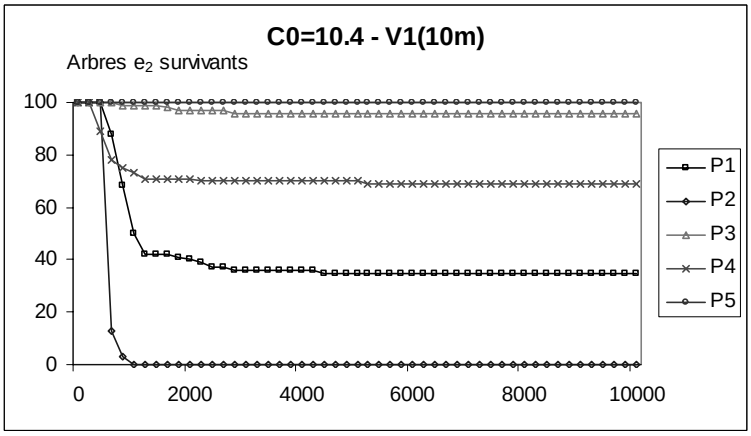


Figure 262.g : Evolution du nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants pour les 5 peuplements virtuels.

Notons que l'état d'équilibre empirique n'est qu'un état d'équilibre apparent, atteint après 10000 itérations, et non une valeur limite pour un temps infini. La dynamique du système peut être à l'origine d'une différence entre l'état d'équilibre empirique et l'état d'équilibre stable

théorique calculé au sous-chapitre (252). En particulier, certains arbres dont la valeur d'équilibre est très proche du seuil de mortalité peuvent n'atteindre ce seuil qu'après un grand nombre d'itérations, supérieur à 10000, et entraîner ensuite de légères modifications des niveaux d'équilibre des arbres voisins.

Dans tous les cas, pour un peuplement forestier, l'évolution pertinente est celle qui a lieu pendant la durée de vie des arbres, c'est-à-dire sur une période de l'ordre de 100 ans. Les 10000 itérations simulées correspondent à une période plus ou moins longue selon la valeur de l'unité de temps, qui doit être adaptée à la ressource modélisée (cf. 261.1). Ainsi, pour une ressource très mobile qui correspond à une unité de temps courte (par exemple de l'ordre de quelques jours), les 10000 simulations ne représentent que quelques années dans la vie du peuplement, et on peut supposer que l'état d'équilibre simulé sera rapidement atteint par le peuplement réel[214]. Concrètement, pour des arbres en compétition pour une telle ressource, on s'attend donc à ce que l'exclusion compétitive des arbres les plus faibles soit rapide. Inversement, pour une ressource peu mobile qui correspond à une unité de temps longue (par exemple de l'ordre de l'année), les 10000 simulations représentent 1000 ans et dépassent la vie du peuplement, si bien que l'état d'équilibre simulé ne sera pas forcément atteint par le peuplement réel. Concrètement, pour une telle ressource on s'attend à ce que les arbres moins compétitifs survivent assez longtemps.
Pour la suite de ce sous-chapitre, je considère un cas intermédiaire, en supposant que les 10000 itérations correspondent à une période de 100 ans, donc à la durée de vie du peuplement.

262.4. L'existence du seuil de mortalité induit une différence importante entre l'état d'équilibre empirique obtenu et l'état d'équilibre stable théorique.

Pour des arbres dont l'état d'équilibre stable théorique est une biomasse active positive mais inférieure au seuil de mortalité (cf. 261.5), l'état d'équilibre empirique correspond à la mort de l'arbre[215]. Cette différence individuelle peut ensuite modifier légèrement les conditions de voisinages (en particulier les valeurs de C_i^{bary}), et donc le comportement d'autres arbres du peuplement. Elle induit également une différence à l'échelle du peuplement sur le nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants. La figure (262.h) illustre, pour chaque peuplement, la proportion des arbres qui ont été éliminés parce qu'ils convergeaient vers une biomasse active d'équilibre non nulle mais inférieure au seuil de mortalité S_M.

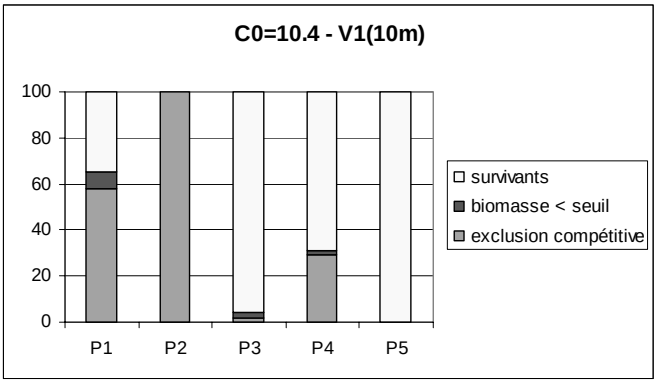


Figure 262.h : Proportion d'arbres d'espèce e_2 survivants, éliminés par exclusion compétitive, et éliminés parce que leur biomasse d'équilibre est inférieure au seuil de mortalité.

[214] Toutefois, nous avons vu que la valeur de a_i retenue pour les simulations n'était sans doute pas adaptée à ces petites échelles.
[215] On peut reconnaître ces cas particuliers car la valeur d'équilibre empirique de $C(L_i)$ est alors supérieure à c_2, alors qu'elle est inférieure à c_2 pour les arbres dont l'état d'équilibre stable est la disparition.

L'intensité de ce phénomène est bien sûr d'autant plus grande que la valeur du seuil S_M est élevée. La figure (262.i) compare, pour les 5 peuplements, le nombre d'arbres dont la biomasse d'équilibre est inférieure aux seuils S_M=0.1, S_M=0.5 et S_M=1. Pour un seuil S_M=0.1, il n'y a aucun arbre éliminé parce que la biomasse d'équilibre est toujours supérieure au seuil, ce qui permet de retrouver lors des simulations les états d'équilibre stables théoriques. Toutefois, cette valeur n'est pas réaliste du point de vue biologique, car elle autorise la survie d'arbres dont la biomasse active est un centième de la biomasse initiale. Inversement, pour le seuil S_M=1 le nombre d'arbres éliminés par le seuil devient très important, ce qui n'est pas très réaliste non plus. Dans la suite de ce chapitre, je conserverai donc le paramètre S_M=0.5.

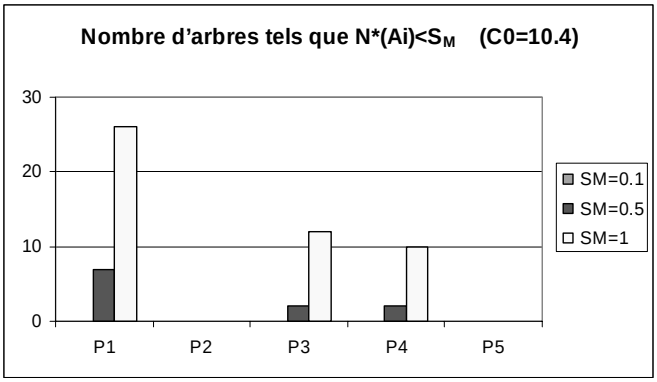


Figure 262.i : Nombre d'arbres dont la biomasse d'équilibre est inférieure au seuil de mortalité, pour les 5 peuplements et les trois seuils de mortalité utilisés. Pour S_M=0.1, ce nombre est toujours nul.

On voit néanmoins que le comportement du modèle, en terme de survie de l'espèce moins compétitive, est assez sensible au paramètre de seuil S_M, qu'il serait donc souhaitable de pouvoir estimer avec des données[216]. Toutefois, dans la réalité la mortalité par l'exclusion compétitive a un fonctionnement complexe difficile à représenter par un simple seuil : il serait en fait nécessaire d'utiliser un modèle plus fin pour la modéliser, en tenant compte en particulier de l'espèce et de l'âge de l'arbre considéré (cf. 154), mais aussi des contraintes sur le peuplement comme la loi d'autoéclaircie.

262.5. La structure spatiale du mélange a un impact très important sur la survie de l'espèce moins compétitive.

La figure (262.g) met en évidence la différence de comportement des cinq peuplements virtuels, en particulier en ce qui concerne la proportion des arbres d'espèce e_2 survivants. Le peuplement P1, qui correspond à notre hypothèse nulle de structure spatiale (cf. 262.2), a un comportement médian avec un taux de survie de 35%. Le peuplement P2, qui correspond à une attraction interspécifique, voit une élimination rapide de tous les arbres d'espèce e_2. Inversement, pour les peuplements P3 et P5, qui correspondent à une répulsion interspécifique, l'espèce e_2 a un fort taux de survie (96 et 100%). Le peuplement P4 a un comportement intermédiaire entre P1 et P5 (69% de survie).

Ces résultats sont cohérents avec la relation que nous avons vue au paragraphe (253.4) entre la contrainte de survie et la structure spatiale locale autour de chaque arbre (équation 262.j).

[216] D'après Bouchon (com. pers.) des valeurs de l'ordre de 0.1 à 1 sont biologiquement acceptables, le seuil devant être plus bas pour le hêtre, tolérant à l'ombre, que pour le chêne.

Equation (262.j) :

$$\begin{cases} (N_{i.1} + N_{i.2M}) < N_{\max} = \dfrac{q_i}{v}\dfrac{C^*(S_G) - c_2}{c_2 - c_1} \quad \Rightarrow \text{ survie de } A_i \text{ d'espèce } e_2 \\ \text{survie de } A_i \text{ d'espèce } e_2 \quad \Rightarrow \quad N_{i.1} < N_{\max} = \dfrac{q_i}{v}\dfrac{C^*(S_G) - c_2}{c_2 - c_1} \end{cases}$$

- De façon générale, et quelle que soit la structure marginale des deux espèces, la condition de survie est plus largement respectée dans le cas d'une répulsion interspécifique (peuplements P3 et P5). En effet, dans ce cas les arbres e_2 ont tendance à se regrouper dans l'espace laissé libre par les compétiteurs et donc $N_{i.1}$ est petit. Lorsque le mélange d'espèces correspond à une attraction interspécifique (peuplement P2), les arbres e_2 ont tendance à être proches des arbres e_1, donc $N_{i.1}$ est grand et la condition de survie est difficilement vérifiée. Le cas de l'indépendance des deux espèces (peuplements P2 et P4) est intermédiaire : selon la répartition aléatoire, certains arbres e_2 sont près des compétiteurs e_1 et ont un $N_{i.1}$ élevé, d'autres sont éloignés des compétiteurs et ont un $N_{i.1}$ petit.

- La structure spécifique de l'espèce e_1 joue également un rôle important dans la survie de e_2. Ainsi, lorsque e_1 a une structure agrégée (peuplements P4 et P5), il reste des espaces libres où les arbres e_2 peuvent se développer loin des compétiteurs, donc vérifier plus facilement la condition de survie. Inversement, lorsque la structure de e_1 est aléatoire il y a peu d'espace où e_2 peut s'installer loin de e_1.

A l'échelle du peuplement, même si l'état d'équilibre empirique peut différer de l'état d'équilibre stable théorique, on retrouve une bonne corrélation entre le taux de survie de l'espèce moins compétitive et la structure spatiale du mélange ou les voisinages immédiats des arbres.

La figure (262.k) présente la relation entre le nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants mesuré sur l'état d'équilibre empirique après 10000 itérations, et la fonction $L_{2.1}(R)$ calculée pour R=10 m. La corrélation négative significative obtenue (P=0.037, R^2 corrigé = 0.75) illustre bien la relation explicite mise en évidence au paragraphe (262.1) entre la structure spatiale du mélange et la survie de l'espèce moins compétitive.

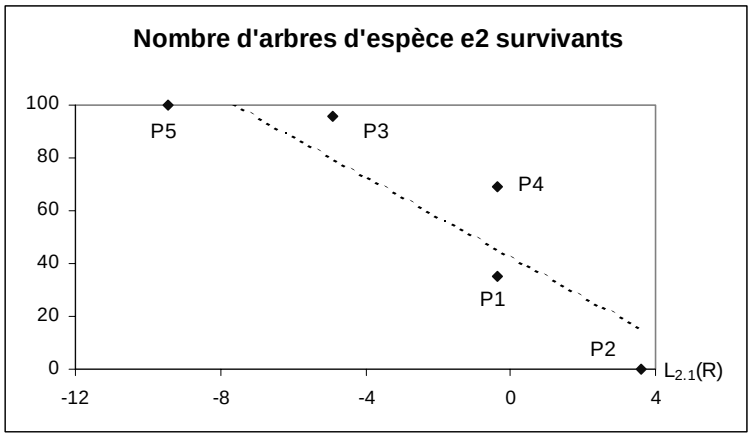


Figure 262.k : Relation entre le nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants et la valeur de $L_{2.1}(R)$ pour R=10 m.

Comme cette relation porte sur des valeurs moyennes (cf. 262.b), elle ne permet pas de prédire avec précision les voisinages individuels[217], qui seuls interviennent dans la survie de

[217] En effet, la fonction intertype $K_{2.1}(r)$ ne rend compte que de l'espérance du nombre de voisin d'espèce e_1 autour des arbres d'espèces e_2. Pour mieux prendre en compte ces phénomènes individuels, il serait intéressant d'étudier également la variance de ce nombre de voisins.

chaque arbre. C'est pourquoi on observe une variabilité importante de la réponse d'un peuplement par rapport à la tendance moyenne : pour une même valeur de $L_{1.2}(R)$, les autres caractéristiques de la structure spatiale du peuplement considéré jouent un rôle important sur la distribution des voisinages[218], et donc la survie de l'espèce moins compétitive. Il serait en fait nécessaire d'utiliser un plus grand nombre de conditions initiales (donc de peuplements virtuels) pour étudier cette variabilité.

La figure (262.l) présente la corrélation significative (P=0.0001, R^2 corrigé = 0.995) obtenue entre le même nombre d'arbres survivants, et le nombre d'arbres d'espèce e_2 ayant un nombre de compétiteurs d'espèce e_1 inférieur à $N_{max}=3$[219]. Cette fois la corrélation est beaucoup plus forte, parce qu'on considère directement l'expression des données individuelles de voisinage de chaque arbre. On retrouve en fait dans ce graphe des résultats similaires à ceux obtenus lors de l'étude analytique des états d'équilibre du modèle théorique (cf. 262.a).

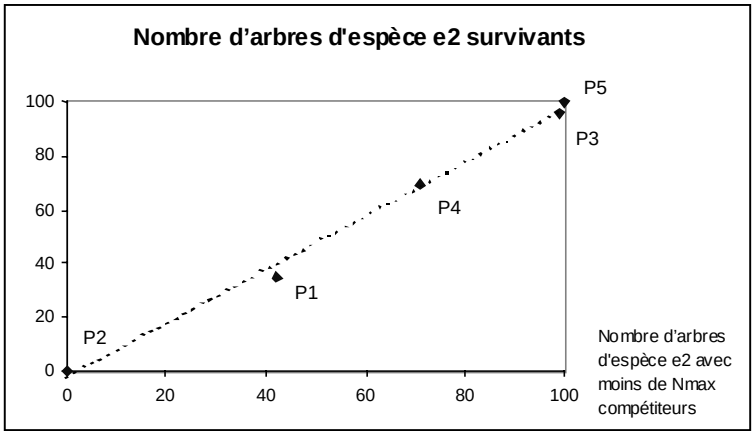


Figure 262.l : Relation entre le nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants et le nombre d'arbres d'espèce e_2 ayant moins de N_{max} compétiteurs.

Dans les deux cas, la corrélation est significative, donc *a priori* ces deux variables pourraient être utilisées directement pour prédire l'évolution du mélange.

262.6. La survie de l'espèce e_2 est d'autant plus facile que la quantité de ressource disponible est élevée.

Nous avons vu au paragraphe (252.4) que le niveau de contrainte pour la survie de l'espèce moins compétitive est directement relié au paramètre C_0, qui correspond à la quantité de ressource disponible sur le site. Pour étudier l'influence de ce paramètre sur le comportement du modèle, j'ai réalisé de nouvelles simulations d'évolution sur 10000 itérations, à partir des 5 peuplements virtuels déjà utilisés, cette fois pour un site pauvre (C_0=9.4) correspondant à une contrainte forte, et un site riche (C_0=12) correspondant à une contrainte faible. La figure (262.m) présente, pour chacun des 5 peuplements, l'évolution du nombre d'arbres survivants d'espèce e_2 pour les trois niveaux de contrainte.

- Tout d'abord, on constate que le nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants est toujours d'autant plus grand que la quantité de ressource disponible est élevée, ce qui correspond au résultat obtenu lors de l'analyse du modèle théorique au paragraphe (252.4) : plus C_0 est grand, plus la condition de survie est facile à vérifier.

[218] En particulier parce que la structure spatiale d'un peuplement est trop complexe pour être décrite par un seul paramètre.
[219] Cette valeur de N_{max} correspond à un niveau de contrainte intermédiaire (cf. 261.3).

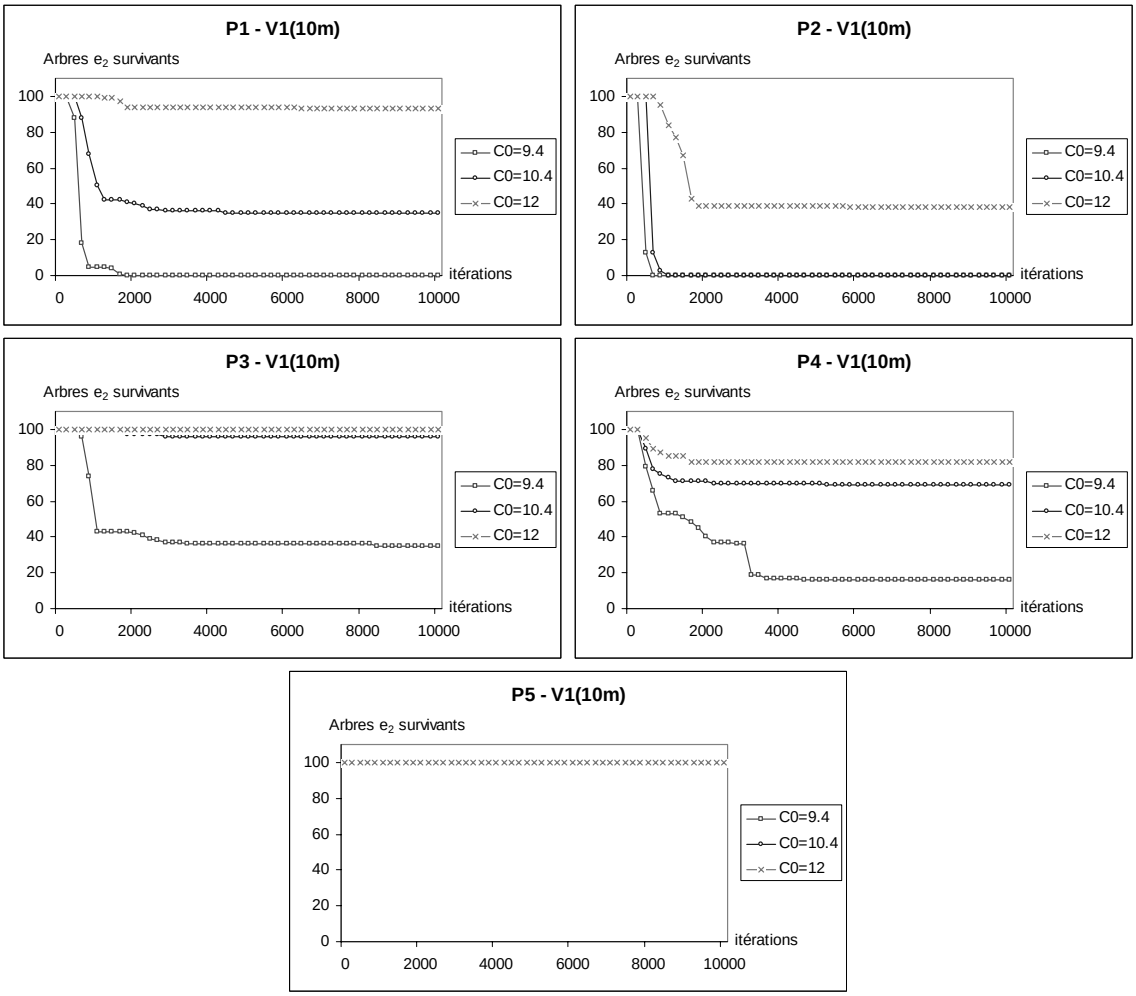


Figure 262.m : Evolution du nombre d'arbres survivants d'espèce e_2 pour les trois niveaux de contrainte, pour les peuplements P1, P2, P3, P4 et P5.

- Il est intéressant de noter que, selon la quantité de ressource disponible sur le site, l'influence de la structure spatiale sur la survie n'est pas toujours aussi importante. Ainsi, pour un site riche (C_0=12), on obtient quasiment le même taux de survie quelle que soit la structure, sauf si celle-ci est très défavorable à l'espèce e_2 (peuplement P2). Inversement, pour un site pauvre (C_0=9.4), selon la structure du mélange on peut obtenir l'extinction complète ou la survie complète de l'espèce e_2. Selon le peuplement considéré, le niveau intermédiaire (C_0=10.4) se comporte soit comme un site pauvre, soir comme un site riche.

- Néanmoins la relation entre le nombre d'arbres survivants et le paramètre C_0 n'est pas linéaire, et dépend en particulier de la structure spatiale du mélange. Dans le cas du peuplement P2, qui présente une structure spatiale très défavorable à la survie de l'espèce e_2, seul un site riche permet à quelques arbres de survivre. Inversement, pour le peuplement P5 très favorable à la survie de e_2, la quasi-totalité des arbres survivent indifféremment pour les trois niveaux de contrainte testés. Le peuplement P1, qui correspond à notre hypothèse nulle de structure spatiale du mélange, est le plus sensible au paramètre C_0 : aucun arbre d'espèce e_2 ne survit sur le site pauvre, alors que la quasi-totalité survivent sur le site riche. On peut émettre l'hypothèse que cette sensibilité vient de l'absence, pour cette structure complètement aléatoire, de conditions de voisinage très marquées dans un sens ou dans l'autre.
  Notons que pour le peuplement P4, même sur le site riche il reste un nombre important d'arbres d'espèce e_2 éliminés. La structure spatiale du peuplement permet d'expliquer ce

phénomène : ces arbres sont situés au centre des agrégats d'arbres d'espèce e_1, et ont donc un voisinage très défavorable que la richesse du site ne permet pas de contrebalancer.

- Enfin la dynamique du modèle, en particulier la dynamique initiale, varie également avec le paramètre C_0 : sur les sites pauvres, on observe une chute très rapide du nombre de survivants (dès 1000 itérations), alors que sur les sites riches la dynamique semble plus lente. Toutefois il faut rester prudent sur ces observations, qui varient également d'un peuplement à l'autre, et surtout peuvent correspondre à un état transitoire de la dynamique du modèle lié au choix des conditions initiales.

262.7. L'effet de la structure spatiale est atténué lorsque la portée des interactions augmente.

J'ai réalisé de nouvelles simulations d'évolution sur 10000 itérations, à partir des 5 peuplements virtuels déjà utilisés, en considérant cette fois un voisinage V1(R) pour une portée des interactions R=20 m[220]. La figure (262.n) présente le résultat de ces simulations. De façon générale, l'augmentation de la portée des interactions a entraîné un comportement beaucoup plus tranché du modèle, et a diminué l'effet de la structure spatiale.

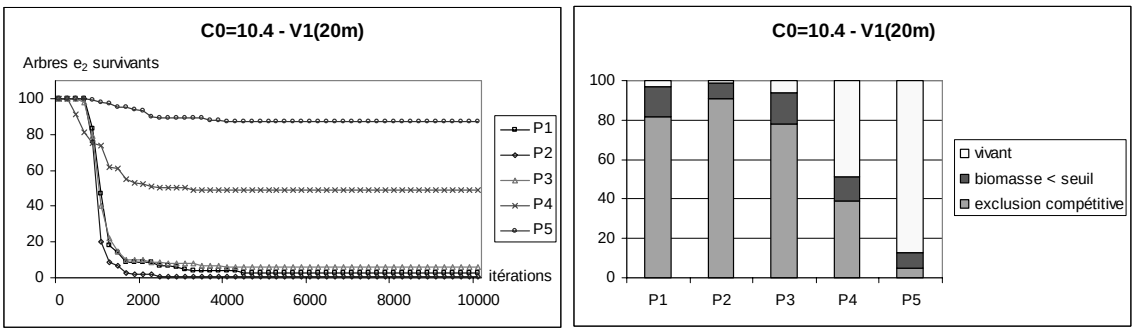


Figure 262.n : (i) Evolution du nombre d'arbres survivants d'espèce e_2, et (ii) proportion d'arbres d'espèce e_2 survivants, éliminés par exclusion compétitive, et éliminés parce que leur biomasse d'équilibre est inférieure au seuil de mortalité, pour les cinq peuplements virtuels, et une portée d'interactions de 20m.

- Pour le peuplement P1, qui correspond à notre hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire, avec une quantité de ressource disponible C_0=10.4, la condition de survie n'est vérifiée que pour des voisinages plus favorables que la moyenne (42% des cas seulement pour R=10 m). Lorsqu'on passe à R=20 m, les voisinages sont plus lissés, donc se rapprochent de la moyenne, et il est plus rare d'avoir peu de voisins d'espèce e_1 (18% de cas favorables). De même, la valeur de C_i^{bary} diminue, donc $N^*(A_i)$ diminue également, ce qui se traduit par l'augmentation du nombre d'arbres dont la biomasse est inférieure au seuil de mortalité. Notons que, avec une quantité de ressource plus élevée, on aurait pu observer le phénomène inverse : si la condition de survie est vérifiée pour un voisinage moyen, l'augmentation de la portée des interactions entraîne une augmentation de la survie de l'espèce moins compétitive.

- Pour les peuplements P3, P4, P5, l'augmentation de la portée des interactions diminue l'effet positif de la structure spatiale sur la survie de l'espèce e_2. Ainsi, avec une portée de 20 m, la répulsion interspécifique du peuplement P3, réalisée pour une distance de 10 m seulement (cf. 262.2), ne permet pas de diminuer suffisamment le nombre de voisins d'espèce e_1. La structure agrégée de l'espèce e_1 pour les peuplements P4 et P5 permet encore à certains arbres d'espèce e_2, loin de ces agrégats, d'avoir un voisinage favorable,

[220] Ce qui correspond à notre définition du voisinage plus large (cf. 261.2).

mais avec une portée de 20 m, seuls les arbres au centre des trouées, moins nombreux, peuvent survivre.

- Inversement, pour le peuplement P2, qui correspond à une attraction interspécifique très défavorable à la survie de e_2, l'augmentation de la portée des interactions améliore légèrement le voisinage et donc la survie des arbres.

262.8. Le comportement du modèle est très sensible au type de voisinage utilisé.

Pour étudier l'influence du type de voisinage sur le comportement du modèle, j'ai repris de nouvelles simulations, toujours pour une quantité de ressource disponible intermédiaire C_0=10.4 et pour les 5 peuplements virtuels, mais en considérant cette fois qu'un arbre est en interaction avec ses 6 plus proches voisins, selon le voisinage de type V2(6) défini au paragraphe (253.3).
Notons que dans ce cas particulier, le voisinage n'est plus constant, mais évolue au fur et à mesure que certains arbres meurent. La figure (262.o) présente les résultats de ces simulations.

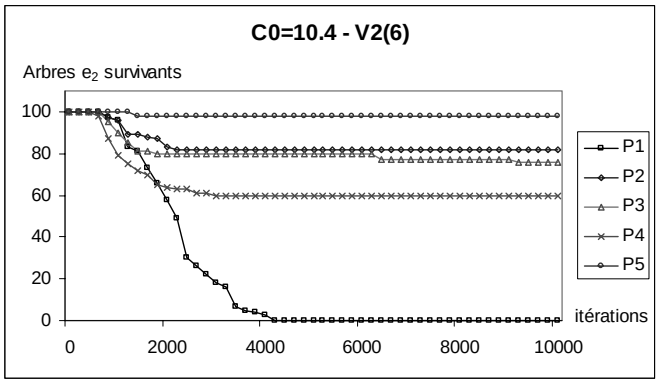


Figure 262.o : Evolution du nombre d'arbres survivants d'espèce e_2 pour les cinq peuplements virtuels avec un voisinage V2(6) constitué des six plus proches voisins.

Le comportement du modèle avec ce nouveau voisinage est très différent de celui obtenu avec le voisinage V1(10m), et en particulier l'effet de la structure sur la survie de l'espèce e_2 change complètement.

- Pour le peuplement P1, qui correspond à notre hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire, ce nouveau voisinage entraîne l'extinction progressive de tous les arbres d'espèce e_2. Ce comportement est assez intuitif : au départ certains arbres, dont les voisins sont d'espèce e_2, peuvent survivre, mais au fur et à mesure que leurs voisins d'espèce e_2 disparaissent et sont remplacés par des arbres d'espèce e_1, la condition de survie devient de plus en plus difficile à vérifier et finalement tout arbre finit par mourir[221]. Ce phénomène correspond assez bien à la compétition pour la lumière, dans laquelle l'espace libéré par la disparition d'un arbre est occupé rapidement par l'extension des houppiers des arbres suivants (cf. 241.4).

- Etrangement, alors qu'ils ont une structure du mélange opposée, les peuplements P2 et P3 ont un comportement très proche, qui correspond à la survie d'une part importante (respectivement 82 et 86%) des arbres d'espèce e_2. En fait, pour ces deux peuplements, c'est la structure spécifique de l'espèce e_2 et non la structure du mélange, qui est à l'origine

[221] Nous y reviendrons au paragraphe (264.4).

de la survie : l'attraction interspécifique d'une part, et la répulsion interspécifique d'autre part ont entraîné une agrégation des arbres d'espèce e_2, si bien que leurs 6 plus proches voisins sont majoritairement d'autres arbres d'espèce e_2, qui définissent un voisinage favorable à la survie[222].

- Pour les peuplements P4 et P5, on observe un comportement proche de celui obtenu avec le voisinage V1(10m). Comme précédemment, les arbres qui sont dans les agrégats d'espèce e_1 disparaissent et les autres peuvent survivre.

Finalement, avec ce type de voisinage on voit que la structure spatiale de l'espèce e_2 peut jouer un rôle plus important que la structure spatiale du mélange, et entraîner un comportement assez différent, en particulier lorsque les arbres d'espèce e_2 sont regroupés en agrégats[223]. Notre modèle s'avère donc particulièrement sensible à la définition du voisinage, sur laquelle hélas nous avons peu de données (cf. 255). Le voisinage V2(6) semble toutefois entraîner des comportements du modèle contre-intuitifs (par exemple le fort taux de survie avec le peuplement P2), qui découlent directement du comportement particulier de ce type de voisinage avec des structures agrégées (cf. 253.3). Il semble donc préférable d'utiliser le voisinage du type V1(10m), dont le comportement est plus réaliste.

[222] Toutefois, dans ce cas particulier le voisinage V2(6) n'est pas très réaliste car il ne tient pas du tout compte de la densité locale (cf. 253.3).
[223] Nous reviendrons au sous-chapitre (264) sur la notion d'agrégats.

263. Comment, inversement, la dynamique du système fait-elle évoluer la structure spatiale du peuplement ?

Dans le sous-chapitre précédent, nous avons étudié comment les différents paramètres du modèle, et en particulier la structure spatiale initiale, modifient la survie à long terme d'une espèce moins compétitive en mélange. Dans ce sous-chapitre, nous allons voir comment, sur les mêmes peuplements, la structure spatiale évolue avec la disparition progressive des arbres d'espèce e_2.

263.1. Pour étudier l'évolution de la structure spatiale, j'ai représenté sur un même graphe les fonctions L(r) ou $L_{2.1}(r)$ calculées à différentes dates.

Nous avons vu aux chapitres (13) et (23) que la structure spatiale d'un peuplement mélangé évoluait au cours du temps avec les différents processus naturels. Lors des simulations de croissance de nos peuplements mélangés virtuels, la mortalité induit plus particulièrement une évolution de la fonction L(r) de l'espèce e_2, et de la fonction intertype entre les deux espèces $L_{2.1}(r)$.

Bien évidemment, lorsque la mortalité est nulle ou faible[224], la structure spatiale du peuplement ne change pas au cours de la simulation. Inversement, lorsque tous les arbres ou presque disparaissent[225], la notion de structure spatiale pour l'espèce e_2 n'a plus de sens.
Par contre, lorsqu'il y a une mortalité suffisante, la structure spatiale du peuplement peut évoluer, et on peut comme aux paragraphes (131.5) et (231.2) décrire cette évolution très simplement en comparant les courbes L(r) ou $L_{2.1}(r)$ calculées sur le peuplement simulé pour différentes itérations. La fonction L(r) permet plus précisément de suivre l'évolution de la structure spatiale spécifique de l'espèce e_2, alors que la fonction intertype $L_{2.1}(r)$ décrit l'évolution de la structure spatiale du mélange d'espèces.

263.2. Quand la mortalité est suffisamment importante, elle induit une modification de la structure de l'espèce e_2, en faveur de l'agrégation.

Les peuplements P1 et P4 correspondent à une structure spatiale initiale aléatoire de l'espèce e_2. Lors de la simulation de croissance avec le modèle théorique de compétition pour une ressource de sol, avec une quantité de ressource disponible intermédiaire C_0=10.4, nous avons vu que le nombre d'arbres d'espèce e_2 survivants diminuait rapidement (dès 2000 itérations) pour atteindre un plateau correspondant à 35% (pour P1) et 69% (pour P4) qui semble stable au delà de 6000 itérations.

La figure (263.a) présente les fonctions L(r) calculées sur la sous-population des arbres d'espèce e_2, pour les itérations 0, 500, 1000 et 2000 et pour les peuplements P1 et P4. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire pour l'état initial.

---

[224] Par exemple pour les peuplements P3 et P5 au paragraphe (262.3).
[225] Par exemple le peuplement P2 au paragraphe (262.3).

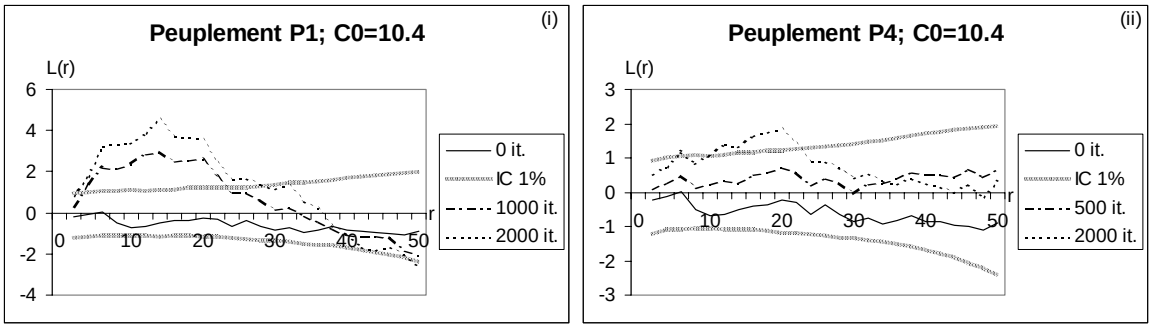


Figure 263.a : Evolution de la fonction L(r) calculée sur les arbres d'espèce e_2 des peuplements P1 et P4 au cours des simulations.

Dans les 2 cas, le semis initial, qui est un semis de Poisson, a une fonction L(r) entièrement à l'intérieur de l'intervalle de confiance (courbe en noir). Par contre nous pouvons remarquer que, au fur et à mesure de l'évolution du peuplement, les courbes prennent progressivement des valeurs positives qui sortent des intervalles de confiance (non représentés ici) pour des distances de l'ordre de 15 à 20 m pour P1 et 20 m pour P4 : la structure du peuplement évolue, d'un peuplement initialement aléatoire, vers une structure agrégée.

Cette mise en place d'une structure agrégée correspond à la survie préférentielle des arbres situés loin des arbres d'espèce e_1, qui forment ainsi des agrégats dans les zones où la densité de e_1 est la plus faible. Pour P1, la structure aléatoire de e_1 confine ces agrégats dans de petits espaces (figure 263.b.(i)), alors que pour le peuplement P4, la structure agrégée de e_1 laisse des zones plus vastes où e_2 peut survivre (figure 263.b.(ii)). Dans les 2 cas, on observe bien que la plupart des survivants forment des agrégats, alors que les arbres isolés ont été éliminés.

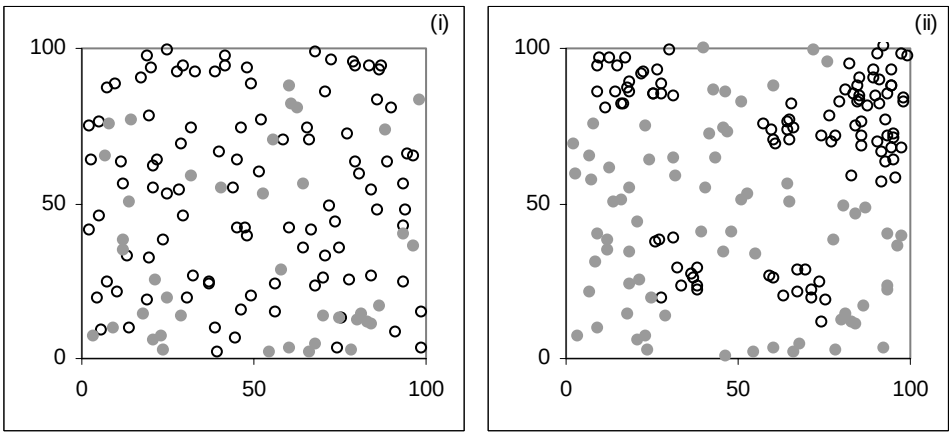


Figure 263.b : Etat des peuplements P1 (i) et P4 (ii) après 2000 itérations de la simulation.

On peut noter que l'intensité de l'agrégation est d'autant plus forte que la mortalité est élevée[226]. Ainsi, les valeurs de L(r) obtenues pour P1 sont plus grandes et sont significativement positives sur un intervalle de distance plus important que celles obtenues pour P4. On peut également observer ce phénomène pour d'autres conditions de simulation, et en particulier d'autres niveaux de contrainte.

[226] Ce qui est logique puisque, sur ce modèle sans régénération, seule la mortalité permet l'évolution de la structure spatiale.

263.3. La mortalité induit également une modification de la structure du mélange en faveur de la répulsion interspécifique.

Sur les mêmes simulations qu'au paragraphe (263.2), on peut observer l'évolution de la structure spatiale du mélange d'espèces, à l'aide de la fonction intertype $L_{2.1}(r)$ définie au sous-chapitre (221). La figure (263.c) présente les valeurs de $L_{2.1}(r)$ calculées, pour les peuplements P1 et P4, aux itérations 0, 500, 1000 et 2000. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse nulle d'indépendance des deux sous-populations pour l'état initial.

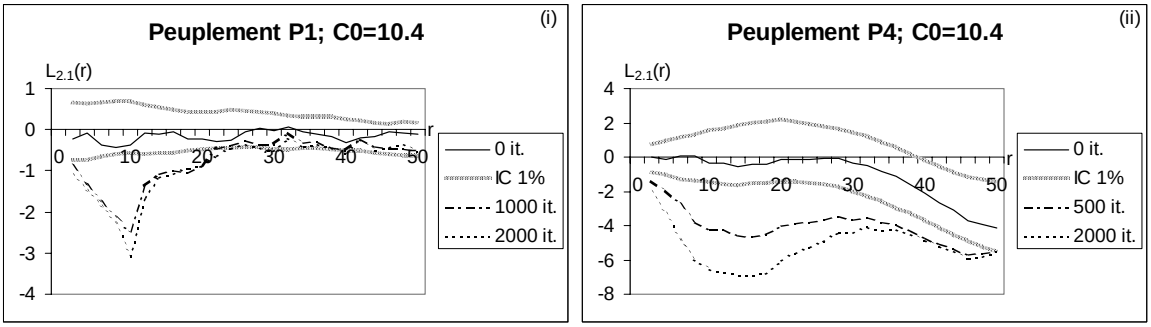


Figure 263.c : Evolution de la fonction intertype $L_{2.1}(r)$ calculée sur les peuplements P1 et P4 au cours des simulations.

Au cours du temps, la fonction $L_{2.1}(r)$ prend progressivement des valeurs négatives, inférieures aux intervalles de confiance correspondants (non représentés ici) pour des distances de l'ordre de 3 à 10 m et 0 à 30 m respectivement. Ce phénomène correspond à la survie préférentielle des arbres ayant peu de voisins d'espèce e_1, pour lesquels la condition de survie est plus faible. Cette fois, l'apparition d'une répulsion interspécifique est plus importante pour le peuplement P4, car favorisée par la structure agrégée de l'espèce e_1 dans ce peuplement.

263.4. La compétition pour les ressources du sol est un facteur de création de structure.

Dans notre modèle, la mort des arbres d'espèce e_2 souffrant le plus de la compétition entraîne une forte modification de la structure spatiale du peuplement, avec d'une part apparition d'une structure agrégée pour l'espèce e_2 (cf. 263.2), et d'autre part évolution de la structure spatiale du mélange vers une répulsion interspécifique.
La compétition est donc bien indirectement à l'origine de la structure finale du peuplement, au même titre que les processus de mortalité ou d'éclaircie étudiés aux chapitres (14) et (15). Il s'agit cette fois d'un processus plus complexe, puisqu'il fait intervenir l'espèce et la taille des arbres : il correspond au formalisme des processus ponctuels marqués présenté au sous-chapitre (212).

263.5. Les données disponibles sur le dispositif du Beau Poirier semblent aller dans le même sens, mais ne permettent pas une évaluation du modèle.

Nous avons vu au chapitre (14) que les résultats d'évolution de la structure spatiale pouvaient être utilisés comme critère d'évaluation des modèles de mortalité ou d'éclaircie. En théorie, le même principe peut être utilisé pour évaluer un modèle de croissance qui, comme le nôtre, induit une évolution de la structure spatiale.
Il est intéressant de noter que sur la placette du Beau Poirier (annexe B1), on obtient une évolution similaire de la structure spatiale (cf. 231.2), avec d'une part une structure spatiale du chêne de plus en plus agrégée, et d'autre part la diminution des valeurs de la fonction intertype

$L_{C.H}(r)$. Toutefois, les données de ce dispositif ne sont pas suffisantes pour évaluer rigoureusement notre modèle : elles ne comportent que des mesures à 2 dates, sur une placette hétérogène.
En pratique, il faudrait pour cela avoir des données de suivi individuel et spatialisé de peuplements mélangés sur une longue période et une surface suffisante.

264. La dynamique des agrégats joue un rôle important dans la survie de l'espèce moins compétitive.

Dans les sous-chapitres (262) et (263), nous avons étudié les relations entre la structure spatiale et la survie de l'espèce moins compétitive à l'échelle du peuplement. Dans ce sous-chapitre, nous allons analyser ce phénomène à l'échelle de l'arbre en étudiant la dynamique d'un agrégat.

264.1. Les relations entre la structure spatiale et la survie de l'espèce moins compétitive nous amènent naturellement à étudier les agrégats de cette espèce et leur dynamique.

Au sous-chapitre (262), nous avons étudié l'influence de la structure sur la survie d'une espèce moins compétitive dans un peuplement mélangé, et nous avons pu conclure que, dans notre modèle, la survie était favorisée[227] pour les cas de répulsion interspécifique. Dans de telles structures, les arbres d'espèce e_2 sont localisés dans les espaces vides d'arbres d'espèce e_1, où ils forment généralement des agrégats[228]. Dans le cas particulier du voisinage de type V2(6) (cf. 262.8), nous avons vu que, plus que la structure spatiale du mélange, c'est la structure spatiale agrégée de l'espèce e_2 qui favorise la survie des arbres.
De plus, nous avons vu au sous-chapitre (263) que la dynamique du modèle entraîne principalement la survie des agrégats d'espèce e_2, la plupart des arbres isolés étant éliminés par la compétition.

Cet avantage des agrégats pour la survie d'une espèce moins compétitive n'est pas seulement une conséquence de la forme particulière de notre modèle : il correspond bien à une réalité écologique connue des forestiers. En terme de compétition pour une ressource du sol, un agrégat est une structure intéressante car localement le niveau de ressource y sera moins influencé par les arbres de l'espèce plus compétitives. En terme de compétition pour la lumière, des arbres d'une espèce à croissance en hauteur moins rapide auront encore accès à la lumière s'ils sont groupés en agrégats, alors qu'un individu isolé, entouré d'arbres plus hauts, restera dans l'ombre.
Certaines pratiques sylvicoles intègrent ces phénomènes et conseillent de favoriser les formations de groupes ou de taches en mélange (voir par exemple Duchiron, 1994; Bastien & Otto, 1998).

Le modèle théorique construit au sous-chapitre (252) a donc un comportement satisfaisant par rapport à ce phénomène, et j'ai choisi de l'utiliser pour étudier plus en détail la dynamique d'un agrégat.

264.2. Au sein d'un agrégat tous les arbres n'ont pas forcément le même statut.

Pour étudier plus précisément la dynamique des agrégats d'espèce e_2, j'ai construit 2 agrégats virtuels très simples, de forme circulaire, comportant respectivement 3 et 10 arbres, isolés dans un peuplement d'arbres d'espèce e_1 de densité 200 arbres/ha (figure 264.a).

---

[227] En particulier pour le voisinage de type V1(R).
[228] En réalité, on peut trouver des arbres isolés dans des espaces vides d'arbres d'espèce e_1, mais si la densité de l'espèce e_2 est assez forte ce cas particulier est assez rare.

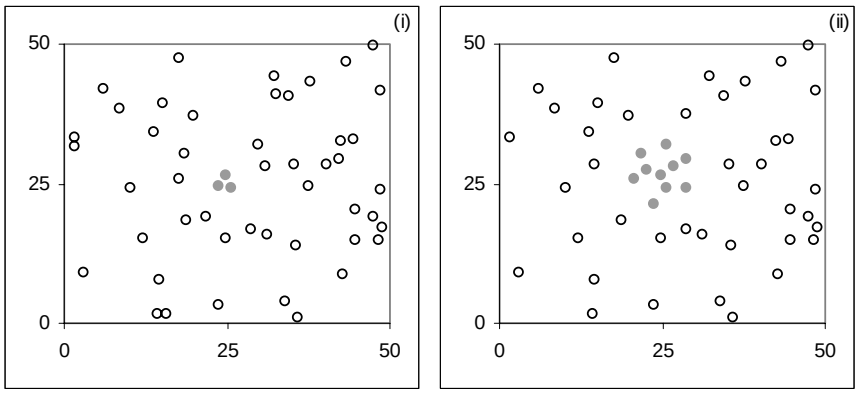


Figure 264.a : Les deux agrégats virtuels utilisés : (i) un petit agrégat de 3 arbres, et (ii) un gros agrégat de 10 arbres.

- Pour un agrégat assez petit, par exemple de 3 ou 4 arbres, on peut facilement considérer que les arbres subissent tous en moyenne à peu près le même environnement. C'est le cas par exemple du petit agrégat virtuel (figure 264.a.(i)).

- Par contre, dès que l'agrégat est assez dense et gros, on peut distinguer des arbres périphériques, en contact direct avec l'espèce la plus compétitive ; des arbres centraux, en contact seulement avec les autres arbres de l'agrégat ; et éventuellement des arbres intermédiaires. La figure (264.b) caractérise ces différents types d'arbres sur le gros agrégat virtuel.

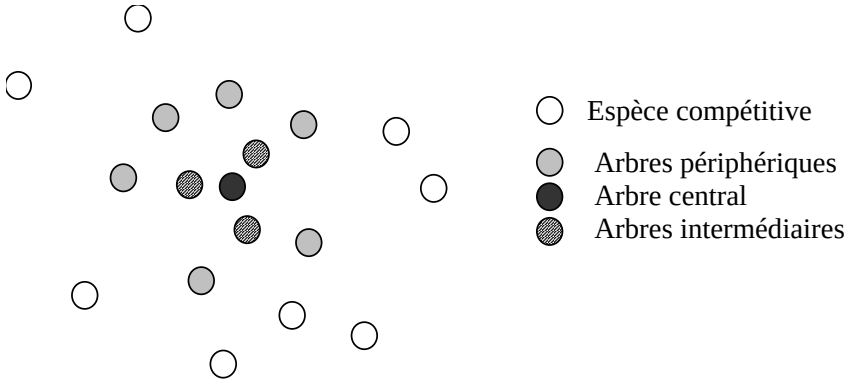


Figure 264.b : Détail du gros agrégat virtuel, avec les différents statuts des arbres de l'agrégat.

Ces différents types d'arbres ayant des voisinages différents, on s'attend à ce que leur dynamique, et en particulier leur survie, soit également différente. C'est ce que nous allons voir en utilisant à la fois l'expression de la condition de survie et les simulations.

264.3. De façon générale les arbres périphériques souffrent plus de la compétition interspécifique.

A cause de la géométrie des agrégats, les arbres périphériques ont, en moyenne, plus de voisins d'espèce e_1 que les arbres intermédiaires, qui eux-mêmes en ont plus que les arbres centraux. Le tableau (264.c) illustre ce phénomène sur le cas particulier du gros agrégat virtuel, pour un voisinage de type V1(10m).
Nous avons vu au paragraphe (262.1) que la condition de survie pouvait s'exprimer directement à partir du nombre de voisins d'espèce e_1 (équation 264.d). Elle est donc plus difficile à vérifier pour un arbre périphérique que pour un arbre central[229].

[229] Par exemple dans le gros agrégat virtuel, pour N_{max}=1.5, seul l'arbre central survit.

En outre le niveau d'équilibre de la biomasse active des arbres survivants dépend aussi de ce voisinage (équations 252.h et 253.d). Lorsque les arbres périphériques survivent, ils risquent donc de le faire avec un niveau d'équilibre moindre que les arbres centraux.

Arbre n°	Statut	Nombre de voisin d'espèce e_1 à 10m
1	central	$N_{i.1}=1$
2	intermédiaire	$N_{i.1}=2$
3	intermédiaire	$N_{i.1}=4$
4	intermédiaire	$N_{i.1}=2$
5	périphérique	$N_{i.1}=2$
6	périphérique	$N_{i.1}=4$
7	périphérique	$N_{i.1}=4$
8	périphérique	$N_{i.1}=2$
9	périphérique	$N_{i.1}=5$
10	périphérique	$N_{i.1}=3$

Tableau 264.c : Détail du statut et du voisinage des arbres du gros agrégat virtuel.

Equation 264.d : $N_{i.1}<N_{max}=f(C_0,c_1,c_2,q_i,v...)$

On peut illustrer ces phénomènes en simulant la croissance des arbres du gros agrégat virtuel avec le modèle construit précédemment. La figure (264.e) présente l'évolution de la biomasse de quelques arbres pour un voisinage de type V_1(10m), et des niveaux de contrainte respectivement fort (C_0=11) et faible (C_0=12). On vérifie bien que les arbres périphériques survivent moins facilement que l'arbre central, et que les survivants ont une biomasse plus faible. Sur ce cas particulier les arbres intermédiaires (non représentés) se comportent comme des arbres périphériques.

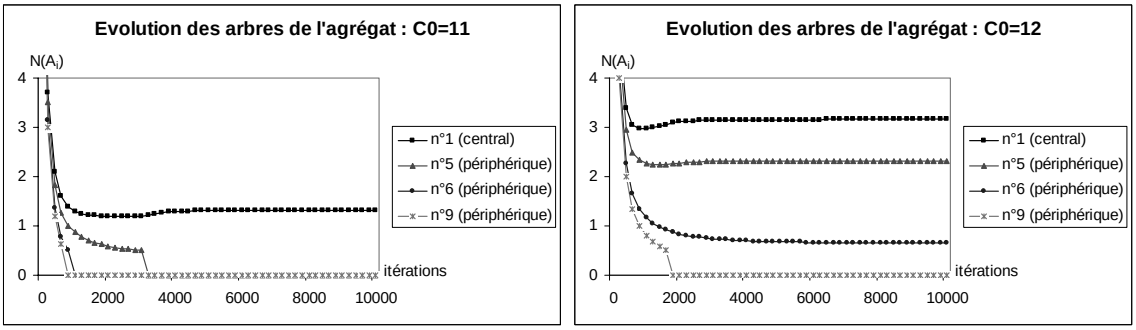


Figure 264.e : Evolution de la biomasse active des arbres du gros agrégat virtuel au cours des simulations pour 2 niveaux de contrainte.

264.4. Selon le type de voisinage, on peut distinguer différents scénarios d'évolution de l'agrégat.

- Lorsque le niveau de contrainte est suffisamment faible pour que les arbres périphériques survivent (N_{max} > $N_{i.2}$(périphérique)), alors tout l'agrégat peut survivre. En effet, les arbres intermédiaires et les arbres centraux ont moins de voisins d'espèce e_1 que les arbres périphériques, et vérifient donc *a fortiori* la condition de survie. Dans ce cas la biomasse d'équilibre sera plus élevée pour les arbres centraux que pour les arbres périphériques.

- Inversement, Si le niveau de contrainte est trop fort pour que les arbres centraux survivent (N_{max}<$N_{2.1}$(central)), alors *a fortiori* les arbres intermédiaires et périphériques ne peuvent pas vérifier la condition de survie et tout l'agrégat disparaît.

- Dans le cas intermédiaire où la condition de survie est vérifiée par les arbres centraux mais pas par les arbres périphériques, deux comportements peuvent être envisagés en fonction du type de voisinage. Si ce dernier est constant dans le temps, comme le voisinage V1(R), les arbres centraux et éventuellement une partie des arbres intermédiaires peuvent survivre, et les autres disparaissent. Par contre, avec un voisinage dynamique comme le voisinage V2(n), constitué des n plus proches voisins, aucun agrégat ne peut survivre à long terme : en effet dès que les arbres périphériques auront disparu, les arbres intermédiaires se retrouveront directement en contact avec l'espèce e_1, deviendront arbres périphériques et disparaîtront à leur tour, et finalement les arbres centraux ne pourront plus vérifier la condition de survie. C'est ce qu'on observe en particulier pour le peuplement P1 à la figure (262.o).
  On peut s'étonner que, toujours sur cette figure (262.o), pour les autres peuplements une grande quantité d'arbres de l'espèce e_2 survivent avec le voisinage V2(n). Deux phénomènes peuvent expliquer ce résultat. D'une part, la dynamique de disparition peut être lente, et les arbres intermédiaires ou centraux peuvent survivre à l'échelle de la vie du peuplement[230]. D'autre part, le voisinage de type V2(6), qui correspond aux 6 plus proches voisins, n'a pas un comportement très réaliste en présence d'agrégats (cf. 262.8), en particulier il ne tient pas compte de la densité locale et a tendance à entraîner la survie complète de tout agrégat.

Puisque les arbres périphériques sont d'une certaine façon les plus sensibles à la compétition interspécifique, ils peuvent servir à définir des seuils pour différencier ces différents comportements. Ainsi, pour un agrégat donné, le nombre maximum de voisins d'espèce e_1 autour d'un arbre périphérique permet de calculer une valeur seuil de N_{max} (donc des paramètres C_0, q_i, v, c_1 et c_2) qui sépare la survie de l'agrégat de sa disparition (équation 264.f). Inversement, pour une valeur donnée de N_{max} (donc de R_0, q, v, c_1 et c_2), on peut calculer la configuration et en particulier la taille minimale d'un agrégat viable, en calculant la valeur de $N_{2.1}$ pour les arbres périphériques.

Equation 264.f : $N_{max}=1+max(N_{2.1}(périphérique))$

264.5. Ce modèle simple d'évolution des agrégats peut nous aider à comprendre le fonctionnement complexe des peuplements.

Dans la réalité, bien sûr, les comportements sont plus complexes : les agrégats ont des formes quelconques, les relations de voisinage sont hétérogènes et varient au cours du temps, les processus de mortalité sont complexes et la dynamique du système n'atteint pas *a priori* l'état d'équilibre.

La dynamique simplifiée des agrégats présentée dans les paragraphes précédants ne prétend donc pas rendre compte de l'évolution d'agrégats dans des peuplements réels. Il s'agit par contre d'un bon outil pour présenter des principes généraux susceptibles d'être vérifiés au moins en moyenne dans un peuplement, et pour comprendre les relations entre la structure spatiale et la survie en mélange d'une espèce moins compétitive.

[230] Nous avons vu au paragraphe (253.2) que la dynamique de la compétition était d'autant plus rapide que la ressource considérée était mobile : pour une ressource lente, on peut considérer que seuls les arbres périphériques seront atteints, alors que pour une ressource mobile tout l'agrégat pourrait disparaître.

265. Bilan

L'analyse et la simulation, sous certaines hypothèses simplificatrices, du modèle théorique de compétition pour les ressources du sol ont permis d'explorer les relations entre la structure spatiale d'une part, la survie d'une espèce moins compétitive en mélange d'autre part.

- A l'échelle du peuplement, nous avons vu que la survie pouvait être favorisée par une structure spatiale du mélange de type répulsion interspécifique, ainsi que par une structure spatiale agrégée de l'espèce moins compétitive. La survie s'est également avérée d'autant plus facile que la quantité de ressource disponible sur le site est élevée (sur une station donnée).

- Inversement, notre modèle a mis en évidence le rôle de la compétition dans l'évolution de la structure spatiale du peuplement, et en particulier l'apparition d'une structure spatiale agrégée pour l'espèce moins compétitive, et d'une répulsion interspécifique.

- Enfin, à l'échelle de l'arbre, nous avons vu l'importance des agrégats de différentes tailles, et le rôle particulier des arbres périphériques de ces agrégats.

Au chapitre (28), je reprendrai ces résultats pour les mettre en perspective avec notre question spécifique et le problème forestier de la gestion du mélange chêne et hêtre.

Dans ce chapitre, j'ai été confronté à certaines limites de l'utilisation de modèles théoriques en simulation.

- Pour simuler un modèle, il est nécessaire de l'implémenter en langage informatique, et en particulier de le transformer sous une forme discrétisée. Ce genre de transformation peut entraîner des artefacts dans le comportement du modèle, qu'il faut donc pouvoir contrôler, par exemple avec l'analyse du modèle initial.

- Notre modèle simple comporte un nombre déjà important de paramètres, auxquels il faut attribuer des valeurs lors des simulations. Faute de données, certains paramètres sont fixés arbitrairement. Il est important de pouvoir mesurer la sensibilité du modèle par rapport à ces paramètres, et si possible de contrôler leur réalisme.

- Parce qu'il s'agit d'un modèle théorique simple, certains éléments du modèle sont excessivement simplifiés, et ont pourtant une influence importante sur le comportement final. C'est le cas par exemple du voisinage, ou encore de la mobilité de la ressource. Dans ce cas un effort conceptuel est nécessaire pour interpréter les résultats des simulations.

- Dans tous les cas il est indispensable de garder une certaine distance par rapport aux résultats du modèle simple, et de savoir retourner vers les objets réels plus complexes. Pour cela, la confrontation même qualitative à des données me semble indispensable. Nous allons voir dans le chapitre suivant comment les modèles dendrométriques peuvent être utilisés pour ce retour au réel.

27. Les modèles dendrométriques peuvent servir à préciser certains paramètres.

270. Introduction.

Le modèle de compétition spatialisée pour une ressource du sol, construit au chapitre (25) et utilisé au chapitre (26), a apporté quelques éléments de réponse qualitatifs à la question de la survie en mélange d'une espèce moins compétitive. Nous avons vu que la condition de survie est assez sensible aux différents paramètres du modèle, qui sont souvent difficiles ou impossibles à mesurer directement, ce qui rend délicat l'utilisation du modèle sur des cas réels précis.

L'objectif de ce chapitre est de montrer comment, une fois le modèle théorique construit, des modèles dendrométriques peuvent nous aider à préciser certains paramètres ou certaines hypothèses.

Dans un premier temps (sous-chapitre 271), nous utiliserons un modèle de croissance pour préciser la portée des interactions entre arbres. Nous verrons ensuite (sous-chapitre 272) comment ces mêmes données peuvent nous aider à confronter les hypothèses de compétition et de coopération.

271. Comment estimer la portée des interactions entre arbres ?

Au chapitre (26), nous avons utilisé le voisinage V1(R) pour modéliser la compétition locale entre arbres voisins. Dans ce sous-chapitre, nous allons utiliser des données de croissance pour estimer la portée des interactions R.

271.1. Les données de croissance permettent de généraliser aux peuplements réels la notion de portée des interactions.

Nous avons vu au paragraphe (233.4) que la croissance individuelle en surface terrière des arbres dépendait de leur environnement local, et nous avons approché ce dernier par un indice très simple, $ng_i(R)$, égal à la somme des surfaces terrières individuelles des arbres situés à une distance inférieure à R de l'arbre A_i (équation 233.e). Cet indice correspond en fait à une mesure de la compétition définie sur le voisinage V1(R). Si R est bien choisi, l'indice $ng_i(R)$ représentera bien l'environnement local, et le modèle de croissance "arbres dépendant des distances" (équation 271.a) représentera bien le comportement de l'arbre A_i. Inversement, si R est trop petit ou trop grand, l'indice ne sera pas représentatif de l'environnement local et le modèle ne donnera pas de bons résultats.

Equation 271.a $$\Delta G_i = \alpha + \beta G_i + \gamma ng_i(R)$$

A priori, la valeur optimale de R varie d'un arbre à l'autre, mais à l'échelle du peuplement on peut définir une portée moyenne des interactions qui correspond à la valeur de R pour laquelle le modèle (271.a) a le meilleur comportement moyen[231]. Sur le critère du comportement du modèle de croissance (271.a), cette portée moyenne correspond également à la valeur de R pour laquelle le voisinage V1(R) se rapproche le plus du voisinage réel, complexe, des arbres du peuplement. Elle généralise donc à un peuplement réel la notion de portée du voisinage définie au paragraphe (253.3).

Pour estimer la valeur optimale de R, j'ai choisi d'ajuster successivement le modèle de croissance (271.a) pour différentes valeurs de R (R=2, 4, ..., 20m) sur un même jeu de données ; puis d'évaluer la qualité du modèle par le coefficient de détermination R^2 obtenu sur d'autres jeux de données[232]. Gourlet-Fleury (1998) et Ferry (com. pers.) ont utilisé une méthode similaire pour étudier les interactions entre arbres en Guyane française.
Pour obtenir une estimation correcte, il est bien sûr préférable d'avoir une grande quantité de données[233]. J'ai choisi pour cette raison d'illustrer la méthode d'estimation de R dans un premier temps sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, sur lequel nous avons beaucoup de données. Nous verrons ensuite comment elle peut être appliquée à la placette du Beau Poirier, plus proche de notre question spécifique, mais sur laquelle nous avons beaucoup moins de données.

---

[231] Le critère de mesure de la qualité du comportement du modèle reste à préciser...
[232] Attention R^2 n'est pas le carré de R.
[233] En effet (i) pour assurer l'indépendance des observations, il est souhaitable que les arbres d'un même jeu de données ne soient pas compétiteurs directs ; (ii) si on veut réduire les effets de bord, il faut sélectionner des arbres distants d'au moins 20m des bords du dispositif ; (iii) enfin la qualité de la régression sera d'autant meilleure que les données utilisées présenteront une grande diversité d'indices $ng_i(R)$, c'est à dire de voisinage.

271.2. Sur l'ensemble du peuplement de Lamotte-Beuvron, on peut estimer à 7 m la portée moyenne des interactions.

Le dispositif de Lamotte-Beuvron (annexe B2) compte 5412 arbres en 1979, répartis sur 3.7 ha, avec des voisinages très variés dans des placeaux ayant subi des éclaircies de nature et d'intensité différentes. 3952 arbres ont survécu jusqu'en 1988. Ces données sont donc particulièrement bien adaptées à la détermination de la portée des interactions. Il s'agit toutefois d'un peuplement de pin sylvestre issu de plantation, si bien que les résultats obtenus ne pourront être utilisés directement dans notre modèle pour notre question spécifique sur le mélange chêne et hêtre.

Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, j'ai défini 4 échantillons (LB1 à LB4) constitués de 250 arbres tirés aléatoirement parmi les 3952 arbres vivants en 1988[234]. Chaque échantillon correspond donc à moins de 7% de la population totale en 1988, ce qui assure une relative indépendance des observations. Pour chaque arbre de ces échantillons, on connaît la position, la surface terrière en 1979 et en 1988, ainsi que la position et la taille des arbres voisins. J'ai donc utilisé le modèle (271.b) pour prédire l'accroissement en surface terrière entre 1979 et 1988, à l'aide de la surface terrière initiale et du voisinage.

Equation 271.b : $$\Delta G_{i(1979-1988)} = \alpha + \beta G_{i(1979)} + \gamma ng_{i(1979)}(R)$$

L'échantillon LB1 a été utilisé pour ajuster le modèle pour les différentes valeurs de R (R=2, 4, ..., 20 m). Le tableau (271.c) présente le résultat des 10 régressions linéaires effectuées sur ces données[235]. Pour mémoire, les paramètres du modèle sans indice de compétition (équation 233.d) figurent également en première ligne de ce tableau.

R	α	β	γ	$P(\gamma = 0)$	R² corrigé
sans indice	-55	0.83		$<10^{-5}$	0.691
2m	-20.1	0.76	-0.073	$<10^{-5}$	0.716
4m	16.4	0.72	-0.038	$<10^{-5}$	0.733
6m	33.1	0.74	-0.023	$<10^{-5}$	0.739
8m	39.9	0.75	-0.014	$<10^{-5}$	0.742
10m	37.8	0.77	-0.0091	$<10^{-5}$	0.737
12m	39.7	0.78	-0.0066	$<10^{-5}$	0.736
14m	49.8	0.78	-0.0052	$<10^{-5}$	0.735
16m	50.5	0.78	-0.0042	$<10^{-5}$	0.733
18m	59.9	0.79	-0.0037	$<10^{-5}$	0.733
20m	68.2	0.79	-0.0033	$<10^{-5}$	0.733

Tableau 271.c : Ajustement des paramètres du modèle (271.a) par régression linéaire, pour différentes valeurs de la portée R.

- Le paramètre γ représente d'une certaine façon l'effet moyen des arbres localisés dans le voisinage V1(R) sur la croissance de l'arbre central. Les valeurs de γ diminuent lorsque R augmente, ce qui confirme que les arbres les plus éloignés ont un effet moins important que les arbres proches, et que le voisinage de type V3(R) serait plus réaliste que le voisinage V1(R). Nous y reviendrons au paragraphe (271.5).

[234] Sont exclus de ces sous-populations les arbres des zones entre les placeaux, pour lesquels les mesures de circonférence sont moins précises, les arbres distants de plus de 20 m du bord du dispositif, et les arbres ayant posé un problème quelconque.
[235] J'ai utilisé pour cela le logiciel Statlab.

- Pour chacun des échantillons LB2, LB3 et LB4, j'ai calculé les valeurs du coefficient de détermination[236] R^2 pour les différents modèles correspondant à R=2m, ..., R=20m. La figure (271.d) présente les résultats obtenus. On voit en particulier que, pour les 3 échantillons, c'est pour une portée R comprise entre 6 et 8m que le modèle correspond le mieux aux données : on peut donc conclure que, sur l'ensemble du peuplement, la portée moyenne des interactions est d'environ 7m.

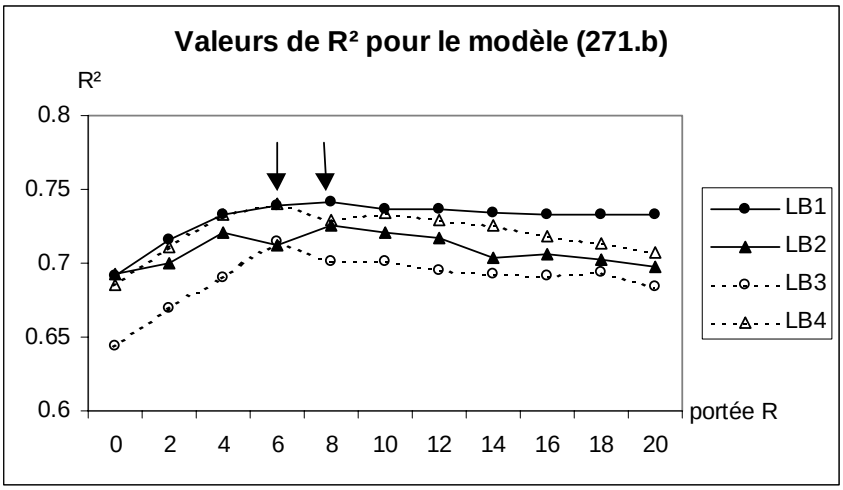


Figure 271.d : Evolution du coefficient de détermination du modèle (271.b) pour différentes valeurs de la portée R, pour les échantillons LB1 à LB4 (pour LB1 il s'agit du R^2 corrigé).

Toutefois les variations du coefficient de détermination en fonction de la portée R sont relativement faibles, ce qui confirme que le voisinage réel est plus complexe que le modèle V1(R). La portée moyenne obtenue par cette méthode doit donc être interprétée avec précaution, et correspond plutôt à un valeur moyenne des portées des interactions entre arbres dans le peuplement, qui peut être très variable d'un arbre à l'autre.

- On peut s'étonner tout particulièrement de la persistance des valeurs de R^2 relativement élevées jusqu'à des portées de 20 m, c'est-à-dire pour des surfaces trois fois plus grandes que pour R=6 m. En effectuant les mêmes calculs pour des portées plus grandes (figure 271.e), on peut observer que les valeurs de R^2 diminuent plus fortement entre 20 et 30 m, et qu'à partir de 40 m l'indice de compétition n'apporte plus d'information (γ n'est plus significativement non nul). Cette persistance semble indiquer l'existence d'une compétition plus globale, similaire à celle qui apparaît dans notre modèle via le compartiment S_G (cf. 254.1), et qui pourrait correspondre à la différence de densité entre les différents placeaux[237]. Elle pourrait toutefois également traduire des phénomènes d'hétérogénéité de la fertilité[238].

[236] Les données étant différentes de celles utilisées pour l'ajustement du modèle, il s'agit bien cette fois du coefficient de détermination R^2, et pas du R^2 corrigé.
[237] La portée de 20 m coïncide avec la largeur des placeaux.
[238] Lors de la mise en place du dispositif, un test d'homogénéité sur la hauteur des arbres avait permis de conclure à l'existence d'une fertilité plus faible au milieu du dispositif (Bouchon, 1977). Toutefois les quelques analyses de sol ou des données de croissance réalisées en 1997 n'ont pas mis en évidence d'hétérogénéité sur le dispositif.

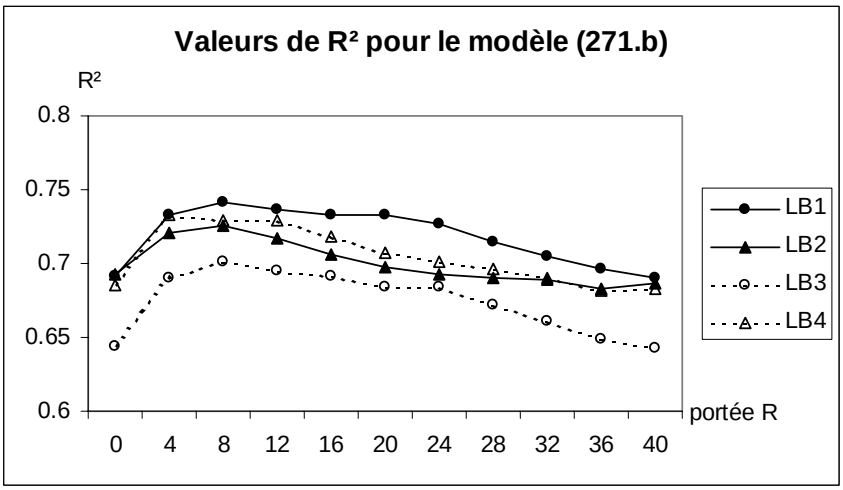


Figure 271.e : Evolution du coefficient de détermination du modèle (271.b) pour des portée R plus grandes, pour les échantillons LB1 à LB4 (pour LB1 il s'agit du R² corrigé).

271.3. On peut distinguer des portées différentes selon le statut social des arbres.

Selon leur statut social, les arbres ont des comportements différents. Nous avons vu au paragraphe (002.2) qu'on peut améliorer les performances des modèles "arbres dépendant des distances" en tenant compte de ce statut. Je propose de suivre une approche similaire pour le calcul de la portée des interactions, et plus précisément de calculer indépendamment une portée pour des arbres dominés, des arbres dominants, et des arbres intermédiaires.

Parmi les arbres du dispositif de Lamotte-Beuvron, j'ai donc distingué 3 sous-populations : une sous-population d'arbres dominés ($C \leq 36\,cm$); une sous-population d'arbres intermédiaires ($C \in [48\,;51\,cm]$) et une sous-population d'arbres dominants ($C \geq 64\,cm$). Les bornes de ces intervalles ont été choisies de façon à ce que chaque sous-population ait un effectif d'environ 400 arbres[239]. Dans chaque sous-population, comme au paragraphe précédent, j'ai défini 4 échantillons de 200 arbres tirés aléatoirement (respectivement notés LB11, LB12, LB13 et LB14 pour les arbres dominés ; LB21, LB22, LB23 et LB24 pour les arbres intermédiaires ; et LB31, LB32, LB33 et LB34 pour les arbres dominants). J'ai utilisé les échantillons LB11, LB21 et LB31 pour ajuster le modèle de croissance (271.a) ; puis les autres pour le valider.

Les figures (271.f), (271.g) et (271.h) présentent l'évolution du coefficient de détermination[240] du modèle pour différentes portées R=2 ; … ; 20 m pour chacune des sous-populations. La valeur de R^2 pour R=0 correspond à celle obtenue pour le modèle sans indice de compétition, c'est-à-dire l'effet taille seul (équation 233.d). Les 3 sous-populations présentent des comportements légèrement différents.
Dans les trois cas, la proportion de variance expliquée par l'effet taille est beaucoup plus faible que précédemment, ce qui est normal puisque l'intervalle de circonférence considéré est réduit[241].

[239] Pour obtenir un nombre d'arbres suffisant dans chaque sous-population, j'ai cette fois conservé les arbres des zones entre placeaux et les arbres près du bord du dispositif. Quelques points aberrants ont été supprimés.
[240] Pour les échantillons LB11, LB21 et LB31, qui ont servi à ajuster les modèles, j'ai utilisé le R² corrigé.
[241] Dans le cas particulier des arbres intermédiaires, comme on ne considère que 4 circonférences différentes (de 48 à 51 cm), cet effet est non significatif et j'ai utilisé $\beta = 0$. Pour les 2 autres sous-populations, l'effet taille reste significatif et la part de variance expliquée est équivalente à celle expliquée par le voisinage.

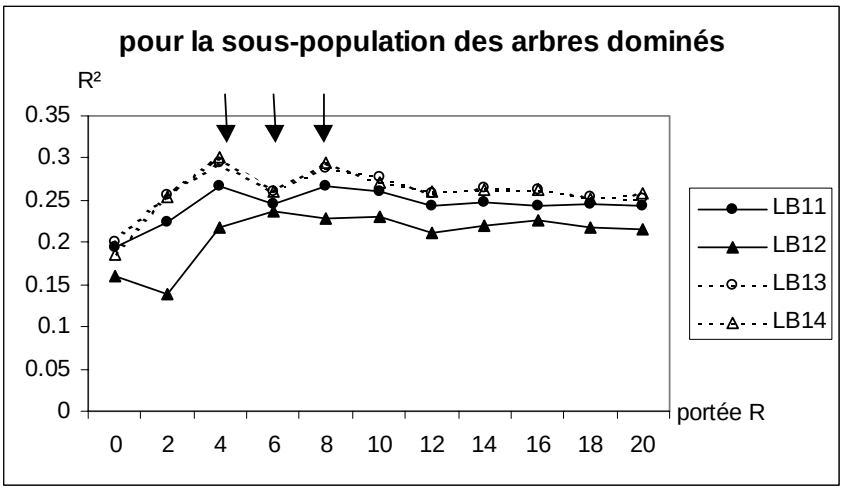


Figure 271.f : Evolution du coefficient de détermination du modèle (271.b) pour différentes valeurs de la portée R, pour les échantillons LB11 à LB14 correspondants à la sous-population des arbres dominés (pour LB11 il s'agit du R² corrigé).

- Pour la sous-population des arbres dominés (figure 271.f), le modèle de croissance présente un comportement optimal pour des portées de 4, 6 ou 8 m selon l'échantillon. La portée moyenne des interactions serait donc d'environ 6 m. Toutefois, les variations du coefficient de détermination en fonction de la portée restent assez faibles, et comme précédemment on n'observe pas de décroissance forte jusqu'à 20m.

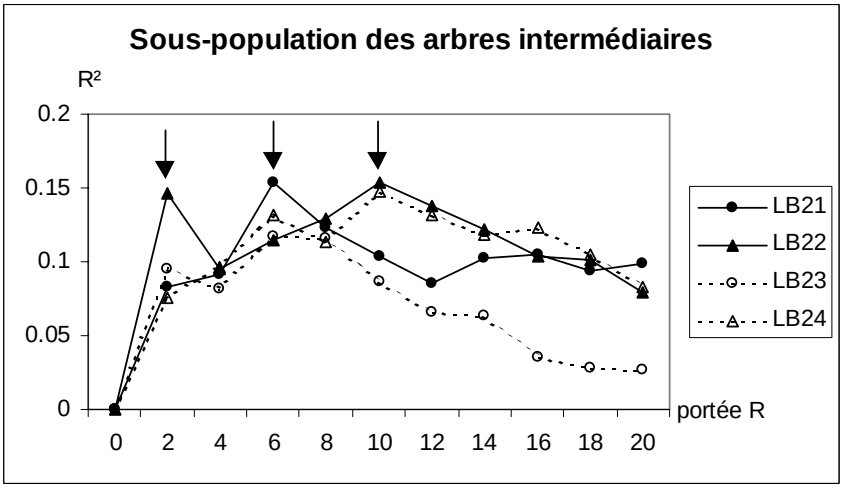


Figure 271.g : Evolution du coefficient de détermination du modèle (271.b) pour différentes valeurs de la portée R, pour les échantillons LB21 à LB24 correspondants à la sous-population des arbres intermédiaires (pour LB21 il s'agit du R² corrigé).

- Le comportement des arbres intermédiaires est légèrement différent, et surtout beaucoup plus variable d'un échantillon à l'autre, ce qui laisse penser que cette sous-population intermédiaire comporte encore des arbres de statuts différents. Selon les échantillons, l'optimum du modèle intervient pour des portées de 2, 6 ou 10m, mais dans tous les cas on assiste à une décroissance forte du coefficient de détermination pour les distances supérieures à 10m.

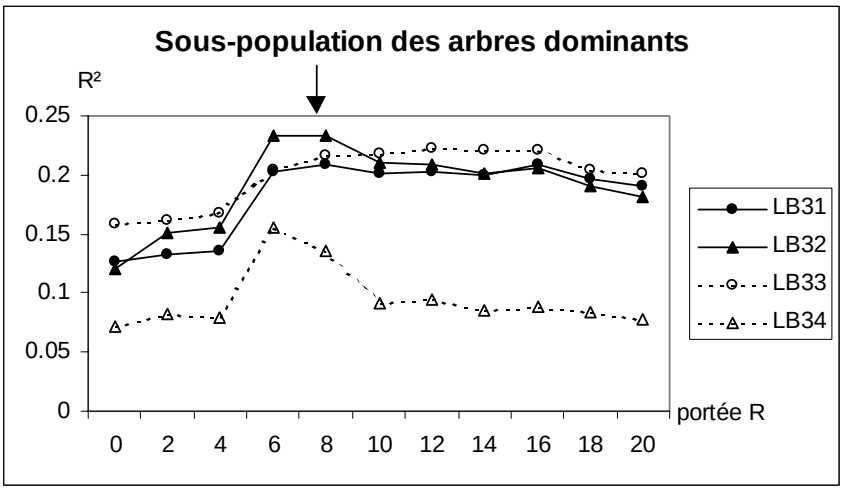


Figure 271.h : Evolution du coefficient de détermination du modèle (271.b) pour différentes valeurs de la portée R, pour les échantillons LB31 à LB34 correspondants à la sous-population des arbres dominants (pour LB31 il s'agit du R^2 corrigé).

- Enfin, pour les arbres dominants, on obtient également un résultat optimal pour une portée de 6 à 8m, mais les variations du coefficient de détermination sont encore différentes : le voisinage proche (jusqu'à 4m) semble avoir peu d'effet sur la croissance, alors que le voisinage lointain (jusqu'à 16m) a un effet presque aussi fort que les voisins à 6m, au moins pour 3 échantillons.

Sur ces échantillons, on observe donc bien de légères différences[242] de comportements, ce qui va dans le même sens que les résultats obtenus par Tomé & Burkhart (1989) sur le modèles de croissance. Ces différences semblent également conformes à l'intuition des forestiers : des arbres dominés plus sensibles au voisinage proche (jusqu'à 8m) et des arbres dominants plutôt sensibles au voisinage à moyenne distance (6 à 16m). Les arbres intermédiaires ont un comportement plus variable, et sont surtout sensibles au voisinage jusqu'à 10m.

Ils illustrent également l'insuffisance du modèle de voisinage utilisé pour notre modèle théorique, qui ne tient pas compte du statut de l'arbre. Ils suggèrent en particulier de l'améliorer en utilisant des portées différentes selon le statut de l'arbre.

271.4. Sur le dispositif du Beau Poirier, les données moins nombreuses permettent d'estimer la portée de l'effet du hêtre sur le chêne à environ 14 m.

Le dispositif du Beau Poirier (annexe B1), ne comporte en 1995 que 69 chênes et 125 hêtres sur 1ha. Nous disposons donc de peu de données pour estimer la portée des interactions, et contrairement à l'application précédente on ne peut donc pas envisager de limiter les effets de bord ou de chercher à définir des échantillons d'arbres indépendants : les analyses porteront sur l'ensemble des arbres du peuplement.
Par contre, nous avons vu au paragraphe (243.3) que les comportements des chênes et des hêtres sont relativement différents. Il faut donc *a priori* estimer indépendamment la portée des effets du chêne et du hêtre sur la croissance du chêne ou sur celle du hêtre. J'ai choisi comme au paragraphe (243.3) de me limiter à étudier l'effet des deux espèces sur la croissance du chêne, qui est plus importante pour notre question spécifique.

[242] Il serait toutefois nécessaire d'effectuer ces calculs sur un plus grand nombre d'échantillons pour pouvoir tester si ces différences sont significatives (Mugglestone, com. pers.).

Les modèles utilisés pour étudier ces deux portées d'interactions sont les mêmes que ceux utilisés au paragraphe (243.3), ajustés sur l'ensemble des données : le modèle (271.i) pour la portée de l'effet du chêne sur le chêne, et le modèle (271.j) pour la portée de l'effet du hêtre pour le chêne. La figure (271.k) présente les deux courbes, correspondant à l'évolution du coefficient de détermination corrigé des deux modèles en fonction de la portée du voisinage V1(R) sur lequel ont été calculés les indices $ng_{i.C}(R)$ et $ng_{i.H}(R)$.

Equation 271.i : $$\Delta G_{i(C)} = \alpha_C + \beta_C G_i + \gamma_C ng_{i.C}(R)$$

Equation 271.j : $$\Delta G_{i(C)} = \alpha_C + \beta_C G_i + \delta_C ng_{i.H}(R)$$

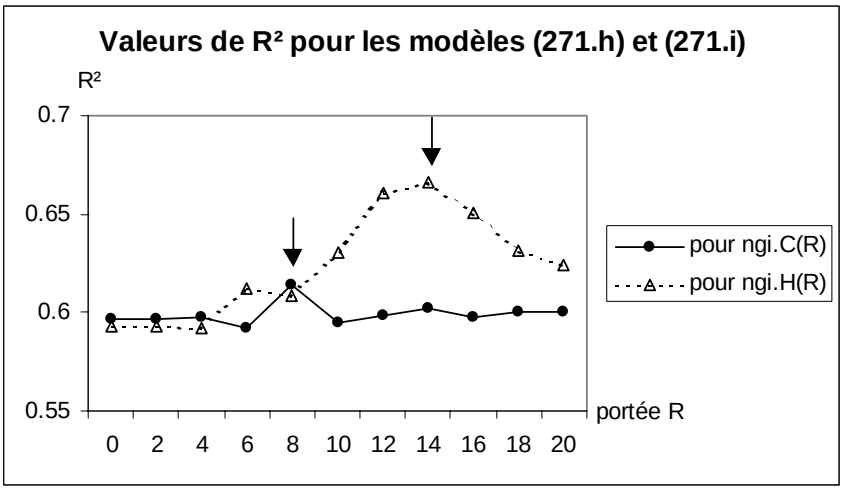


Figure 271.k : Evolution du coefficient de détermination (R^2 corrigé) des modèles (271.i) et (271.j) pour différentes valeurs de la portée R, pour les arbres de la placette du Beau Poirier.

Les régressions ne mettent en évidence un effet significatif des indices, au seuil de 5%, que pour R=8 m pour l'indice $ng_{i.C}(R)$, et $R \geq 10$ m pour l'indice $ng_{i.H}(R)$. En comparant les valeurs du coefficient de détermination corrigé pour les différentes portées, on peut conclure que la portée moyenne de l'effet du hêtre sur le chêne est de 14m, et celle de l'effet du chêne sur le chêne d'environ 8m. Toutefois, les données sont insuffisantes pour préciser la portée moyenne en fonction du statut des arbres.

271.5. Cette méthode permet également d'évaluer des modèles de voisinage plus complexes.

Nous avons vu aux paragraphes (253.3) et (271.3), que le voisinage V1(R) ne donnait pas de très bons résultats en terme de représentation de la compétition locale. Je propose donc de comparer ses performances avec le voisinage V3(R), intuitivement plus réaliste, défini au paragraphe (253.3). Pour ce nouveau voisinage, l'indice de compétition s'écrit selon l'équation (271.l), et nous pouvons comme précédemment calculer le coefficient de détermination du modèle en fonction de la portée du voisinage R. J'ai choisi d'effectuer ces calculs sur les sous-populations d'arbres dominés et dominants du dispositif de Lamotte-Beuvron, en utilisant les échantillons définis au paragraphe (271.3). Les calculs du nouvel indice $ng_i(R)$ ont été réalisés en modifiant légèrement la routine déjà utilisée au paragraphe (233.4) (cf. annexe D6), et comme précédemment les modèles ont été ajustés sur les échantillons LB11 et LB31, les autres échantillons servant de validation.

Equation 271.l $$ng_i(R) = \sum G_i * [1 - \frac{d(i,j)}{R}]$$

- La figure (271.m) présente les résultats obtenus pour les 2 sous-populations. La portée moyenne obtenue avec ce voisinage ne diffère pas sensiblement de celle obtenue avec V1(R) ; le modèle présente un comportement optimal entre 6 et 8 m pour les arbres dominés, et à partir de 8 m pour les arbres dominants.

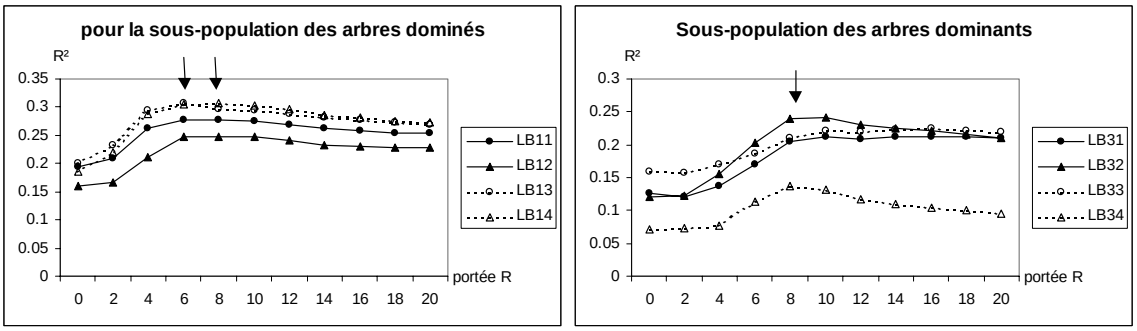


Figure 271.m : Evolution du coefficient de détermination du modèle (271.a) avec le voisinage V3(R), pour différentes valeurs de la portée R, pour les sous-populations des arbres dominés et dominants (pour LB11 et LB31 il s'agit du R^2 corrigé).

- Les courbes obtenues permettent également de comparer le comportement des 2 familles de modèles (correspondant aux 2 types de voisinage). Les valeurs du coefficient de détermination R^2 obtenues avec les 2 voisinages sont tout à fait comparables, ce qui tend à montrer que le voisinage V3(R) n'est finalement pas plus proche des données que V1(R). Par contre, la forme générale des courbes obtenues avec V3(R) pour la sous-population des arbres dominés est plus satisfaisante car elle présente un optimum, contrairement à celle obtenue avec le voisinage V1(R), ce qui permet de définir plus facilement la portée moyenne. Pour les arbres dominants, la forme des courbes obtenues est comparable à celle des courbes correspondant au voisinage V1(R), avec la persistance de fortes valeurs de R^2 jusqu'à 20 m pour 3 des échantillons.

- De façon générale, les courbes obtenues sont plus lisses avec le voisinage V3(R) qu'avec V1(R), ce qui est assez logique puisque dans le premier cas l'effet des voisins de plus en plus éloignés est de moins en moins perceptible.

271.6. Vers une définition du voisinage "par morceaux", et une estimation de l'effet moyen d'un arbre voisin.

Dans un peuplement réel, l'effet moyen d'un voisin à distance r sur la croissance d'un arbre quelconque peut être une fonction beaucoup plus complexe, avec par exemple plusieurs pics pouvant correspondre à des portées différentes pour la compétition pour différentes ressources. Je propose d'approcher cet effet par une fonction constante par morceaux (ce qui revient à donner des poids différents aux arbres localisés dans des couronnes concentriques autour de l'arbre cible) et pour simplifier de supposer que les valeurs de cette fonction sont définis tous les mètres (figure 271.n). Dans ce cas l'indice de compétition correspondant est défini par l'équation (271.o), et le voisinage peut être décomposé en une série des voisinages emboîtés V4(k), où chaque V4(k) correspond à la couronne égale à V1(k+1)-V1(k). Dans ce cas la notion de portée moyenne n'a plus beaucoup de sens car, selon la distance, les voisins peuvent avoir des effets très variables. Toutefois on peut définir la portée maximale des interactions R.

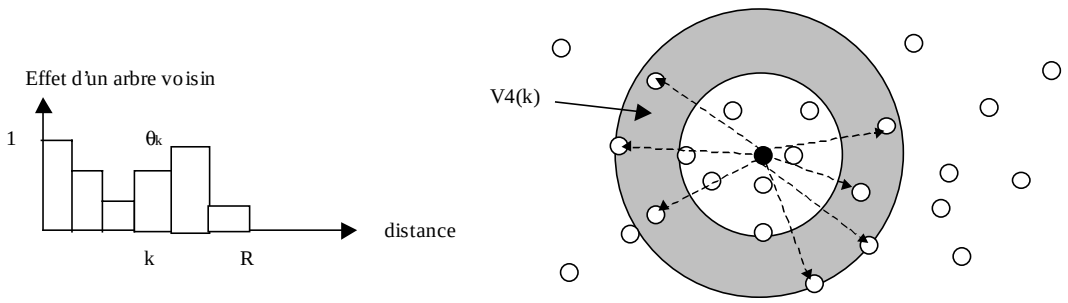


Figure 271.n : Décomposition de l'effet d'un arbre voisin en fonction de sa distance à l'arbre considéré, et schéma du voisinage V4(k) correspondant à une valeur particulière de k.

Equation 271.o : $$ng_i = \sum_{k=1}^{R} \theta_k * \sum_{\substack{j \text{ tel que} \\ d(i,j) \in [k-1,k]}} G_j = \sum_k \theta_k * ng_i(k)$$

En théorie, on peut chercher à optimiser le comportement du modèle (sur le coefficient de détermination ou tout autre indice) en fonction des paramètres θ_k, et donc ajuster les θ_k aux données, par exemple avec une procédure de régression multiple. Dans ce cas, les θ_k permettent de définir la forme du voisinage "moyen" à partir des données.

En pratique, sur les données de Lamotte-Beuvron mes premières tentatives n'ont pas été très concluantes, et n'ont pas permis de préciser la forme de la fonction d'interaction entre arbres. Gourlet-Fleury (1998) a rencontré les mêmes problèmes en forêt Guyanaise. Le problème principal vient du fait que les valeurs de $ng_i(k)$ calculées sur les différentes couronnes sont en général fortement corrélées, et la plupart du temps les coefficients obtenus par régression multiple ne sont pas significativement non nuls. Ceci est d'autant plus marqué que la largeur des couronnes est faible, mais même pour des couronnes larges les résultats obtenus sont insuffisants. Ainsi, sur l'échantillon LB11, en prenant seulement 3 couronnes assez larges, correspondant aux distances de 0 à 6 m, 6 à 12 m puis 12 à 18 m, seul le coefficient θ_1, correspondant aux proches voisins, est significativement non nul.

272. Comment confronter les hypothèses de compétition et de coopération ?

Dans le sous-chapitre précédent, nous avons vu comment l'utilisation de modèles dendrométriques pouvait aider à préciser la portée des interactions entre arbres. Nous allons maintenant utiliser d'autres modèles dendrométriques pour préciser la forme de ces interactions.

272.1. La placette du Beau Poirier et le dispositif de Lamotte-Beuvron présentent un problème assez similaire de confrontation entre les hypothèses de compétition et de coopération.

- La placette du Beau Poirier (annexe B1) est installée dans un peuplement mélangé de chênes et de hêtres, dans lequel la compétition interspécifique a tendance à éliminer le chêne (cf. 241.4). Au paragraphe (243.3), nous avons mis en évidence, en ajustant un modèle de croissance "arbres dépendant des distances" sur ces données, un effet négatif des hêtres voisins sur la croissance des chênes, mais également un effet positif des chênes voisins. Si le premier peut facilement être interprété comme le résultat de la compétition interspécifique, il est plus délicat de se prononcer sur le deuxième, qui pourrait n'être dû qu'à la corrélation négative entre les 2 indices, ou correspondre à un phénomène de coopération.

- Dans le dispositif de Lamotte-Beuvron (annexe B2) on trouve, sous la plantation de pin sylvestre, un taillis de châtaignier relativement hétérogène, limité au sous-étage par le forestier, qui ne pose donc pas de problème de compétition pour la lumière. Pour ce mélange particulier, on s'interroge sur l'effet du châtaignier sur le pin sylvestre par rapport aux ressources du sol. Le taillis de châtaignier est une formation végétale assez productive (voir par exemple Rullier-Breval, 1985), ce qui laisse présager un risque de compétition pour l'eau et les nutriments. Toutefois deux arguments nous amènent à faire l'hypothèse de l'existence d'un effet positif : d'une part la décomposition de la litière du châtaignier pourrait améliorer localement le niveau trophique du sol ; d'autre part certains forestiers suggèrent que le châtaignier peut récupérer l'humidité profonde et contribuer ainsi à augmenter la quantité d'eau disponible dans le sol superficiel pour le pin sylvestre (Soulier, com. pers.).

Le modèle théorique construit au chapitre (25) correspond à l'hypothèse que les interactions sont uniquement dues à la compétition pour les ressources du sol. Il pourrait donc être utilisé pour étudier la dynamique des deux dispositifs à condition que les hypothèses de coopération pour le chêne ou d'effet positif du châtaignier sur le pin sylvestre puissent être rejetées[243].

Il est important de remarquer que, même sous cette hypothèse exclusive de compétition, la dynamique du modèle conduit à l'existence d'un faible effet positif indirect des arbres moins compétitifs entre eux lorsqu'ils sont voisins (figure 272.a). Cet effet indirect est équivalent au problème de corrélation entre indices évoqué au paragraphe (243.3) : il vient du fait que les voisinages plus riches en chênes sont aussi en moyenne plus pauvres en hêtre. C'est d'ailleurs également ce qui permet d'expliquer l'influence de la structure spatiale sur la survie du mélange, que nous avons étudiée au chapitre (26).

---

[243] Le cas du mélange châtaignier pin sylvestre est toutefois particulier, parce que le châtaignier est coupé régulièrement et ne peut donc atteindre l'état d'équilibre. L'utilisation de notre modèle théorique nécessiterait donc quelques modifications.

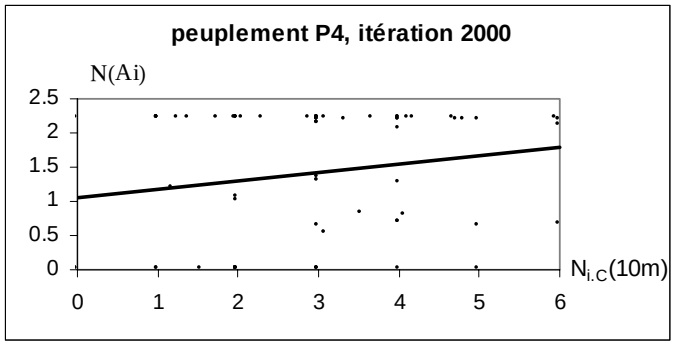


Figure 272.a : Corrélation significative (P=0.043) entre la biomasse active $N(A_i)$ et le nombre de chênes dans le voisinage $N_{i.C}(10m)$, pour le peuplement virtuel P4 après 2000 itérations.

- Si on fait l'hypothèse de l'existence d'un phénomène de coopération entre chênes dans le mélange chêne et hêtre, il serait nécessaire de modifier le modèle, par exemple en ajoutant dans l'équation d'évolution de la biomasse active des chênes un terme supplémentaire[244] Δ^+N_{coop}, fonction croissante du nombre de chênes voisins de l'arbre considéré (équation 272.b). Avec un tel modèle, la survie des chênes est encore plus favorisée par la présence d'autres chênes dans le voisinage, de même que la biomasse d'équilibre des chênes survivants.

Equation 272.b :

$$\text{Pour } A_i \text{ chêne, } \frac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(L_i) - c_i\right] + \Delta^+ N_{coop} \quad \text{avec } \Delta^+ N_{coop} = f_i * \sum_{j\ chêne} v_{ij}$$

- De même, si on fait l'hypothèse de l'existence d'un effet positif du châtaignier sur le pin sylvestre, il faut adjoindre à notre modèle un processus de recyclage ou d'accès à un compartiment de sol plus profond S_P pour le châtaignier (figure 272.c)[245]. Avec un tel modèle, et si le coefficient c_i du châtaignier est plus élevé que celui du pin sylvestre, le compartiment L_i du châtaignier, alimenté par le réservoir profond et par la litière, devient une source supplémentaire de ressource pour les pins sylvestres voisins, ce qui doit entraîner un effet positif des châtaigniers voisins sur la croissance du pin sylvestre.

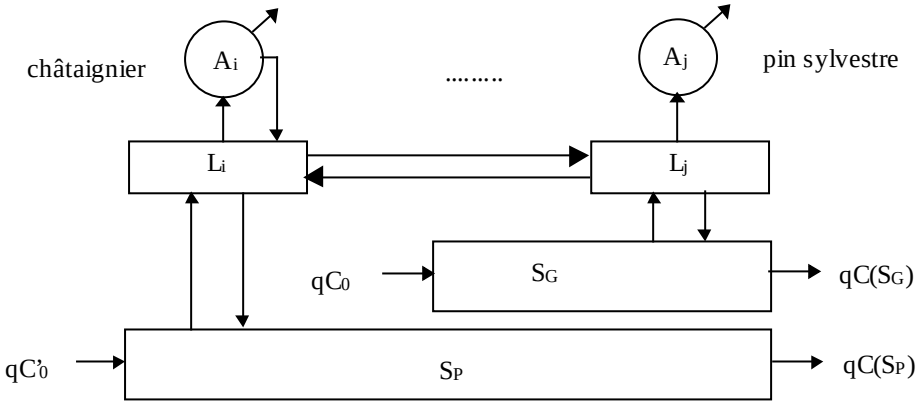


Figure 272.c : Schéma d'une extension possible de notre modèle théorique pour rendre compte d'un éventuel effet positif du châtaignier sur le pin sylvestre.

[244] Ce type de coopération interspécifique ne peut être modélisé simplement par un flux de ressource supplémentaire.

[245] Plus encore que pour le modèle précédent, il s'agirait bien de compartiments conceptuels, destinés à faciliter le raisonnement, et non de compartiments physiques clairement identifiés.

La confrontation entre ces différents modèles est *a priori* d'autant plus facile que les données disponibles sont importantes. J'ai donc choisi de traiter dans un premier temps le cas du dispositif de Lamotte-Beuvron, sur lequel nous avons plus de données. Nous verrons ensuite dans quelle mesure la méthode employée peut être utilisée sur la placette du Beau Poirier.

272.2. Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, en supprimant les corrélations entre indices on peut rejeter l'hypothèse de l'existence d'un effet positif du châtaignier sur le pin sylvestre.

On peut, sur les données du dispositif, effectuer les mêmes analyses que pour le mélange chêne et hêtre au paragraphe (243.3). Le tableau (272.e) résume les paramètres obtenus par régression multiple, pour le modèle de l'équation (272.d), où G_i et ΔG_i correspondent à la surface terrière et à son accroissement pour le pin sylvestre n°i, $ng_{i.PS}(R)$ est la somme des surfaces terrières des pins sylvestres voisins à moins de R m, et $ng_{i.Chât}(R)$ est la somme des surfaces terrières des châtaigniers voisins à moins de R m[246].

Equation 272.d : $$\Delta G_{i(PS)} = \alpha + \beta * G_i + \gamma * ng_{i.PS}(R) + \delta * ng_{i.Chât}(R)$$

	α	β	γ	P(γ=0)	δ	P(δ=0)	R² corrigé
R=4 m	-3.5	0.349	**-0.0106**	**P=8.10^{-5}**	-0.00308	P=0.89	0.7641
R=6 m	10.7	0.347	**-0.0085**	**P < 10^{-5}**	+0.00526	P=0.65	0.7690
R=8 m	13.6	0.350	**-0.051**	**P=5.10^{-5}**	+0.00088	P=0.91	0.7648

Tableau 272.e : Résultat de l'ajustement du modèle (272.e) aux données de croissance du dispositif du Lamotte-Beuvron, entre 1988 et 1997, pour R= 4, 6 et 8 m.

Ces premiers résultats mettent en évidence la compétition intraspécifique, c'est-à-dire l'effet négatif significatif des autres pins sylvestres voisins (indice $ng_{i.PS}(R)$) sur la croissance des pins sylvestres. L'effet du châtaignier n'est pas significatif, mais semble plutôt positif. Toutefois, comme dans le cas du mélange chêne et hêtre (cf. 243.3), les indices $ng_{i.PS}(R)$ et $ng_{i.Chât}(R)$ sont significativement corrélés ($P<8.10^{-6}$, pour un coefficient de corrélation de -0.20).
Bien que cette corrélation soit assez faible (figure 272.f), elle confirme la tendance à la répulsion interspécifique remarquée au paragraphe (221.5), pour laquelle nous avions évoqué l'impossibilité de planter les pins sylvestres sur les souches de châtaignier, et la régénération préférentielle du châtaignier dans les zones éclairées. On se retrouve donc, comme au paragraphe (243.3), dans l'impossibilité de conclure directement sur l'effet de châtaignier sur la croissance du pin sylvestre.

[246] Les données sur le châtaignier n'étant disponibles que pour 1997, c'est la surface terrière du châtaignier en 1997 que j'ai utilisée pour ce modèle, en faisant l'hypothèse qu'il s'agit d'une approximation raisonnable de la surface terrière en 1988.

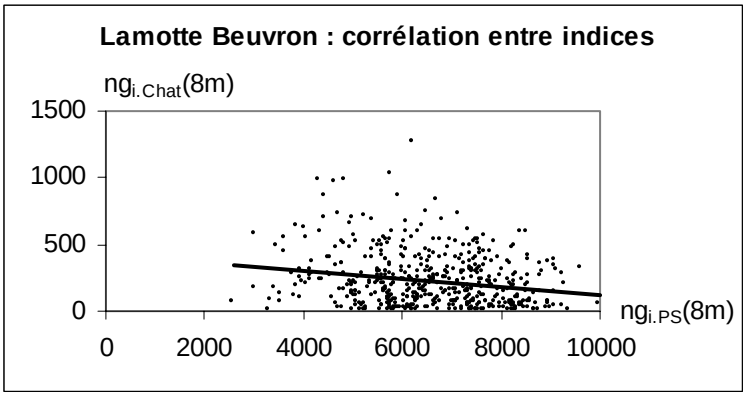


Figure 272.f : Corrélation entre les indices $ng_{i.PS}(R)$ et $ng_{i.Chât}(R)$, pour R=8 m.

Pour supprimer cette corrélation entre les indices, on peut se limiter à l'étude d'une sous-population constituée de pins sylvestres ayant tous une même valeur pour l'indice $ng_{i.PS}(R)$. Si ces arbres présentent en outre une variabilité suffisante de l'indice $ng_{i.Chat}(R)$, on pourra, sur ces données réduites, tester l'effet du châtaignier sans biais dû à la corrélation.
Pour cela, j'ai regroupé les 1832 pins sylvestres vivants en 1997[247] en 25 classes de valeurs de l'indice $ng_{i.PS}(R)$ (figure 272.h). La plupart des classes ont un effectif suffisant pour ajuster le modèle (272.i). Le tableau (272.j) donne quelques exemples des résultats de ces régressions : l'effet du châtaignier sur la croissance du pin sylvestre est rarement significatif, et lorsqu'il l'est, c'est un effet négatif.

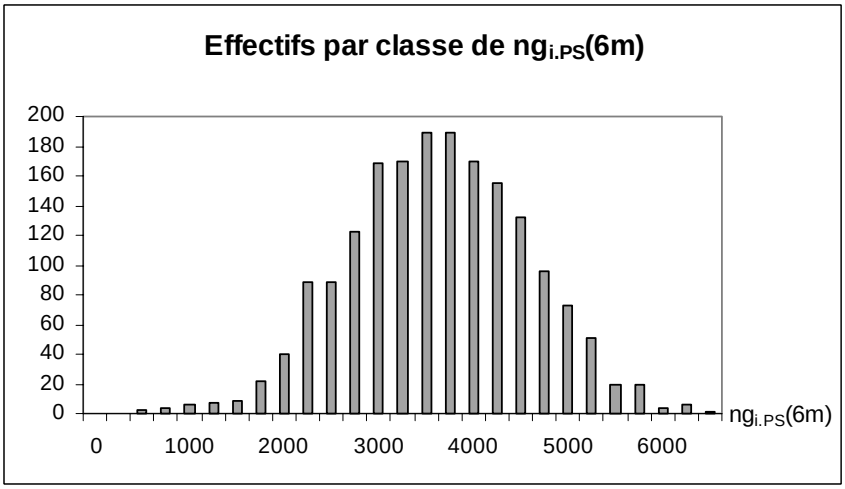


Figure 272.h : histogramme des effectifs de pins sylvestres par classe de l'indice $ng_{i.PS}(R)$ pour R=6m.

Equation 272.i : $$\Delta G_i = \alpha + \beta * G_i + \delta * ng_{i.Chât}(6m)$$

classe de $ng_{i.PS}(6m)$	α	β	δ	$P(\delta=0)$
2000-2500	-11.9	0.343	-0.0271	P=0.20
3250-3500	-8.6	0.345	**-0.0652**	**P=0.006**
2750-3000	-21.12	0.360	+0.0101	P=0.62

Tableau 272.j : Résultat de l'ajustement du modèle (272.i) aux données de croissance du dispositif de Lamotte-Beuvron, pour 3 classes de valeurs de $ng_{i.PS}(6m)$.

[247] Je n'ai pas tenu compte des arbres dans les zones entre les placeaux, ni des arbres ayant posé un problème quelconque.

Finalement, on peut conclure que l'effet moyen[248] du châtaignier mesuré par cette méthode est soit légèrement négatif, soit trop faible pour être mis en évidence par les données disponibles, ce qui nous amène à rejeter l'hypothèse de l'existence d'un effet positif du châtaignier sur le pin sylvestre, et donc le modèle (272.c).

272.3. Sur le dispositif du Beau Poirier, les données disponibles ne permettent pas de conclure.

Pour le dispositif du Beau Poirier, nous avons vu au paragraphe (243.3) que les indices $ng_{i.C}(R)$ et $ng_{i.H}(R)$ étaient également corrélés, ce qui nous empêche de tester directement, sur les données brutes, l'hypothèse de coopération entre chênes.

J'ai donc essayé, comme précédemment, de regrouper les chênes par classes de valeurs de $ng_{i.H}(6m)$. Comme les données initiales ne sont pas nombreuses, les effectifs obtenus par classe (figure 272.k) sont très faibles, et insuffisants pour mettre en évidence un effet quelconque du chêne sur la croissance de ses voisins, même pour la classe $ng_{i.H}(R)<100$, qui correspond en fait aux arbres qui n'ont pas de voisins hêtres. Les données du Beau Poirier ne permettent donc pas de confronter simplement les 2 hypothèses.

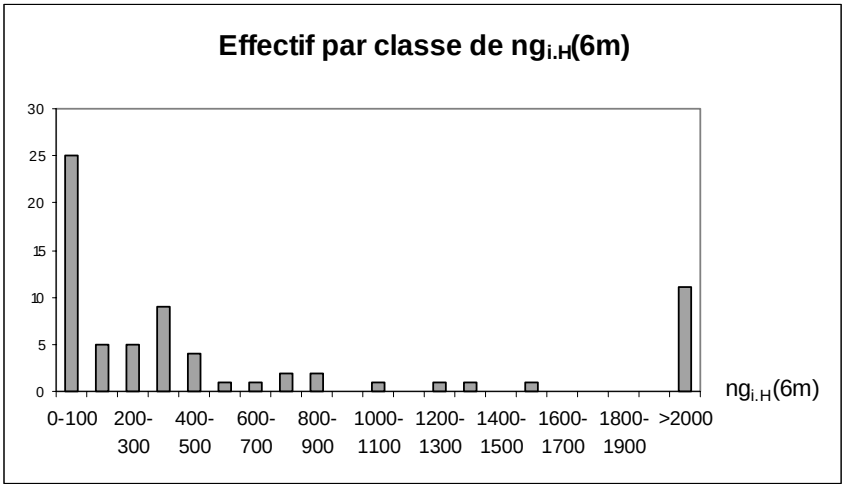


Figure 272.k : Histogramme des effectifs de chênes par classes de valeurs de $ng_{i.H}(6m)$.

[248] On peut s'attendre à ce qu'un éventuel effet du châtaignier sur le pin sylvestre soit différent selon le statut de l'arbre... les données disponibles ne sont toutefois pas assez nombreuses pour étudier cette hypothèse.

273. Bilan.

Dans ce chapitre nous avons vu l'intérêt d'utiliser des modèles dendrométriques simples, en complément d'un modèle théorique, pour préciser certains paramètres ou confronter des hypothèses. Ainsi, sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, les modèles de croissance arbre nous ont permis d'estimer la portée des interactions entre arbres, de confirmer la différence de comportement des arbres de statuts différents, et de rejeter l'hypothèse d'un effet positif du taillis de châtaignier sur le pin sylvestre. Sur la placette du Beau Poirier, les données ne sont pas suffisantes pour conclure.

Cette utilisation a posteriori des modèles dendrométriques présente toutefois certaines limites :

- Les différentes sources de variabilité individuelle ou d'hétérogénéité locale rendent difficile la mise en évidence, sur des données réelles, des phénomènes simples qu'on cherche à étudier avec des modèles théoriques.

- Les données disponibles ne sont pas toujours adaptées pour estimer les paramètres ou confronter les hypothèses. D'une part le nombre d'arbres mesurés est rarement suffisant pour mettre en évidence des phénomènes complexes, et d'autre part les variables mesurées dans les dispositifs ne correspondent pas forcément aux variables modélisées dans le modèle théorique. Le retour aux modèles dendrométriques peut donc être plus qualitatif que quantitatif.

- Les variables mesurées ou les indices dérivés sont souvent corrélés, ce qui rend délicat l'interprétation des résultats des modèles dendrométriques. Pour dépasser cette corrélation, il est nécessaire de restreindre les données utilisées, ce qui diminue d'autant la puissance des tests.

28. Bilan général.

Dans cette partie II, nous avons étendu notre hypothèse de représentation des peuplements de façon à tenir compte de l'espèce et de la taille des arbres. Les chapitres précédents illustrent comment, avec cette nouvelle hypothèse, la prise en compte de la structure spatiale permet de mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes. Elle s'avère en particulier utile :

- Pour décrire les peuplements forestiers : différentes fonctions dérivées de la fonction L(r) peuvent être utilisées pour caractériser, à plusieurs distances simultanément, la structure spatiale d'un peuplement mélangé ou irrégulier. La fonction intertype $L_{1.2}(r)$ permet en particulier de décrire la structure du mélange d'espèces en terme de répulsion ou d'attraction interspécifique, et peut également être utilisée pour caractériser la répartition spatiale de différentes sous-populations. D'autres fonctions, comme la fonction $K_{COR}(r)$, sont plus adaptées pour étudier la répartition spatiale de variables quantitatives, comme la circonférence. L'évolution de ces fonctions au cours du temps rend compte de l'évolution de la structure spatiale des peuplements. Nous avons vu, sur différents dispositifs, la diversité des structures spatiales rencontrées pour le mélange d'espèces ou d'autres caractéristiques des peuplements.

- Pour observer le comportement d'un peuplement, ou mesurer certains paramètres d'un modèle : la structure spatiale est le résultat de la dynamique du peuplement, qui affecte à la fois la survie ou la régénération des individus et l'évolution de leur taille. Les résultats de l'analyse de la structure spatiale d'un peuplement, couplés avec nos connaissances écologiques et forestières, peuvent donc donner des indications sur la nature des processus naturels impliqués dans son évolution. La fonction intertype par exemple nous renseigne directement sur la forme et l'intensité des interactions interspécifiques. Les fonctions de type Ripley et leurs dérivées permettent également d'estimer la portée des processus. Ces différents renseignements sont particulièrement utiles dans la phase de conception d'un modèle. Ainsi, l'analyse de la structure spatiale sur la placette du Beau Poirier nous a aidé à formuler la question, spécifique aux peuplements mélangés, étudiée au chapitre (26).

- Pour modéliser des peuplements et leur évolution : le formalisme des processus ponctuels marqués étend aux peuplements complexes le formalisme des processus ponctuels étudié dans la partie I, et s'avère tout à fait adapté à la simulation des peuplements complexes virtuels, mais aussi à la modélisation des processus de mortalité, régénération et croissance. Les modèles "arbres dépendant des distances", qui tiennent compte de la structure spatiale locale autour des arbres, sont la plupart du temps formellement identiques à de tels processus ponctuels marqués. Il est intéressant de remarquer qu'on peut retrouver, dans ces modèles (à l'intérieur des indices de compétition, des conditions de survie, etc. ...), des formes dérivées des fonctions d'analyse de la structure spatiale. La construction et l'ajustement de ces modèles pourraient être facilités par la prise en compte explicite de la structure spatiale. En suivant cette démarche, nous avons pu étudier l'influence de la structure spatiale sur la survie en mélange d'une espèce moins compétitive.

- Pour évaluer ou comparer entre eux, même qualitativement, différents modèles : les fonctions qui caractérisent la structure spatiale d'un peuplement complexe peuvent, comme dans la partie I, servir de critère d'évaluation ou de comparaison de modèles. On peut en effet comparer les courbes réelles avec les courbes obtenues pour des peuplements simulés, ou encore comparer entre elles des courbes obtenues par simulation. Ainsi, malgré le

manque de données, l'évolution de la structure spatiale du mélange simulée avec notre modèle théorique a pu être comparée à celle mesurée sur la placette du Beau Poirier.

Nous avons vu également la richesse de l'utilisation conjointe de modèles dendrométriques et de modèles théoriques, couplés avec l'analyse de la structure spatiale. L'aller retour entre les deux types de modèles a permis d'utiliser les avantages des deux approches et de construire progressivement un modèle pertinent pour répondre à notre question écologique spécifique. Le tableau (28.a) récapitule les différentes étapes de cette construction, en précisant les avantages et les limites des différents modèles successifs.

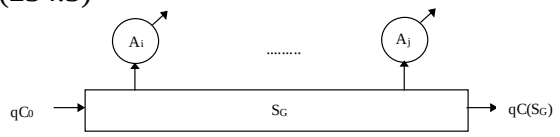
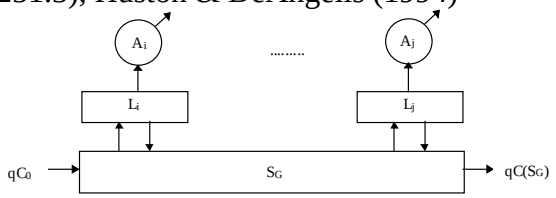
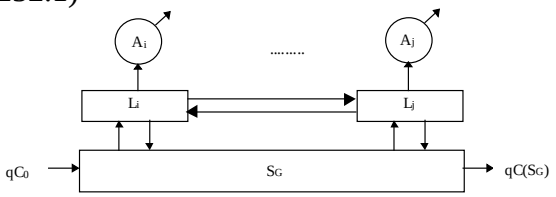
(233.3) et (243.2) $$\Delta G_i = \alpha + \beta G_i$$	modèle dendrométrique, modèle "arbres indépendant des distances". (+) : met en évidence la différence de comportement entre le hêtre et le chêne, (-) : ne permet pas d'étudier la compétition.
(234.3)  	modèle théorique non spatialisé. (+) : modélise spécifiquement la compétition pour les ressources du sol, (-) : ne rend pas compte de la coexistence d'espèces différentes en mélange.
(243.3) $$\Delta G_C = \alpha_C + \beta_C G + \gamma_C ng_C(R) + \delta_C ng_H(R)$$ $$\Delta G_H = \alpha_H + \beta_H G + \gamma_H ng_H(R) + \delta_H ng_C(R)$$	modèle dendrométrique, modèle "arbres dépendant des distances". (+) : met en évidence la compétition du hêtre sur le chêne, (-) : ne permet pas de distinguer la compétition pour les ressources du sol et pour la lumière.
(251.3), Huston & DeAngelis (1994)  	modèle théorique spatialisé. (+) : rend compte de la coexistence d'espèces différentes en mélange, (-) : ne permet pas d'étudier l'influence de la structure spatiale.
(252.1)  	modèle théorique spatialement explicite. (+) : rend compte de la coexistence d'espèces différentes en mélange, (+) : permet d'étudier l'influence de la structure spatiale, (-) : le retour au données est difficile.
(271.1) $$\Delta G_i = \alpha + \beta G_i + \gamma ng_i(R)$$ (272.2) $$\Delta G_i = \alpha + \beta * G_i + \gamma * ng_{PS}(R) + \delta * ng_{chât}(R)$$	modèles dendrométriques, modèles "arbres dépendant des distances". (+) permettent de préciser différents paramètres, par exemple la portée des interactions, (+) permettent de confronter différentes hypothèses, par exemple les hypothèses de compétition et de coopération.

Tableau 28.a : Récapitulation des différents modèles utilisés dans cette partie.

Ces modèles nous ont permis d'obtenir quelques éléments de réponse à la question spécifique "La structure spatiale peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive". Ces résultats qualitatifs sont des pistes pour la compréhension et la gestion des peuplements mélangés, et en particulier du mélange chêne et hêtre qui a servi de point de départ à cette réflexion.

- Notre modèle montre que la compétition pour les ressources du sol peut également expliquer une partie de la dynamique d'exclusion du chêne par le hêtre, qu'on attribue généralement surtout à la compétition pour la lumière. Ceci explique en particulier pourquoi les éclaircies par le haut au profit du chêne, qui réduisent la compétition pour la lumière, s'avèrent parfois insuffisantes pour assurer la survie du mélange. L'importance de la compétition pour les ressources du sol dans un tel peuplement mélangé est mal connue. On suppose généralement qu'elle est beaucoup plus intense lors de la phase juvénile (ce en quoi notre modèle théorique correspondrait donc plus à un peuplement très jeune qu'à un peuplement mûr), mais il serait intéressant de mesurer l'évolution de son intensité, par rapport à la compétition pour la lumière, au cours de la vie du peuplement et selon la sylviculture appliquée.

- La structure spatiale joue, dans notre modèle, un rôle très important pour la survie du chêne en mélange : une structure du mélange de type répulsion interspécifique, et une structure agrégée du chêne favorisent sa survie. Les éclaircies peuvent avoir une grande influence sur ces éléments, et jouent donc un rôle important dans la régulation du mélange. Les résultats du modèle rejoignent en fait des pratiques déjà répandues, et en particulier la mise en place d'agrégats ou de taches de chêne (Bastien & Otto, 1998) et l'élimination des hêtres trop proches. L'étude plus précise de la dynamique des agrégats dans notre modèle suggère de conserver les arbres périphériques de ces agrégats, qui souffrent certes de la compétition et donc risquent d'être commercialement peu intéressants, mais pourraient servir d'écran protecteur aux arbres du centre des agrégats.

- Le modèle simple que nous avons utilisé a mis en évidence l'importance de la forme et de la portée des interactions entre arbres dans la survie de l'espèce moins compétitive. Ce paramètre est encore mal connu et souvent modélisé de façon simpliste, ce qui pourrait expliquer les difficultés des modèles de croissance arbre à prévoir efficacement les évolutions individuelles des arbres. Sur le terrain, pour le sylviculteur, différents signes (contacts de houppiers, direction des grosses racines) sont souvent utilisés pour déterminer les voisins immédiats et aider à la détermination des compétiteurs. Il serait intéressant de profiter de cette expertise pour améliorer la modélisation de ces voisinages.

Ces différentes applications m'ont également permis de souligner les limites de l'utilisation de l'analyse de la structure spatiale, mais aussi des modèles dendrométriques ou théoriques, pour l'étude des peuplements complexes. Ces remarques rejoignent celles du chapitre (16) :

- L'utilisation de processus ponctuels marqués, ou de modèles théoriques, nous éloigne des objets et phénomènes concrets et complexes étudiés. C'est dans un premier temps un avantage, qui permet de clarifier les concepts et de mieux comprendre les phénomènes, mais il subsiste un risque de perdre de vue la réalité et de développer sans fin des modèles conceptuels auto-justifiés. L'utilisation de modèles dendrométriques en lien avec les processus ponctuels et les modèles théoriques nous assure un retour obligé aux objets réels par le biais de la confrontation aux données.

- Contrairement à d'autres domaines, où l'expérimentation est d'usage courant, le forestier doit la plupart du temps se contenter d'observer des systèmes non ou peu contrôlés. La construction de modèles permet de dépasser ce handicap (Legay, 1973), mais les données disponibles sont souvent inadaptées pour estimer les paramètres, ou confronter les hypothèses des modèles de peuplements complexes : données insuffisantes, variables non mesurables, données ou indices corrélés, etc. rendent difficile le retour à la réalité. Pour les peuplements gérés, l'action du sylviculteur influence également le comportement des arbres, et les données disponibles ne permettent pas toujours de modéliser le comportement naturel.

- Si l'hypothèse de représentation utilisée dans cette partie est plus adaptée que la précédente à l'étude des peuplements complexes, elle reste très insuffisante. Nous avons vu que d'autres variables, telles que la description du houppier et du système racinaire, ou de l'hétérogénéité du sol, sont nécessaires pour étudier plus précisément les interactions entre arbres et donc l'évolution des peuplements complexes. Nous y reviendrons dans les 2 parties suivantes.

III. La structure d’un peuplement forestier n’est pas toujours homogène.

L’analyse statistique n’est vraiment utile qu'à des personnes qui n'en n'ont pas la maîtrise, et n'est maîtrisée que par des personnes qui n'en n'ont pas vraiment l'usage.

Chessel, 1992.

Hétérogénéité de la densité locale à Hong Kong, vue du parc de rétrocession, novembre 1999.

30. Introduction

Dans les deux premières parties de ce mémoire, nous avons fait les hypothèses d'homogénéité et d'isotropie de la structure spatiale, nécessaires pour pouvoir définir et utiliser la fonction de Ripley et les fonctions dérivées (cf. 112.3 & 212.2). La plupart des méthodes simples d'analyse de la structure spatiale disponibles dans la bibliographie nécessitent également ces hypothèses (Ripley, 1979c), si bien que les écologues ou les forestiers sont souvent obligés, pour analyser leurs données, de les supposer homogènes et isotropes sans pouvoir forcément le vérifier ultérieurement.

En réalité, les systèmes biologiques, et en particulier les peuplements forestiers, sont fréquemment soumis à différentes sources d'hétérogénéité spatiale[249] (comme le sol, l'exposition, le climat, etc.) qui influencent plus ou moins fortement leur comportement et leur structure spatiale (Pacala & Tilman, 1994; Liski, 1995; Pélissier, 1995; Loreau, 1996; Allard *et al.*, soumis), et contribuent à leur diversité (Bruciamacchie *et al.*, soumis). L'étude de l'hétérogénéité[250] de cette structure peut donc *a priori* apporter des informations sur le fonctionnement de l'écosystème (Begon *et al.*, 1990, p.65; Kolasa & Pickett, 1991 in Pélissier & Goreaud, soumis). Toutefois l'analyse de la structure spatiale de semis de points hétérogènes est un problème délicat, qui nécessite un formalisme mathématique relativement complexe[251]. La notion même d'hétérogénéité est assez délicate, et n'est pas la même selon le point de vue de l'observateur.

L'objectif de cette troisième partie n'est donc pas de présenter une méthode rigoureuse d'analyse des peuplements hétérogènes, ce qui dépasserait de beaucoup le cadre de cette thèse, mais seulement de proposer, en complément des parties précédentes, quelques éléments de réflexion sur la notion d'hétérogénéité, et quelques pistes méthodologiques pour prendre en compte de façon très simple d'éventuelles hétérogénéités dans des applications pratiques.
Ces réflexions et propositions sont le fruit des discussions collectives avec J-P. Pascal, F. Houllier, R. Pélissier, M.A. Moravie, C. Gimaret, L. Blanc et F. Mercier, au sein du groupe de réflexion sur l'utilisation des outils d'analyse de la structure spatiale en forêt ; et de travaux en collaboration avec F. Collinet et R. Pélissier (Goreaud & Pélissier, 1999 ; Pélissier & Goreaud, soumis).

- Dans le chapitre (31), nous expliciterons la notion d'hétérogénéité, d'abord pour les processus ponctuels, puis pour les peuplements réels. Nous réfléchirons ensuite aux moyens de la détecter, et nous construirons une nouvelle hypothèse de représentation adaptée.

- Nous verrons ensuite, dans le chapitre (32), quelques éléments méthodologiques pour prendre en compte très simplement d'éventuelles hétérogénéités lors de la description et de la modélisation d'un peuplement forestier.

---

[249] Ils sont également soumis à différentes sources d'hétérogénéité temporelle (Begon *et al.*, 1990).
[250] Il en serait de même pour l'étude de l'anisotropie, que je n'ai pas abordée dans ce mémoire (Ohser & Stoyan, 1981; Stoyan & Benes, 1991; Mugglestone & Renshaw, 1996b).
[251] Voir par exemple Cressie (1993) et Stoyan *et al.* (1995) pour le formalisme des processus ponctuels hétérogènes, ou Matheron (1970) et Houllier (1983) pour le formalisme des variables régionalisées et ses applications en forêt.

31. Pour un peuplement forestier réel, la notion d'hétérogénéité n'est pas la même que celle définie pour un processus ponctuel.

310. Introduction.

L'hypothèse d'homogénéité que nous avons utilisée dans les parties I et II n'est pas toujours satisfaisante pour les systèmes biologiques, qui présentent souvent plusieurs sources d'hétérogénéité. Cependant la notion d'hétérogénéité n'est pas simple à définir ou à étudier, en particulier dans le cas d'un peuplement forestier réel, pour lequel on ne dispose que d'une réalisation du processus sous-jacent.

L'objectif de ce chapitre est de clarifier cette notion, et en particulier de préciser dans quelles conditions on peut parler d'hétérogénéité pour un peuplement forestier.

Pour cela, nous commencerons par expliciter la notion d'hétérogénéité dans le formalisme des processus ponctuels (sous-chapitre 311), ce qui nous permettra de simuler des peuplements virtuels hétérogènes. Nous reviendrons dans le sous-chapitre (312) sur les spécificités des peuplements réels, et nous verrons pourquoi il n'est pas toujours pertinent d'utiliser le formalisme des processus ponctuels pour étudier la structure de peuplements hétérogènes. Nous réfléchirons ensuite (sous-chapitre 313) à la notions d'hétérogénéité pour un peuplement forestier, avant de proposer au sous-chapitre (314) quelques éléments méthodologiques pratiques pour distinguer des peuplements homogènes de peuplements hétérogènes.

311. Les processus ponctuels peuvent modéliser des structures spatiales hétérogènes.

Le formalisme des processus ponctuels marqués présenté dans la partie II permet a priori de définir des processus ponctuels hétérogènes. Dans ce sous-chapitre, nous allons voir comment l'utiliser pour simuler des peuplements hétérogènes virtuels, mais aussi pour expliciter une première notion d'hétérogénéité.

311.1. Comment définir des processus ponctuels hétérogènes ?

Le formalisme des processus ponctuels ou des processus ponctuels marqués, présenté aux paragraphes (112.2) et (212.2), ne préjuge pas de l'homogénéité du processus étudié. Dans le cas général, les différentes propriétés d'un processus, comme la densité λ, la fonction de densité de paires de points g, ou la propriété de premier ordre d'une marque λ_M, peuvent varier avec la position (x,y), et on peut définir des valeurs locales, qu'on notera par exemple : $\lambda(x,y)$, $g((x_1,y_1),(x_2,y_2))$ et $\lambda_M(x,y,m)$. Ainsi, la valeur locale de la densité, noté $\lambda(x,y)$, est égale à l'espérance du nombre de points par unité de surface dans une surface élémentaire[252] dS centrée en (x,y) (équation 311.a). Cette espérance porte sur les différentes réalisations du processus[253] (voir par exemple Cressie, 1993, p.629).

Equation 311.a : $$\lambda(x,y) = \lim_{dS \to 0}\left(E\left(\frac{N(dS(x,y))}{dS(x,y)} \right)\right)$$

Un processus ponctuel homogène[254] est un cas particulier de processus ponctuel, pour lequel par définition (cf. 112.3), les différentes propriétés ont les mêmes valeurs sur tout le domaine d'étude. En particulier pour la densité, on a pour toute position (x,y), $\lambda(x,y) = \lambda$. Il en découle une première définition de l'hétérogénéité, au sens des processus ponctuels.

Par définition, un processus ponctuel est dit hétérogène[255] lorsqu'il n'est pas homogène, c'est-à-dire lorsque une au moins de ses propriétés varie avec la position (x,y).

Dans la suite de cette partie III, je m'intéresse plus particulièrement aux hétérogénéités de la propriété de premier ordre, c'est-à-dire de la densité $\lambda(x,y)$ du processus[256].

---

[252] Si, pour un semis de points, λ(x,y) est bien défini comme une limite pour une surface élémentaire dS qui tend vers 0, cette définition serait à moduler pour un peuplement forestier dans lequel les arbres occupent un certain volume.

[253] Les valeurs locales des autres propriétés du processus sont définies de façon similaire aux sous-chapitres (112) et (212).

[254] J'utilise ici, comme les forestiers et les écologues, le terme homogène ; dans la communauté des statisticiens on parlerait plutôt de processus stationnaire.

[255] J'utilise ici, comme les forestiers et les écologues, le terme hétérogène ; dans la communauté des statisticiens on parlerait plutôt de processus non stationnaire.

[256] Un exemple d'application à la propriété de second ordre est développé dans Pélissier & *Goreaud* (soumis).

311.2. Application à la simulation de peuplements virtuels hétérogènes.

Les outils de simulation de peuplements virtuels présentés aux sous-chapitres (113) et (213) sont généralisables aux processus ponctuels hétérogènes : il suffit de considérer que les différentes propriétés du processus, qui sont utilisées comme paramètres des simulations, peuvent varier dans l'espace. L'essentiel des routines informatiques est inchangé.

On peut ainsi définir très simplement un processus ponctuel de Poisson hétérogène, pour lequel la position des points est complètement aléatoire, mais suit une densité locale hétérogène (voir par exemple Diggle (1983, p.52) ou Tomppo (1986) pour plus de détails).

- La figure (311.b.(i)) présente un semis simulé très hétérogène, réalisation d'un processus de Poisson hétérogène très simple, pour lequel la densité locale est égale à 500 arbres par hectare dans la moitié supérieure du domaine d'étude, et à 100 arbres par hectare dans la moitié inférieure. Pour simuler un tel processus, on peut simplement simuler séparément puis superposer des parties de semis correspondant à des zones de densité locale constante.

- La figure (311.b.(ii)) donne un exemple plus général de processus de Poisson hétérogène, pour lequel la densité locale suit un gradient de 100 (en bas) à 500 (en haut) arbres par hectare. Pour simuler de tels processus, on effectue des tirages pseudo-aléatoires de points sur tout le domaine, mais on ne conserve chaque point qu'avec une probabilité proportionnelle à la densité locale du processus[257] (Diggle, 1983, p.52). Les routines informatiques utilisées pour simuler des semis sont détaillées en annexe (D1).

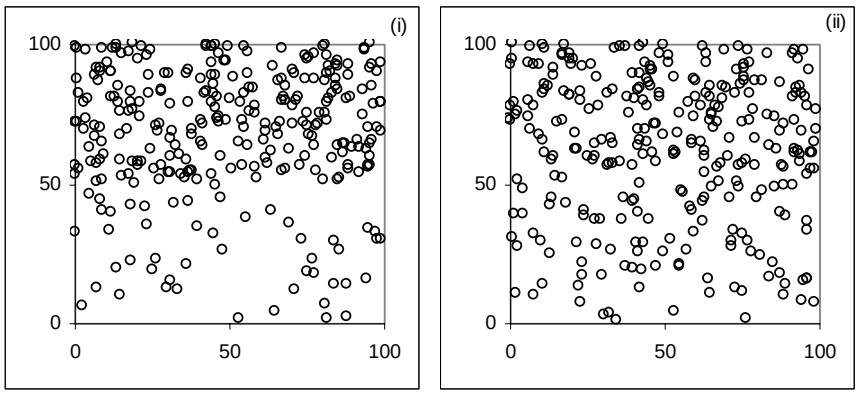


Figure 311.b : Exemples de réalisations de processus ponctuels hétérogènes : (i) un semis simulé très hétérogène, réalisation d'un processus de Poisson hétérogène correspondant à deux zones de densité différentes ; (ii) une réalisation d'un processus de Poisson hétérogène correspondant à un gradient de densité.

Dans le cas de peuplements forestiers, il est particulièrement intéressant de relier cette densité locale aux conditions locales d'environnement. Batista & Maguire (1998) utilisent de tels processus pour modéliser la régénération en forêt tropicale, en reliant la densité locale à la lumière au sol sous le couvert, mesurée aux noeuds d'une grille régulière.

[257] Le coefficient de proportionnalité n'est pas très important, il faut seulement qu'il soit suffisamment petit pour que toutes les probabilités soient inférieures à 1. Les tirages ont lieu jusqu'à obtention du nombre de points désiré.

311.3. L'estimation des valeurs locales de la densité permet de caractériser certains processus hétérogènes.

La densité est la propriété la plus simple d'un processus ponctuel, et je me limiterai ici aux hétérogénéités la concernant. Lorsque plusieurs réalisations d'un processus sont disponibles, on peut estimer les valeurs locales de la densité $\lambda(x,y)$ en utilisant la moyenne des valeurs de N(dS(x,y)) obtenues pour les différentes réalisations (équation 311.c). La précision de cette estimation dépend bien sûr du nombre de réalisations considérées, $N_{réalisations}$, et de la surface élémentaire dS utilisée, que j'appellerai par la suite "fenêtre d'échantillonnage".

Equation 311.c : $$\hat{\lambda}(x,y) = \frac{1}{N_{réalisations}} \sum_{i=1}^{N_{réalisations}} \frac{N_i(dS(x,y))}{dS(x,y)}$$

Pour un processus homogène, par définition l'espérance de ces estimations est la même quelle que soit la position (x,y), et les valeurs estimées sont très proches. Il reste toutefois une certaine variabilité due aux fluctuations aléatoires, qui dépend du processus considéré, mais est d'autant plus faible que le nombre de réalisations est élevé.

La figure (311.d) présente 4 réalisations d'un processus de Neyman-Scott homogène composé de 10 agrégats (de rayon 10 m, comportant 20 arbres) répartis sur une placette de 1 ha. En utilisant une surface élémentaire dS circulaire de rayon[258] R=5 m située au centre de la placette, et 1000 réalisations de ce processus, j'ai obtenu une estimation de la densité locale au point central de la parcelle de 0.020079 points par m², proche de la valeur théorique de 200 arbres par hectare.

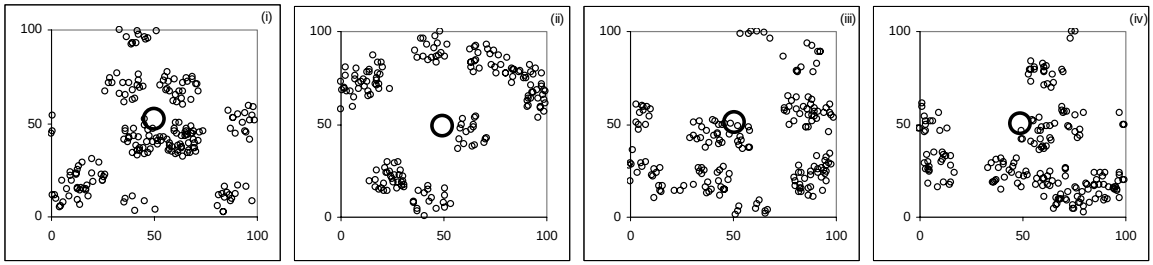


Figure 311.d : Exemple de 4 réalisations d'un processus de Neyman-Scott de 10 agrégats de rayon 10m, comportant 20 arbres chacun.

La figure (311.e) montre l'histogramme[259] des différentes valeurs locales estimées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, avec une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 5m, et pour 1000 réalisations du processus : il s'agit bien de valeurs proches, dont la distribution unimodale est centrée sur la valeur 0.02 qui correspond à une densité de 200 arbres par ha.

[258] J'ai choisi ici R=5m de façon arbitraire, nous reviendrons au paragraphe (314.1) sur la question de la taille de la fenêtre d'échantillonnage.

[259] Avec la méthode des noyaux, on pourrait également estimer une fonction de distribution continue pour ces valeurs locales. J'ai choisi de garder la représentation par histogramme qui est plus proche des outils utilisés par les gestionnaires.

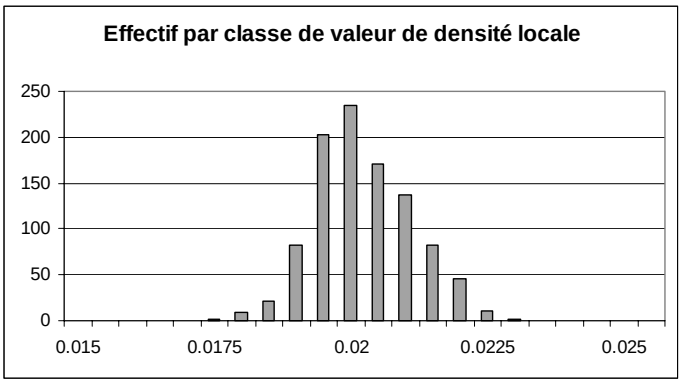


Figure 311.e : Histogramme des valeurs locales de la densité, estimées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, avec une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 5m, et pour 1000 réalisations d'un processus de Neyman-Scott.

Inversement, pour un processus ponctuel qui présente une hétérogénéité de la densité locale, les valeurs estimées en différents points du domaine sont différentes, et l'histogramme de ces valeurs reflète les valeurs de la densité locale du processus aux différentes positions considérées (en général il s'éloigne d'une distribution unimodale).
La figure (311.f) présente le résultat obtenu pour 1000 simulations du processus de Poisson hétérogène, correspondant à deux zones de densité différentes, présenté à la figure (311.b.(i)). L'histogramme des différentes valeurs locales de la densité estimées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, et avec une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 5m est cette fois fortement bimodal, et présente deux pics pour les valeurs 0.01 et 0.05 qui correspondent aux densités de 100 et 500 arbres par hectare utilisées pour simuler ce processus (cf. 311.2).

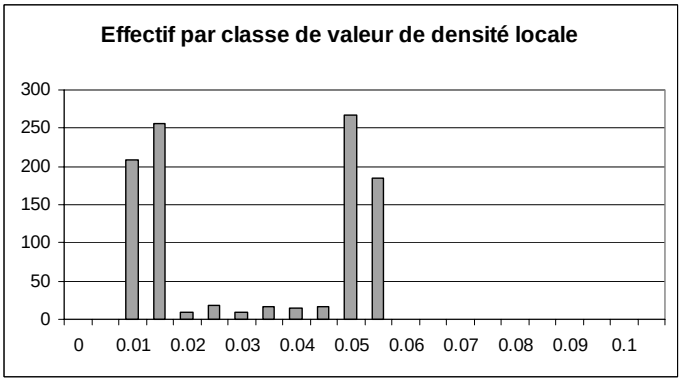


Figure 311.f : Histogramme des valeurs locales de la densité, estimées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, avec une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 5m, et pour 1000 réalisations du processus hétérogène présenté à la figure (311.b.(i)).

Lorsque plusieurs réalisations du processus sont disponibles, la comparaison des valeurs locales de la densité estimées en plusieurs points du domaine d'étude permet donc en général[260] de détecter les hétérogénéités de la densité. Le même principe peut également être utilisé avec d'autres propriétés du processus.

[260] On pourrait construire des processus hétérogènes très particuliers pour lesquels les valeurs de la densité locale suivraient également une distribution normale.

312. La spécificité des peuplements forestiers rend difficile l'usage de la définition de l'hétérogénéité au sens des processus ponctuels.

Dans ce sous-chapitre nous allons voir pourquoi, lorsqu'on étudie un peuplement forestier réel, le formalisme des processus ponctuels hétérogènes n'est pas forcément facile à utiliser.

312.1. Lorsqu'on étudie un peuplement réel, on ne dispose en général que d'une seule réalisation, qui ne suffit pas à estimer les propriétés locales du processus ponctuel sous-jacent.

Un peuplement forestier, comme tout système biologique, est intrinsèquement unique (Otto, 1998)[261]. On peut, pour l'étudier, considérer qu'il est l'expression d'un processus sous-jacent (comme nous l'avons fait dans les deux premières parties de ce mémoire), mais on ne dispose en général[262] que d'une seule réalisation de ce processus, à savoir les mesures de position (et éventuellement d'espèce et de taille) effectuées sur le peuplement réel.

Cette unique réalisation n'est pas suffisante pour caractériser les propriétés du processus sous-jacent. Ainsi, l'estimateur $\hat{\lambda}(x,y)$ défini au paragraphe (311.3) pour estimer la valeur de la densité locale $\lambda(x,y)$ est une moyenne, qui n'a de sens que pour un grand nombre de réalisations.
Considérons par exemple une seule réalisation du processus de Neyman-Scott de la figure (311.d). On peut calculer les valeurs de $N(dS(x,y))$ pour ce semis, mais ces valeurs ne caractérisent pas la densité locale du processus : elles prennent des valeurs très différentes de la valeur moyenne, varient d'une position à l'autre, et pour une même position d'une réalisation à l'autre (figure 312.a). En réalité ces variations traduisent simplement le fait que tout semis de points, même si il est la réalisation d'un processus ponctuel homogène, présente des irrégularités dans la position des points (les agrégats dans le cas d'un processus de Neyman-Scott), que nous avons jusqu'à présent considéré comme des éléments de structure.

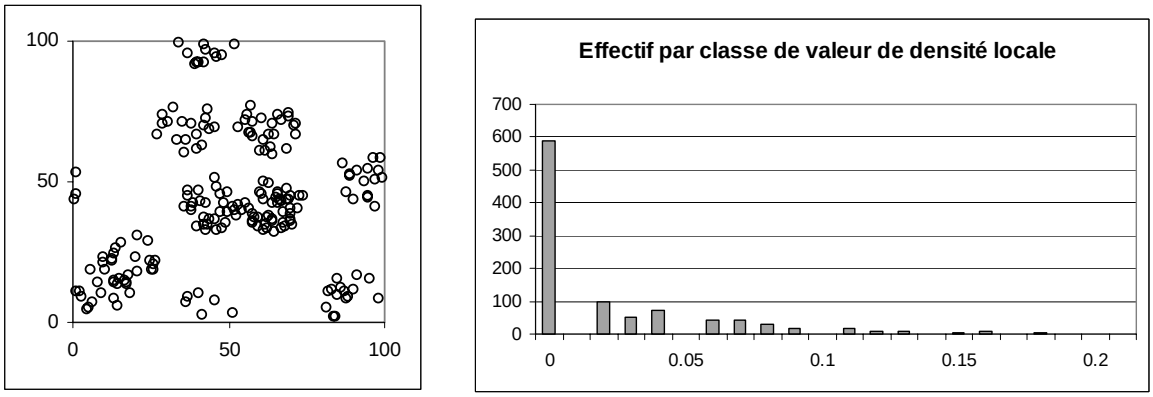


Figure 312.a : Une réalisation d'un processus de Neyman-Scott, et l'histogramme des valeurs de densité locales estimées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, avec une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 5m, pour cette seule réalisation.

[261] Pour citer Otto (1998, p.15) : "Chaque manifestation de la vie en forêt est unique... et en fin de compte ne peut jamais se répéter. C'est pourquoi il faut situer [...] au départ même de la connaissance écologique [...] l'observation directe de la nature et sa vision d'ensemble ordonnée par la pensée."
[262] Nous verrons toutefois une exception au paragraphe (321.1).

312.2. En réalité un semis unique correspond à la fois à des processus ponctuels homogènes et à des processus hétérogènes.

Avec une réalisation unique, le problème d'estimation du processus sous-jacent est sous-déterminé (cf. 133.2). En effet, l'information apportée par un seul semis de points n'est pas suffisante pour caractériser un processus ponctuel : un semis de points quelconque peut être la réalisation, plus ou moins probable, de plusieurs processus ponctuels homogènes ou hétérogènes. Les deux exemples suivant illustrent cette ambivalence.

- Considérons les semis de points agrégés de la figure (311.d), réalisations du processus de Neyman-Scott homogène défini au paragraphe (311.3). Ils peuvent aussi être obtenus par un processus de Poisson hétérogène : il suffit pour cela de considérer un processus de Poisson hétérogène dont la densité serait nulle partout sauf dans des disques placés aux emplacement où on souhaite obtenir les agrégats[263] (figure 312.b).

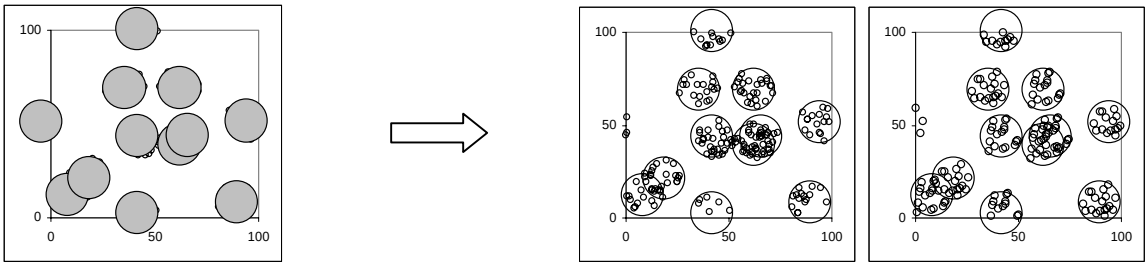


Figure 312.b : Principe d'un processus de Poisson hétérogène pour lequel la densité est nulle partout sauf dans des disques, et dont les réalisations sont similaires au semis agrégé de la figure (312.a).

- Le processus de Cox est un processus de Poisson doublement stochastique : pour chaque réalisation, on tire dans un premier temps de façon aléatoire les valeurs de la densité locale sur le domaine, et dans un deuxième temps la position des points en fonction de cette densité locale[264] (voir par exemple Diggle (1983, p.57) ou Tomppo (1986) pour plus de détails). Le processus de Cox est donc un processus ponctuel homogène (ses propriétés sont les mêmes en tout point du domaine d'étude), mais par construction chacune de ses réalisations présente une hétérogénéité de densité locale (figure 312.c), et pourrait également être obtenue à l'aide d'un processus de Poisson hétérogène. L'observation d'une seule réalisation ne permet donc pas de savoir si le processus sous-jacent est homogène (un processus de Cox) ou hétérogène (un processus de Poisson hétérogène).

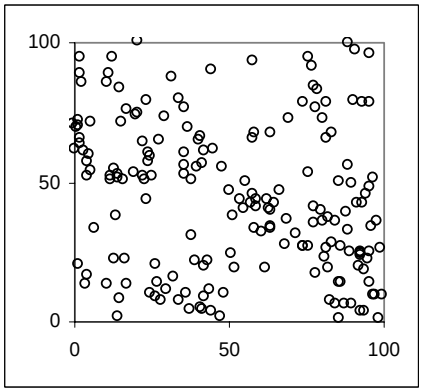


Figure 312.c : Une réalisation d'un processus de Cox.

[263] Il faut en fait considérer une densité deux fois plus importante pour les points de l'espace où deux disques se superposent, etc.

[264] La simulation se fait de façon similaire à celle d'un processus de Poisson hétérogène, avec une phase préalable de tirage aléatoire des valeurs de la densité locale sur une grille.

312.3. Finalement, la définition de l'hétérogénéité au sens des processus ponctuels construite au paragraphe (311.1) ne peut pas s'appliquer.

Nous avons vu que les irrégularités dans la position des points d'un semis, que nous avons jusqu'ici considérées comme des éléments de structure, peuvent aussi correspondre à des hétérogénéités. Si on ne dispose que d'un seul demis de points, il est impossible d'estimer correctement les valeurs locales du processus sous-jacent, ou même de déterminer si le semis provient d'un processus homogène ou d'un processus hétérogène. La définition de l'hétérogénéité pour les processus ponctuels n'a donc pas de sens pour un semis de points unique.

Pour lever cette sous-détermination, il est nécessaire de poser de nouvelles hypothèses ou d'apporter des informations complémentaires (cf. 133.3). Plusieurs stratégies sont envisageables.

- La stratégie la plus simple est de faire l'hypothèse d'homogénéité du processus sous-jacent. Associée avec l'hypothèse d'ergodicité (cf. 112.6), elle permet de remplacer dans les formules l'espérance portant sur les réalisations par l'espérance portant sur les différents points de l'espace. Il est alors possible d'utiliser le formalisme des processus ponctuels homogènes pour décrire et modéliser le processus sous-jacent : c'est ce que nous avons fait dans les parties I et II. Il est toutefois souvent difficile de tester la validité de cette hypothèse.

- Lorsque certains éléments nous amènent à penser que le peuplement n'est pas homogène, il est encore possible, en utilisant d'autres hypothèses ou des mesures complémentaires, d'utiliser le formalisme des processus ponctuels hétérogènes, et par exemple de définir des versions locales des fonctions L(r) ou $L_{1.2}(r)$. Toutefois les développements mathématiques correspondant sont plus complexes (voir par exemple Cressie, 1993, p.650; Stoyan *et al.*, 1995, p.125; Allard *et al.*, soumis) et ne permettent pas toujours de caractériser l'hétérogénéité de façon simple et utilisable par le forestier.

- L'apport de connaissances forestières ou écologiques sur une parcelle est une autre stratégie qui permet parfois de dépasser cette sous-détermination. Reprenons l'exemple du semis de Neyman-Scott (figure 312.d), et considérons qu'il représente une parcelle forestière. Si on sait que le sol de la parcelle est homogène, et que l'espèce étudiée a une régénération par taches, on pourra faire l'hypothèse que les agrégats proviennent du processus de régénération, et correspondent à des éléments de structure dans un peuplement homogène. On modélisera ce peuplement avec un processus de Neyman-Scott homogène. Inversement, si on sait que la régénération est diffuse, et si la composition du sol est différente au niveau des agrégats, on pourra considérer qu'ils traduisent une hétérogénéité du sol, et on modélisera dans ce cas le peuplement par un processus de Poisson hétérogène.

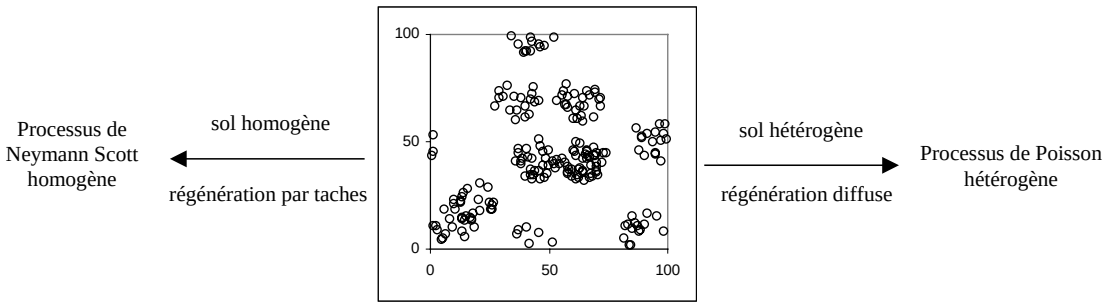


Figure 312.d : Selon les connaissances forestières ou écologiques sur la parcelle, un même semis de points peut être modélisé par un processus homogène ou hétérogène.

Pour la suite de cette partie III, j’ai choisi de me rapprocher du point de vue du forestier et de l'écologue, en insistant sur le caractère unique du peuplement étudié. Cela m'a amené à utiliser une autre définition plus intuitive de l'hétérogénéité, qui sera détaillée dans le sous-chapitre suivant. Je me suis ainsi éloigné du formalisme des processus ponctuels, en essayant toutefois d'en extraire des notions et des outils très simples, sans doute moins rigoureux, mais tournés vers des applications pratiques et plus faciles à comprendre et à mettre en oeuvre pour des non mathématiciens.

313. Comment définir l'hétérogénéité pour un peuplement réel ?

Nous avons vu, au sous-chapitre (312), que le formalisme des processus ponctuels n'était pas forcément adapté à l'étude de l'hétérogénéité d'un peuplement forestier. Dans ce cas particulier, la notion d'homogénéité ne peut donc plus être définie avec le formalisme des processus ponctuels, comme au paragraphe (112.3). Dans ce sous-chapitre, à partir d'exemples, nous allons revenir à une définition plus intuitive de l'hétérogénéité.

313.1. Selon les connaissances sur le peuplement étudié, les irrégularités dans la position des arbres sont interprétées comme des éléments de structure ou comme l'expression d'une hétérogénéité.

Nous avons vu au paragraphe précédent que les irrégularités dans la position des points d'un semis sont parfois considérées comme des éléments de structure, et parfois comme le résultat d'une hétérogénéité. Assez souvent, pour un forestier ou un écologue cette distinction correspond à une analyse des facteurs à l'origine de ces irrégularités : on considère que les éléments de structure sont le résultat de la dynamique du peuplement et des éclaircies, et que les variations des conditions locales de station peuvent induire des hétérogénéités.

- Les formations végétales sont sensibles aux conditions locales de l'environnement, comme le sol, la topographie, l'ensoleillement, l'humidité, etc., et on constate généralement que la composition et la structure d'un écosystème varient, d'un endroit à l'autre, en fonction des valeurs locales de ces facteurs (Begon *et al.*, 1990; Duncan, 1991; Tilman, 1993; Huston & DeAngelis, 1994; Couteron & Kokou, 1997). Pour un peuplement forestier, d'éventuelles variations de ces facteurs sur le domaine d'étude peuvent entraîner des différences locales de la composition du mélange, de la densité, ou de l'expression des processus naturels (régénération, croissance, mortalité). Ainsi, dans la réserve intégrale de la Tillaie, Lemée (1987) a observé que la survie des chênes a lieu essentiellement sur les podzols (figure 313.a.(i)). Collinet (1997) a montré sur le dispositif de Paracou (Guyane Française), que la densité de la plupart des espèces était influencée par le fonctionnement hydrodynamique des sols (figure 313.a.(ii)). On considère généralement ces irrégularités comme des hétérogénéité de la structure spatiale, et on parle dans ce cas d'hétérogénéité d'origine exogène, c'est-à-dire due à des facteurs extérieurs au système étudié.
  Lorsque les différents facteurs de l'environnement local ont été mesurés et cartographiés, l'analyse de ces cartes doit donc être un préalable à toute analyse de la structure spatiale. Nous y reviendrons au paragraphe (321.3).

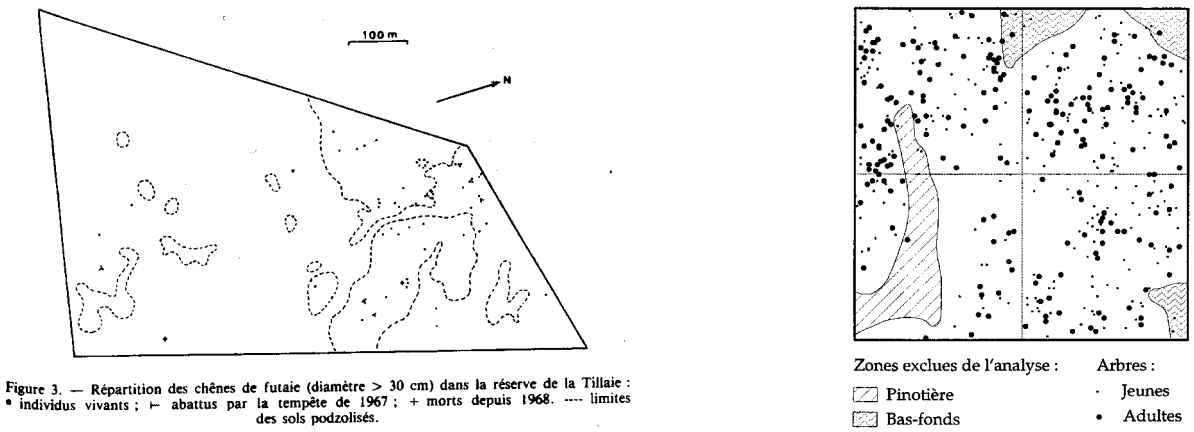


Figure 313.a : Deux exemples d'hétérogénéité d'origine exogène : (i) la survie du chêne dans la réserve intégrale de la Tillaie, in Lemée (1987) et (ii) la densité de *Licania alba* sur la placette 16 du dispositif de Paracou, in Collinet (1997).

- Un peuplement forestier est un système dynamique qui évolue constamment sous l'effet des processus naturels (régénération, croissance, compétition, mortalité) et des actions sylvicoles[265] (cf. 131 et 232), et nous avons vu dans les parties I et II que la position et les caractéristiques des arbres dépendaient directement de ces processus. Lorsque les conditions locales de l'environnement sont homogènes, les éventuelles irrégularités sont le plus souvent considérées comme des éléments de structure dus à ces processus.

Toutefois, dans certains cas, et en particulier quand les phénomènes étudiés se développent à grande échelle, on peut considérer que la dynamique du peuplement est à l'origine d'une hétérogénéité de la structure spatiale, et on parle dans ce cas d'hétérogénéité d'origine endogène, c'est-à-dire due à des facteurs internes au système étudié. Ainsi, sur le dispositif de Paracou (Guyane Française), Collinet (1997) puis Traissac (1998b) ont mis en évidence une hétérogénéité de la composition spécifique du peuplement liée à la compétition interspécifique entre le Wacapou (*Vouacapoua americana*) et le Gonfolo (*Qualea rosea)* (figure 313.b.(i)). En savane, certains processus naturels peuvent également être à l'origine de structures complexes (Thiéry *et al.*, 1995; Lefever & Lejeune, 1997; Couteron, 1998; Allard *et al.*, soumis), qui peuvent être considérés comme des éléments de structure ou des hétérogénéité selon l'échelle de l'étude (figure 313.b.(ii)). Nous y reviendrons au paragraphe (313.2).

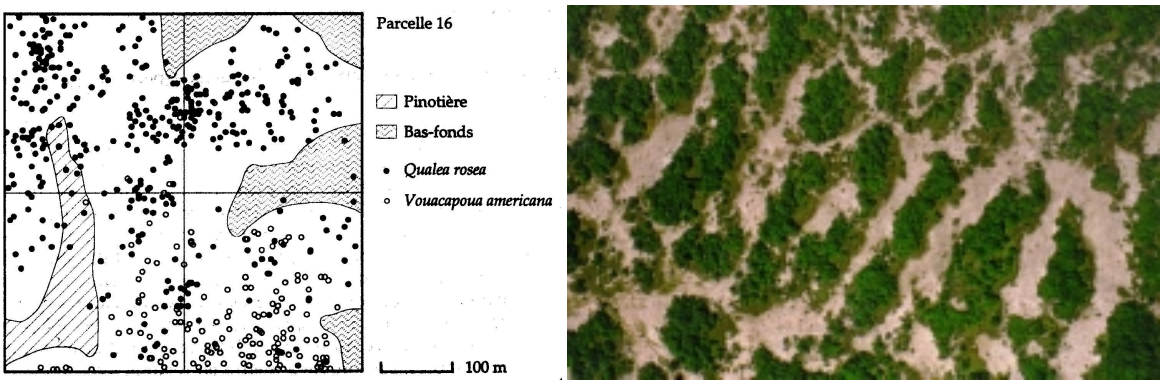


Figure 313.b : (i) Invasion du Wacapou (*Vouacapoua americana*) dans une plaque de Gonfolo (*Qualea rosea)* (in Collinet, 1997), et (ii) photo aérienne de savane (in Couteron, 1998).

La différence entre hétérogénéité d'origine endogène et hétérogénéité d'origine exogène est délicate, puisqu'elle dépend de la définition des frontières du système étudié. Dans le cas de la compétition entre le Wacapou et le Gonfolo par exemple, on parle d'hétérogénéité d'origine endogène si on étudie l'ensemble du peuplement mélangé, mais on pourrait aussi parler d'hétérogénéité d'origine exogène si on étudiait seulement l'ensemble des Gonfolos.

Finalement, cette première définition intuitive de l'hétérogénéité liée aux connaissances sur le peuplement est assez subjective, et dépend à la fois du point de vue adopté et des connaissances et des données disponibles sur le peuplement étudié. Si ces données sont insuffisantes, on retrouve le problème de sous-détermination évoqué au paragraphe (312.3), c'est-à-dire qu'il est impossible de savoir si une irrégularité de la position des arbres doit être interprétée comme un élément de structure, une hétérogénéité d'origine endogène ou une hétérogénéité d'origine exogène.

[265] Pour les peuplements gérés, l'histoire sylvicole du peuplement joue un rôle très important, voire prépondérant, sur l'évolution de la structure.

313.2. La notion intuitive d'hétérogénéité est aussi fortement liée à l'échelle d'observation.

Un peuplement forestier est un écosystème complexe, qui peut être étudié à plusieurs échelles[266] plus ou moins emboîtées, qui correspondent aux distances caractéristiques de différents processus biologiques, ou de différents choix du gestionnaire (Bouchon, 1995b) :

- Un arbre adulte occupe un espace au sol de quelques m² (échelle de 1m), et peut avoir un effet direct (par exemple par compétition) jusqu'à une distance de l'ordre de 10 m ;

- Dans un dispositif expérimental, la surface des placettes varie généralement de 0.1 à 1 ha (échelle de 30 à 100 m), et on peut définir des placettes d'échantillonnage, de plus petite surface, sur lesquelles sont estimées différentes variables du peuplement (échelle de 1 à 20 m) ;

- La structure spatiale d'un peuplement peut comporter des éléments (par exemple un agrégat, ou une plaque, ou encore une régularité) qui correspondent à des distances caractéristiques très variables, pouvant aller de quelques m à quelques centaines de m[267] ;

- Dans un massif forestier, qui peut s'étendre sur plusieurs km² (échelle de 1 km), la parcelle correspond à une surface de l'ordre de la dizaine d'hectares (échelle de 300m), et une station forestière ou un élément de relief peuvent s'étendre de quelques centaines de m² à plusieurs km² (échelle de 10m à 1km).

Le domaine d'étude joue un rôle important dans l'analyse de la structure spatiale d'un peuplement puisqu'il correspond à la surface sur laquelle les données sont disponibles. Dans la suite de cette partie, je parlerai d'échelle d'observation pour caractériser la taille caractéristique de ce domaine. Cette échelle peut être très variable selon les peuplements étudiés, et dépend bien sûr de l'objectif de l'étude.

Outre les connaissances forestières ou écologiques sur le peuplement, dont nous avons parlé dans le paragraphe précédent, la perception intuitive de l'hétérogénéité dépend de cette échelle d'observation. Le semis de points représenté à la figure (313.c) permet d'illustrer comment, selon l'échelle d'observation retenue, un même peuplement peut paraître homogène ou hétérogène.
Ce peuplement virtuel a été simulé par la superposition d'un semis de Poisson et d'un semis de Neyman-Scott (cf. 113.4). Il correspond à un peuplement de structure assez irrégulière, avec des arbres isolés et des agrégats, qui *a priori* pourraient aussi bien correspondre à des éléments de structure hérités de la dynamique du peuplement (par exemple une régénération par taches), qu'à une hétérogénéité du sol (variation de la fertilité locale et donc des conditions de croissance et de survie).

---

[266] J'utilise dans ce mémoire le terme échelle au sens de "distance caractéristique" et pas au sens des géographes : une grande échelle correspond à une grande distance caractéristique.
[267] Collinet (1997) présente une analyse des tailles caractéristiques très variables des éléments de la structure spatiale des principales espèces en forêt guyanaise.

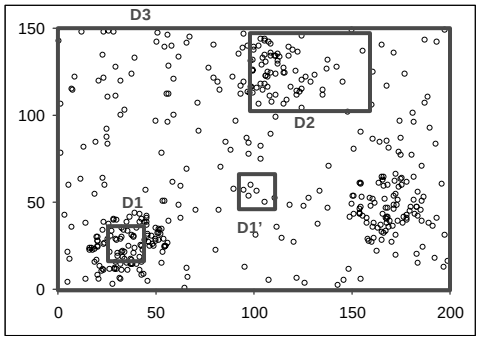


Figure 313.c : Un exemple de semis simulé qui peut être considéré comme homogène ou hétérogène selon l'échelle d'observation.

- Si on considère ce semis de points sur l'ensemble du domaine de définition D3, c'est-à-dire avec une échelle d'observation de 200m, on peut l'interpréter comme un semis homogène qui présente une structure agrégée[268], et peut être modélisé par la superposition d'un processus de Neyman-Scott et d'un processus de Poisson.

- Supposons maintenant qu'on ne dispose des données que sur le domaine d'étude D2, et donc pour une échelle d'observation de 50m (figure 313.d.(i)). Le semis de points serait alors perçu comme hétérogène, car il présente une forte différence de densité entre la moitié gauche et la moitié droite. Il ressemble dans ce cas au semis simulé fortement hétérogène de la figure (311.b.(i)).
  Le domaine d'étude D2 est trop réduit pour qu'on puisse savoir si la zone plus dense correspond effectivement à une hétérogénéité du processus sous-jacent (par exemple une hétérogénéité du sol) ou à un élément de macro-structure : il faudrait pour cela avoir plusieurs réalisations du processus sous-jacent (cf. 311.3), ou une cartographie du peuplement sur un domaine plus vaste.

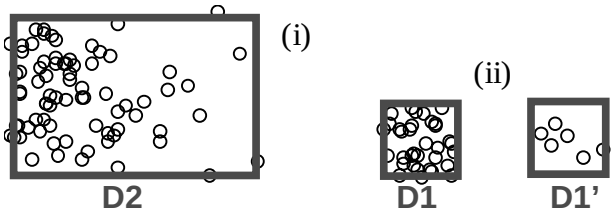


Figure 313.d : Perception du peuplement obtenue si on ne dispose des données (i) que sur le domaine D2, ou (ii) sur les domaines D1 ou D1'.

- Pour des domaines d'étude plus petits D1 ou D1', correspondant à une échelle d'observation d'environ 10m, on observerait un semis homogène, qui pourrait correspondre à un semis de Poisson, de densité variable (figure 313.d.(ii)). Cette fois, le domaine d'étude est trop petit pour permettre de détecter la structure en agrégat du peuplement.

- On pourrait enfin imaginer des échelles d'observation plus grandes, pour lesquels la structure du peuplement refléteraient l'hétérogénéité de la station, ou encore plus petites, pour lesquelles la présence d'un arbre serait une hétérogénéité de l'occupation du sol.

[268] Ce qui ne préjuge pas de l'origine biologique des agrégats.

313.3. J'ai choisi de définir la notion d'hétérogénéité, pour un semis de points unique, en fonction de l'échelle d'observation.

Les deux paragraphes précédents illustrent la subjectivité de la notion d'hétérogénéité lorsqu'on ne dispose que d'une seule réalisation du peuplement étudié. La perception du caractère hétérogène ou homogène d'un semis dépend de la quantité d'informations disponibles (Begon *et al.*, 1990, p.159; Kotliar & Wiens, 1990 in Kuuluvainen *et al.*, 1996), parmi lesquelles on peut distinguer les données mesurées sur le peuplement dans le domaine d'étude (cf. 313.2), et les autres connaissances sur le peuplement ou son environnement (cf. 313.1). Elle dépend donc aussi de l'objectif de l'étude, qui détermine la taille du domaine et le type de mesures effectuées.

- Dans le cas minimal où on ne dispose que des données mesurées sur le peuplement dans le domaine d'étude, la perception de l'hétérogénéité dépend essentiellement de l'échelle d'observation : pour un semis quelconque présentant des éléments de structures à plusieurs échelles, et pour une échelle d'observation E donnée, on peut en général étudier et caractériser les éléments de structure correspondant à des échelles inférieures (micro-structure), mais les éléments de structure correspondant à des échelles supérieures (macro-structure) ne peuvent être étudiés ou modélisés, et risquent d'être perçus comme des hétérogénéités. Ceci m'amène à proposer une deuxième définition de la notion d'hétérogénéité, plus intuitive et propre aux peuplements forestiers, qui se rapproche de la notion d'hétérogénéité utilisée par Getis & Franklin (1987), et que j'utiliserai dans la suite de cette partie :

Un peuplement forestier, représenté par un semis de points unique, sera considéré hétérogène si il présente des variations des valeurs locales de ses propriétés (et en particulier de la densité) à des échelles supérieures à l'échelle d'observation.

D'une certaine façon cette définition fait une séparation terminologie entre ce qui se passe à trop grande échelle pour être étudié, qu'on appelle hétérogénéité, et les phénomènes qui peuvent être étudiés ou modélisés, qu'on appelle structure.

- *A priori* cette définition ne convient plus dans le cas où on dispose d'autres connaissances sur le peuplement ou son environnement, puisqu'on on peut alors interpréter des éléments de structure en terme d'hétérogénéité et vice versa (cf. 313.1). Toutefois, la plupart du temps les variations des conditions locales de l'environnement (sol, pente, etc.) s'effectuent à des échelles plus grandes que celles de la dynamique du peuplement (compétition, régénération), si bien que pour des domaines d'étude de taille raisonnable (1 à 10 ha) la définition retenue restera satisfaisante en première approximation, et pourra servir de première étape d'étude de l'hétérogénéité.

Ces réflexions nous amènent à étendre l'hypothèse de représentation du peuplement pour tenir compte des deux types de situation :

H_3 : Un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1, ... , N), caractérisés par leur position (x_i,y_i) dans un plan horizontal, leur espèce e_i, et leur circonférence C_i. La structure du peuplement et l'environnement local, potentiellement hétérogènes, peuvent être caractérisés par différentes fonctions dépendant de la position, comme la densité locale du processus, $\lambda(x, y)$, ou une fonction de fertilité locale $F(x, y)$.

313.4. Ces réflexions permettent d'expliquer le comportement des fonctions L(r) calculées sur des peuplements hétérogènes.

Les fonctions de type L(r) ou $L_{1.2}(r)$ ne sont définies que sous l'hypothèse d'homogénéité du processus ponctuel sous-jacent[269] (cf. 122 et 221). Elles ne sont donc pas pertinentes pour décrire la structure spatiale de semis hétérogènes. La plupart des outils simples d'analyse de la structure spatiale d'un semis de points nécessitent, eux aussi, l'hypothèse d'homogénéité. Le calcul de l'estimation[270] des fonctions L(r) ou $L_{1.2}(r)$ reste bien sûr possible pour des semis hétérogènes, mais il n'a pas de sens et risque de donner lieu à des interprétations erronées (Pélissier & Goreaud, soumis).

Considérons un peuplement forestier qui présente une hétérogénéité de la densité locale. Les zones plus denses du peuplement peuvent être perçues comme de gros agrégats. Ils se traduisent donc par des valeurs positives de la fonction L(r). Si ces agrégats sont très gros, comme c'est le cas par exemple pour le semis très hétérogène de la figure (311.d.(i)), la fonction L(r) peut présenter des valeurs positives, en dehors de l'intervalle de confiance, persistantes pour les grandes distances (figure 313.e) (cf. 123.6).

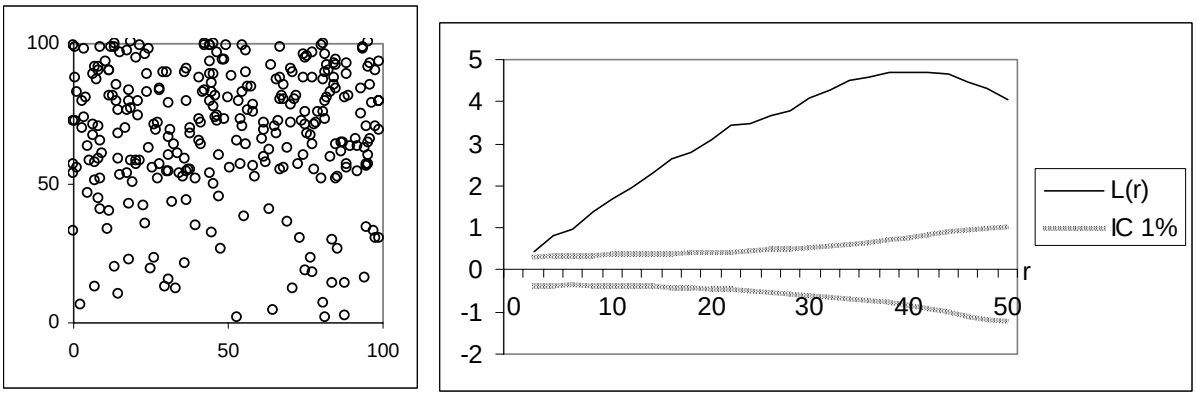


Fig. 313.e : Exemple d'un semis fortement hétérogène, et la fonction L(r) correspondante.

Cette persistance peut donc être considérée comme un indice de l'existence d'une hétérogénéité. Toutefois, il est important de noter qu'il ne s'agit pas d'un test rigoureux, car tous les peuplements hétérogènes ne présentent pas ce phénomène. Ainsi, la figure (313.f) présente un semis hétérogène, correspondant à une réalisation d'un processus de Cox (cf. 312.2), pour lequel la fonction L(r) reste dans l'intervalle de confiance aux grandes distances, car les zones plus denses sont dans ce cas plus petites.

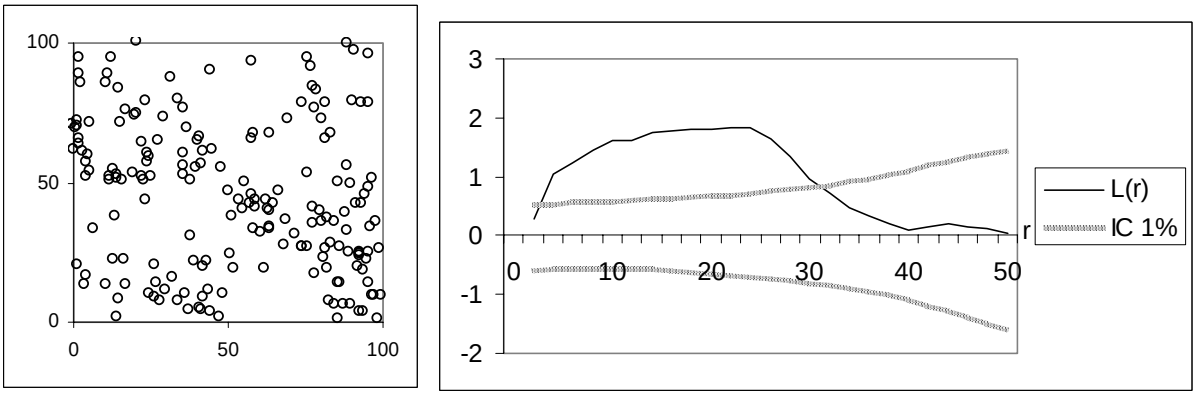


Fig. 313.f : Exemple d'un semis hétérogène réalisation d'un processus de Cox, et la fonction L(r) correspondante.

---

[269] En effet, elles sont directement reliées aux propriétés de second ordre du processus homogène, estimées à partir de valeurs moyennes calculées sur l'ensemble du domaine d'étude.

[270] Dans ce mémoire, j'utilise et je calcule des estimations des fonctions L(r) et K(r), mais pour simplifier les notations j'écris en fait "L(r)" à la place de " $\hat{L}(r)$ ", et "K(r)" à la place de " $\hat{K}(r)$ ".

314. Comment différencier un semis homogène d'un semis hétérogène ?

Dans ce sous-chapitre, nous allons voir comment on peut utiliser les éléments de réflexion présentés dans les sous-chapitres précédents pour caractériser une éventuelle hétérogénéité sur un peuplement réel.

314.1 Pour un semis de points unique, il est encore possible de définir une densité locale qui dépend de l'échelle d'échantillonnage.

Nous avons vu que l'estimateur $\hat{\lambda}(x, y)$, défini au paragraphe (311.3) pour un processus hétérogène, n'a pas de sens pour un semis de points unique (cf. 312.1). Par contre, dans ce cas particulier, on peut toujours définir une fonction densité locale $\lambda_{dS}(x, y)$, propre au semis, qui caractérise le nombre de points par unité de surface sur une fenêtre d'échantillonnage dS centrée en (x, y)[271] (équation 314.a). Les valeurs de $\lambda_{dS}(x, y)$ dépendent bien sûr de la taille de la fenêtre d'échantillonnage dS. La figure (314.b) montre les résultats obtenus sur le semis de Neyman-Scott présenté en figure (311.d.(i)), pour des fenêtres d'échantillonnage dS circulaires de rayons respectifs R=5 m et R=20 m.

Equation 314.a : $$\lambda_{dS}(x, y) = \frac{N(dS(x, y))}{dS(x, y)}$$

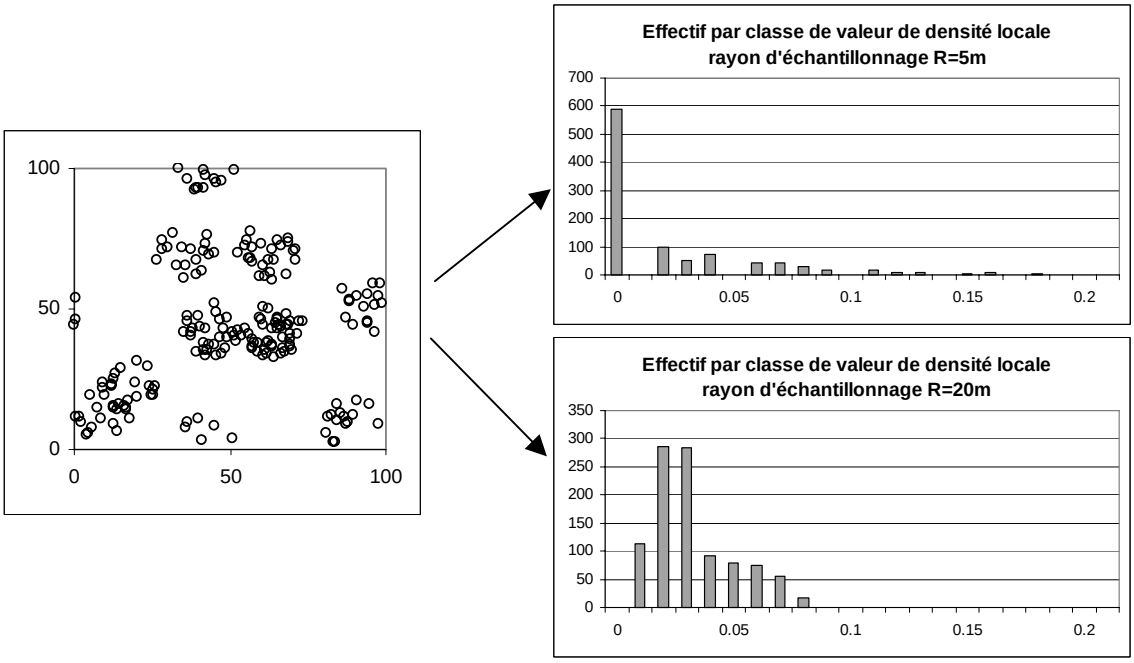


Figure 314.b : Une réalisation d'un processus de Neyman-Scott, et l'histogramme des valeurs de densité locales estimées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, avec une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 5m et 20m.

- Dans le premier cas, les différentes valeurs de la densité locale, calculées en 1000 positions aléatoires du domaine d'étude, reflètent les différences de densité liées à la présence d'agrégats, et correspondent à une distribution multimodale (cf. 312.1).

[271] Il s'agit d'une estimation volontairement très simple de la densité locale. Avec le formalisme des processus ponctuels hétérogènes, on pourrait faire l'hypothèse d'homogénéité locale, puis estimer la densité du processus avec des moyennes mobiles, en utilisant des noyaux de calcul plus complexes (Diggle, 1983, p.120; Cressie, 1993, p.597).

- Dans le deuxième cas, la différence de densité des agrégats est lissée par la grande taille de la fenêtre d'échantillonnage, si bien que les valeurs calculées sont très proches, et correspondent à une distribution unimodale, centrée sur la densité moyenne du semis[272].

Cette différence de distribution est un résultat classique lié à l'augmentation de la fenêtre d'échantillonnage (Getis & Franklin, 1987; Bouchon, 1995b). Si on souhaite estimer les caractéristiques moyennes d'un peuplement, il faut donc prendre une fenêtre d'échantillonnage assez grande. Pour les mesures en forêt, on définit en général les placettes d'échantillonnage de façon à ce qu'elles contiennent au moins 10 à 12 arbres (Bruciamacchie, com. pers.).

Considérons un semis de points homogène (à l'échelle du domaine d'étude) qui présente des éléments de structure (agrégat, régularité) à une échelle caractéristique E1. Sans entrer dans des développements mathématiques précis, qui dépassent le cadre de cette thèse, je fais l'hypothèse que les résultats intuitifs précédents se généralisent, et que :

- les valeurs de densité locale calculées sur des fenêtres d'échantillonnage de taille inférieure à E1 rendent compte de la structure spatiale (par exemple la présence d'agrégats plus denses) et présentent des valeurs différentes d'un point à l'autre.

- les valeurs de densité locale calculées sur des fenêtres d'échantillonnage de taille supérieure à E1 sont calculées sur un domaine assez vaste pour lisser les éléments de structure et présenter des valeurs assez proches sur le domaine d'étude, suivant une loi unimodale.

Cette hypothèse de travail va nous servir à proposer une méthode grossière pour différencier des semis hétérogènes des semis homogènes.

314.2. Les valeurs locales de la densité permettent de caractériser d'éventuelles hétérogénéités sur un semis de points unique.

Nous avons vu au paragraphe (311.3) que l'hétérogénéité d'un processus ponctuel peut être caractérisée par les valeurs de la densité locale. Pour un semis de points unique, la densité locale n'a pas le même sens, et en particulier ne permet pas de faire des tests formels d'homogénéité. Toutefois, sous certaines hypothèses elle peut également servir à caractériser l'hétérogénéité.

Supposons qu'on s'intéresse à la structure d'un semis à l'échelle E1 : on peut considérer que les éléments de structure aux échelles supérieures correspondent à des hétérogénéités (cf. 313.2). Si le semis étudié est homogène[273] à l'échelle du domaine d'étude, nous avons vu au paragraphe (314.1) que les valeurs de densité locale calculées sur des fenêtres d'échantillonnage de taille supérieure à E1 doivent présenter des valeurs assez proches. On peut donc considérer que les éventuelles différences de ces densités locales rendent compte d'une hétérogénéité (de la densité locale) du semis pour l'échelle d'observation choisie[274]. Getis & Franklin (1987) utilisent une méthode similaire, mais sur les valeurs locales de L(r), pour caractériser l'hétérogénéité du second ordre d'un peuplement.

---

[272] Pour un processus de Poisson, qui correspond à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des points, les valeurs de N(dS) suivent une loi de Poisson (cf. 113.3).
[273] Et ergodique (cf. 112.6).
[274] Avec le formalisme des processus ponctuels hétérogènes, sous certaines hypothèses, on pourrait effectuer une estimation plus précise de la densité locale du processus et étudier ses éventuelles hétérogénéités.

Dans le paragraphe suivant, nous allons voir comment préciser le choix des échelles d'étude, d'observation et d'échantillonnage pour appliquer cette méthode, puis nous verrons sur deux exemples comment les cartes de densités locales et les histogrammes des valeurs de densité locales prises en différentes positions peuvent être utilisées pour mettre en évidence et caractériser les hétérogénéités des semis de points.

314.3. Je propose d'utiliser 3 échelles emboîtées pour analyser ces densités locales.

- Pour étudier un semis de points, il est d'abord nécessaire de préciser l'échelle E1 à laquelle on souhaite étudier la structure spatiale (cf. 313.2). Par définition, les irrégularités dans la position des points du semis correspondant à des échelles inférieures à E1 seront ensuite considérées comme des éléments de structure (taille des agrégats, distance minimale entre arbres pour une régularité), et les irrégularités correspondant à des échelles supérieures à E1 comme des hétérogénéités. Le choix de E1 sert donc en quelque sorte d'hypothèse supplémentaire sur le semis de points, qui va nous permettre de dépasser la sous-détermination évoquée au paragraphe (312.2).

- Le choix de E1 doit bien sûr dépendre des connaissances écologiques sur le système, et de l'objectif de l'étude. Par exemple, pour étudier la structure spatiale résultant des interactions de voisinage entre arbres, il est raisonnable d'utiliser une échelle E1 de 10 ou 20 m maximum (cf. 271), alors que pour étudier l'effet d'une tempête il faut une échelle plus grande, par exemple 200 m (cf. 151).
  Le choix de E1 est aussi limité par l'échelle d'observation E3. En particulier, pour étudier la structure spatiale à une échelle E1 donnée, il est nécessaire de disposer d'un domaine d'étude de taille caractéristique E3 plus grande (cf. 313.2), et souvent la qualité des résultats sera d'autant plus élevée que E3 est supérieure à E1[275]. Ainsi, pour un peuplement homogène, nous avons vu qu'on pouvait au plus étudier la structure jusqu'à E1=E3/2 (cf. 122.4). Pour un peuplement hétérogène, on peut conseiller d'utiliser une limite encore plus faible.

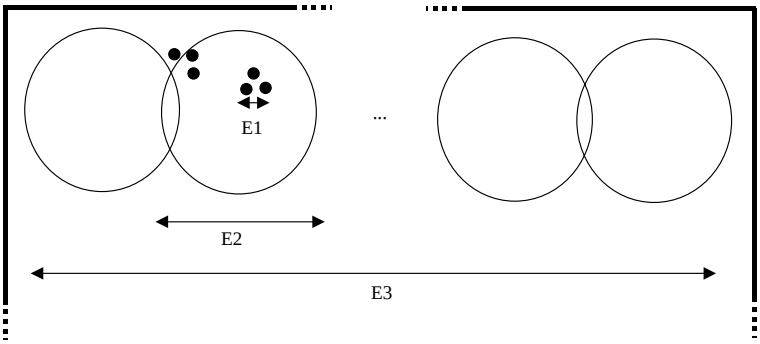


Figure 314.c : Contraintes sur le choix des échelles E1, E2 et E3.

- Une fois fixée l'échelle E1 d'étude de la structure spatiale, on peut préciser l'échelle d'échantillonnage E2 du domaine dS sur lequel seront calculées les valeurs de la densité locale $\lambda_{dS}(x, y)$. E2 doit être suffisamment supérieure à E1 pour que ces valeurs de densité locale soient relativement indépendantes de la structure spatiale à l'échelle E1 (cf. 314.1). Il peut être utile, pour préciser le choix de E1 et E2, d'effectuer une analyse préalable des échelles caractéristiques de la structure du peuplement, par exemple avec la méthode de Greig-Smith (1964) (in Stoyan *et al.*, 1995).

[275] C'est bien souvent la taille du domaine d'étude qui est limitante et détermine l'échelle maximale à laquelle on peut étudier la structure.

Le choix de l'échelle d'échantillonnage[276] E2 est encore contraint par l'échelle d'observation E3, c'est-à-dire la taille caractéristique du domaine d'étude. En effet, pour pouvoir réaliser une carte des valeurs de la densité locale, il faut pouvoir définir des fenêtres d'échantillonnage sur une grille relativement dense. Si de plus on souhaite que ces valeurs soient relativement indépendantes, il faut au moins[277] que les fenêtres d'échantillonnage ne se superposent pas trop, c'est-à-dire que le rayon du disque utilisé soit plus petit que la maille de la grille. Ceci implique que E2 doit être très inférieur à E3. Ainsi pour une grille de 10*10 points, on s'approche de l'indépendance si E2<E3/10...

- Dans tous les cas, le choix final des échelles E1, E2 et E3 dépend également des objectifs de l'étude, à la fois en terme de précision et en terme de résultats attendus.

Finalement, le choix des échelles d'observation, d'échantillonnage et d'étude de la structure spatiale est très contraint (figure 314.c). Le cas le plus favorable correspondrait à une relation de type E1<<E2<<E3, mais une telle relation nécessiterait d'avoir un domaine d'observation très grand, ce qui n'est pas toujours réalisable en pratique, comme nous allons le voir sur les exemples suivants.

314.4. Application à un peuplement virtuel.

Reprenons dans un premier temps le semis simulé fortement hétérogène défini au paragraphe (311.2) (figure 314.d), qui présente deux zones de densité différentes. Pour ce semis, le domaine d'étude correspond à une échelle d'observation E3 de 100m.

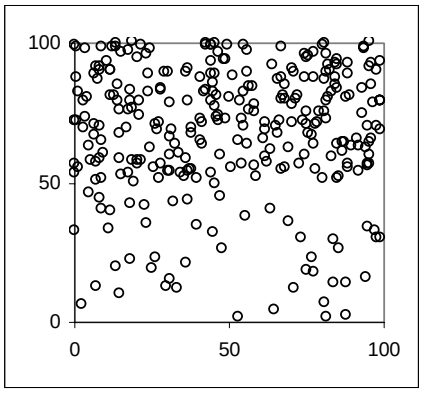


Fig. 314.d : Carte du semis simulé fortement hétérogène défini au paragraphe (311.2).

Supposons dans un premier temps qu'on souhaite étudier la structure spatiale du semis entre 1 et 10m, donc pour une échelle E1 de 10m. Pour détecter les hétérogénéités, on pourra utiliser une échelle d'échantillonnage E2 intermédiaire de 30m, ce qui nous permet de vérifier au mieux la condition : E1<<E2<<E3. Dans ce cas, les valeurs de la densité locale sont calculées sur des disques de rayon R=15m. Si on souhaite respecter l'indépendance des valeurs calculées, il faudrait réaliser ces calculs sur une grille régulière d'un pas de 30m : pour un domaine de 1ha on n'obtiendrait alors que 4*4=16 points, ce qui est assez peu pour mettre en évidence une hétérogénéité. Il est sans doute préférable, dans ce cas, d'utiliser une grille plus serrée, de maille 10m par exemple, même si les valeurs de densité locale calculées ne sont pas indépendantes.

[276] Le choix de la fenêtre d'échantillonnage reste un véritable problème de l'analyse de la structure spatiale (Cressie, 1993, p.597).
[277] En présence de corrélations spatiales, il faudrait en plus que la portée soit faible devant la maille de la grille.

La figure (314.e) présente la carte des densités locales obtenues avec ces paramètres, ainsi que l'histogramme[278] des effectifs des points correspondant à une classe de densité locale donnée. On retrouve bien sur la carte les deux zones de densité différente à l'origine de ce semis simulé, qui correspondent aux deux modes de la distribution bimodale de la densité locale[279].

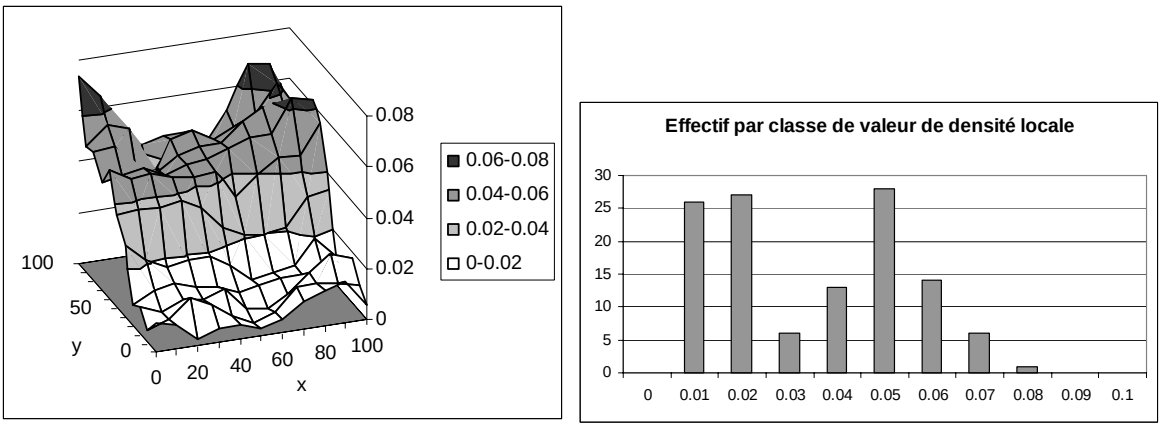


Figure 314.e : Carte des densités locales, estimées sur une grille régulière de maille 10m, pour le semis simulé très hétérogène de la figure (314.d), et histogramme correspondant des effectifs par classe de densité locale.

- Cette première analyse nous permet donc bien de mettre en évidence la présence d'une hétérogénéité, pour des échelles supérieures à E2. Nous verrons au paragraphe (321.4) comment on peut ensuite étudier la structure spatiale du peuplement à l'échelle E1 au sein de différentes zones homogènes.

- Cet exemple montre également qu'il est difficile, avec des données sur une surface de 1ha, de vérifier la condition E1<<E2<<E3, ainsi que l'indépendance des valeurs locales calculées. Dans notre exemple, la proximité des échelles E1, E2 et E3 se traduit par la persistance de fluctuations importantes dans les valeurs locales, sans toutefois rendre trop difficile l'identification des 2 modes sur ce cas très simple. Si on souhaite étudier la structure spatiale pour une échelle plus grande, ou sur une hétérogénéité moins marquée, la trop grande proximité des échelles E1, E2 et E3 rend l'étude de l'hétérogénéité plus difficile et peut entraîner des biais dans les résultats.

314.5. Application à un peuplement réel : la placette du Beau Poirier.

La placette du Beau Poirier (Annexe B1) est un dispositif de 1 ha (E3=100m) situé dans un peuplement mélangé de chênes et de hêtres, qui présente une hétérogénéité manifeste de structure, visible par exemple sur la carte de position des arbres en 1995 (figure 314.f).

Sur ce dispositif, on souhaite pouvoir caractériser plus précisément l'hétérogénéité, afin de décrire ensuite la structure spatiale pour des distances de 1 à 10m (E1=10m). Pour détecter les hétérogénéités, je propose donc d'utiliser une échelle d'échantillonnage intermédiaire E2=25m, qui permet de vérifier la relation E1<E2<E3[280]. La figure (314.g) présente la carte

[278] Avec la méthode des noyaux, on pourrait également estimer une fonction de distribution continue pour la densité locale. J'ai choisi de garder la représentation par histogramme qui est plus proche des outils utilisés par les gestionnaires.

[279] Une analyse plus rigoureuse de l'hétérogénéité nécessiterait d'une part la décomposition de la loi de distribution de la densité locale en un mélange de lois simples, et d'autre part l'étude des corrélations spatiales, par exemple avec le formalisme des variables régionalisées.

[280] L'écart entre les différentes échelles n'est pas grand, donc on s'attend à ce que les résultats soient difficiles à interpréter.

des valeurs de la densité locale, calculées sur des disques de rayon 12.5m, aux points d'une grille régulière de 5m de côté ; et l'histogramme correspondant des effectifs par classe de densité locale.

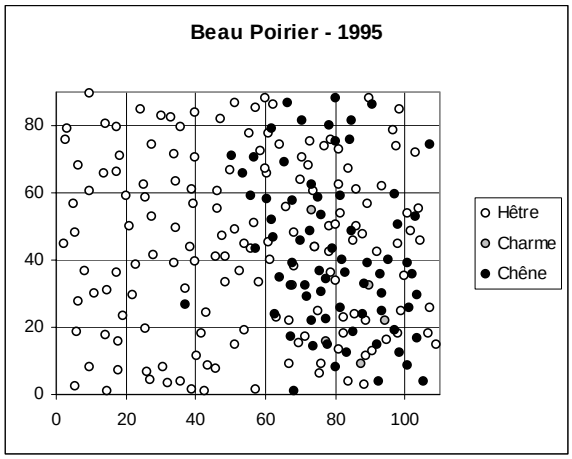


Figure 314.f : Carte du dispositif du Beau Poirier en 1995.

Pour ce peuplement réel, l'histogramme[281] des effectifs par classe de densité locale présente une légère bimodalité, qui confirme bien l'existence d'une hétérogénéité de densité locale sur cette placette. Le premier mode, centré sur une densité d'environ 0.015 (150 arbres par hectare), correspond plutôt à la moitié gauche de la placette. Le second mode est moins marqué, il s'étend de 0.027 à 0.054, avec une densité moyenne d'environ 0.04 (400 arbres par hectare), et correspond à l'existence d'une zone plus dense dans la moitié droite de la placette. Nous verrons, au paragraphe (321.5), comment utiliser la densité locale pour définir plus précisément dans cette placette deux zones relativement homogènes, au sein desquelles il sera possible de caractériser la structure spatiale. Au paragraphe (321.6), nous analyserons l'hétérogénéité sur d'autres propriétés du peuplement pour préciser notre interprétation de la dynamique du dispositif.

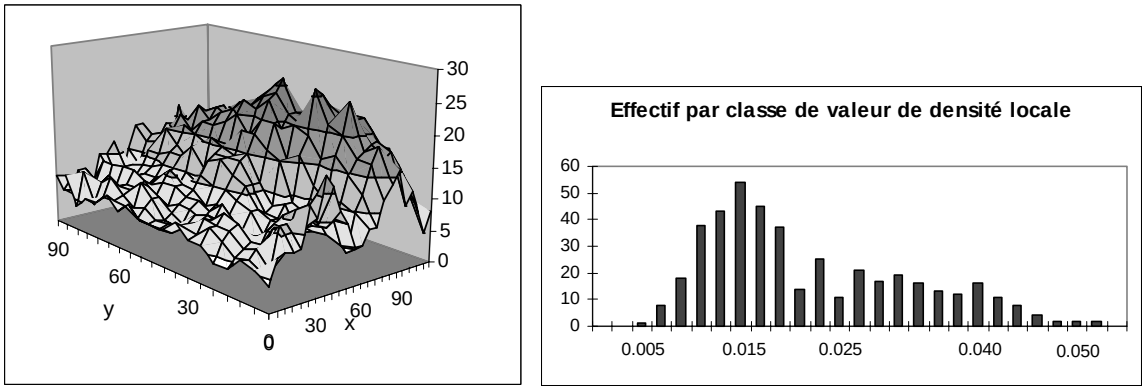


Figure 314.g : Carte des densités locales, estimées sur une grille de maille 5m, pour le dispositif du Beau Poirier (toutes espèces confondues), et histogramme correspondant des effectifs par classe de densité locale.

Nous voyons que, sur ce cas réel où l'hétérogénéité est moins marquée qu'au paragraphe précédent, la bimodalité de la densité locale est moins nette, et son interprétation beaucoup plus subjective, ce qui nous amène à prendre en compte d'autres connaissances forestières ou écologiques sur le dispositif étudié.

[281] Avec la méthode des noyaux, on pourrait également estimer une fonction de distribution continue pour la densité locale. J'ai choisi de garder la représentation par histogramme qui est plus proche des outils utilisés par les gestionnaires.

315. Bilan.

Ce premier chapitre nous a permis de constater que l'étude et la description de peuplements hétérogènes est un problème difficile, sans solution rigoureuse simple, en particulier pour des peuplements réels pour lesquels on ne dispose, par définition, que d'une seule réalisation.

Si on cherche à se rapprocher du point de vue du forestier et de l'écologue, le formalisme des processus ponctuels n'est pas forcément adapté et il est nécessaire d'utiliser une définition plus intuitive de l'hétérogénéité, basée sur les connaissances du peuplements et l'échelle d'observation.
J'ai donc choisi de m'éloigner du formalisme des processus ponctuels, en essayant toutefois d'en extraire des notions et des outils très simples, sans doute moins rigoureux, mais plus faciles à comprendre et à mettre en oeuvre pour des non mathématiciens. J'ai ainsi utilisé une méthode basée sur le calcul des valeurs de densité locale, et la définition des échelles d'étude, d'échantillonnage et d'observation, pour caractériser de façon grossière d'éventuelles hétérogénéités dans un peuplement réel. Cette méthode, tournée vers des applications pratiques, a permis de préciser le caractère hétérogène du dispositif du Beau Poirier.

Ce chapitre a également été l'occasion de mettre en évidence nombreux problèmes liés à l'étude de la structure spatiale des peuplements hétérogènes :

- Un peuplement hétérogène réel présente généralement des irrégularités à différentes échelles, de façon plus ou moins continue. Le choix de l'échelle d'étude, qui détermine fortement les interprétations de ces irrégularités en terme de structure et d'hétérogénéité, est subjectif. Il doit donc être fait en intégrant les expertises forestières et écologiques du système.

- Il serait également nécessaire d'étudier la sensibilité des résultats par rapport à ce choix.

- Le pouvoir discriminant de cette méthode simple est assez faible, et limité par les contraintes portant sur les différentes échelles E1, E2 et E3 : dans la pratique on est souvent obligé de les prendre assez proches, ce qui risque d'entraîner des biais dans les calculs et dans l'interprétation.

- Comme on ne dispose que d'une réalisation, certaines fluctuations aléatoires de la structure risquent d'être interprétées comme des hétérogénéités. Ici encore, les connaissances forestières et écologiques sont nécessaires pour faire la part des choses.

32. Quelques réflexions sur l'intérêt de prendre en compte, même très simplement, une hétérogénéité de la structure spatiale.

320. Introduction.

Dans le chapitre précédent, nous avons évoqué quelques possibilités pour caractériser plus ou moins grossièrement d'éventuelles hétérogénéités dans la structure spatiale d'un peuplement. Dans le cas où le peuplement forestier étudié présente effectivement une hétérogénéité, on ne peut plus faire l'hypothèse d'homogénéité, et la plupart des méthodes et des résultats développés dans les parties I et II ne sont plus pertinents.

L'objectif de ce chapitre est de proposer quelques pistes de réflexion sur la prise en compte de cette hétérogénéité, à la fois dans la description de la structure spatiale (sous-chapitre 321) et dans la modélisation des peuplements complexes (sous-chapitre 322).

321. Comment décrire grossièrement la structure spatiale d'un peuplement hétérogène ?

Nous avons vu au sous-chapitre (312) que les méthodes usuelles de description de la structure spatiale[282] *ne sont pas directement utilisables pour des peuplements hétérogènes. Dans ce sous-chapitre, nous allons évoquer quelques pistes méthodologiques pour faciliter la description de la structure spatiale de tels peuplements.*

321.1. Dans quelles situations utiliser le formalisme des processus hétérogènes ?

Pour un peuplement hétérogène, l'utilisation du formalisme des processus ponctuels n'a de sens que si plusieurs réalisations d'un même processus sont disponibles, ce qui *a priori* n'est pas possible pour un peuplement forestier réel (cf. 312.1). Pour dépasser cette contrainte, certains auteurs utilisent différentes placettes d'un même peuplement comme autant de réalisations d'un processus sous-jacent, propre au peuplement (Diggle, 1983; Tomppo, 1986; Dessard, 1996; Batista & Maguire, 1998). Dans ce cas, ces différentes réalisations peuvent être utilisées pour ajuster un processus ponctuel hétérogène (cf. 311.1), dont les propriétés donneront une description de la structure spatiale du peuplement[283]. Dessard (1996) utilise cette méthode pour caractériser, à partir de 12 placettes, la structure spatiale du dispositif de Paracou, et la modéliser par un processus de Cox.

Toutefois, comme les différentes réalisations considérées correspondent en réalité à des lieux différents, cette méthode ne permet pas de décrire la structure d'une placette sur un site particulier, mais caractérise plutôt les différentes structures qu'on peut rencontrer dans le massif forestier étudié[284]. De plus, dans le cas d'une hétérogénéité d'origine exogène, cette méthode ne permet pas d'établir directement de relation entre la structure et le facteur d'hétérogénéité (par exemple le sol). Elle me semble donc mieux adaptée à l'étude d'hétérogénéités d'origine endogène.

Notons enfin que les outils nécessaires pour étudier les processus ponctuels hétérogènes sont plus complexes que les fonctions de type $L(r)$ et $L_{1.2}(r)$, et ne sont pas forcément adaptés aux besoins de description simples des forestiers. Dans le reste de ce chapitre, j'ai choisi de m'intéresser à une méthode moins rigoureuse, mais plus simple, qui pourrait être utilisée facilement par les forestiers sur des applications pratiques.

321.2. Lorsqu'on ne dispose que d'une réalisation sur un peuplement hétérogène, on peut décrire grossièrement la structure spatiale en se ramenant à des zones relativement homogènes.

Considérons maintenant le cas où on souhaite étudier la structure spatiale d'une seule placette[285] sur laquelle on a mis en évidence une hétérogénéité. Nous avons vu que, dans ce cas, ni le formalisme des processus ponctuels, ni les fonctions de type $L(r)$ ou $L_{1.2}(r)$ ne

---

[282] Et en particulier les fonctions $L(r)$ et $L_{1.2}(r)$ utilisées dans les parties I et II.

[283] Comme on s'intéresse à un processus ponctuel hétérogène les fonctions $L(r)$ et $L_{1.2}(r)$ ne sont pas pertinentes, mais on peut utiliser d'autres outils pour décrire la structure spatiale, par exemple la densité locale $\lambda(x,y)$...

[284] En particulier elle se prête plus à l'utilisation de processus de Cox que de processus de Poisson hétérogène.

[285] Le problème est exactement le même si on dispose de plusieurs placettes mais qu'on souhaite étudier leur structure spatiale séparément, ce qui est conseillé lorsque les placettes ont une structure différente, en particulier en cas d'hétérogénéité du sol.

pouvaient être utilisés directement (cf. 312). Par contre, il est parfois possible d'isoler, dans cette placette, une zone pour laquelle les conditions de croissance (par exemple le type de sol, la pente, etc.) sont relativement constantes, et la structure semble homogène. Si on fait, sur cette zone, l'hypothèse d'homogénéité, on peut lui appliquer les différentes méthodes développées dans les parties I et II, et en particulier caractériser sa structure spatiale avec les fonctions de type L(r) et $L_{1.2}(r)$.

Pour décrire très simplement la structure spatiale d'une placette hétérogène, on peut donc dans un premier temps chercher à isoler des zones relativement homogènes, puis dans un deuxième temps caractériser la structure à l'intérieur de chacune de ces zones à l'aide des outils classiques (Pélissier & Goreaud, soumis). L'inconvénient majeur de cette méthode est qu'elle ne s'applique effectivement que si la placette étudiée présente des zones homogènes[286]. Elle présente par contre l'avantage d'être relativement facile à mettre en oeuvre pour des applications pratiques. Nous reviendrons, au sous-chapitre (323), sur ses limites.

- La définition, au sein d'une placette hétérogène, de zones relativement homogènes est un problème délicat dont l'étude poussée dépasse le cadre de cette thèse. Il est fréquemment rencontré dès qu'on cherche à représenter de l'information sur une carte, par exemple en géologie, en pédologie, en phytosociologie, etc.. Pour des applications pratiques, des méthodes simples et approchées sont souvent suffisantes (Getis & Franklin, 1987).

- Une fois les zones homogènes définies, on peut décrire la structure spatiale à l'intérieur de chaque zone avec les différents outils présentés dans les parties I et II, et en particulier les fonctions de type L(r) et $L_{1.2}(r)$. Toutefois, les zones homogènes obtenues sont la plupart du temps de forme complexe, et il est nécessaire de corriger les biais dus aux effets de bord (cf. 122.4). Pour cela, j'ai calculé des formules de correction adaptées qui sont présentées en annexe (C1) et dans l'article (Goreaud & Pélissier, 1999).

Les paragraphes (321.3) à (321.5) présentent quelques exemples d'applications sur des peuplements forestiers, qui sont également en partie développés dans l'article (Pélissier & Goreaud, soumis). En collaboration avec R. Pélissier, D. Chessel et J. Thioulouse, nous avons intégré les routines de calcul correspondantes dans le module ADS du logiciel ADE[287] (Thioulouse *et al.*, 1997; Pélissier & Goreaud, 1999b).

321.3. Lorsque le facteur d'hétérogénéité est connu : un exemple d'hétérogénéité d'origine exogène liée au sol en Guyane Française (d'après Collinet, 1997).

Le cas de figure le plus simple pour définir des zones homogènes correspond au cas où l'hétérogénéité peut être reliée à une variable qualitative connue, comme le type de sol, le type de station, etc.[288]. En effet, si on dispose d'une carte de cette variable qualitative, on retrouve les méthodes classiques de stratification et on peut directement définir une zone homogène pour chaque valeur de cette variable.
La définition de zones homogènes présente cependant quelques points délicats, que j'ai choisi d'illustrer sur un exemple issu d'un travail en collaboration avec F. Collinet.

---

[286] Elle ne fournit pas d'information sur le reste de la placette, en particulier les zones de transition entre zones homogènes, ou les zones présentant des gradients de densité ou de structure.
[287] Disponible gratuitement sur le site http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html
[288] Il n'est toutefois pas trivial de déterminer si une variable hétérogène donnée (par exemple le type de sol) est bien un facteur d'hétérogénéité pour le peuplement (voir par exemple Collinet, 1997 et Allard *et al.*, soumis).

Dans le dispositif de Paracou en Guyane Française, Collinet (1997) a mis en évidence la relation entre le fonctionnement hydrodynamique des sols et la densité des principales espèces. L'hétérogénéité du sol entraîne une hétérogénéité de structure du peuplement, qui empêche de caractériser la structure spatiale des différentes espèces. La figure (321.a) présente par exemple le résultat du calcul de la fonction L(r), pour les arbres de l'espèce *Licania alba*, sur l'ensemble de la parcelle 16 du dispositif. La persistance, pour les grandes distances, de valeurs positives en dehors de l'intervalle de confiance correspond bien à une situation d'hétérogénéité de la structure spatiale (cf. 123.6), si bien que ce résultat ne peut être exploité.

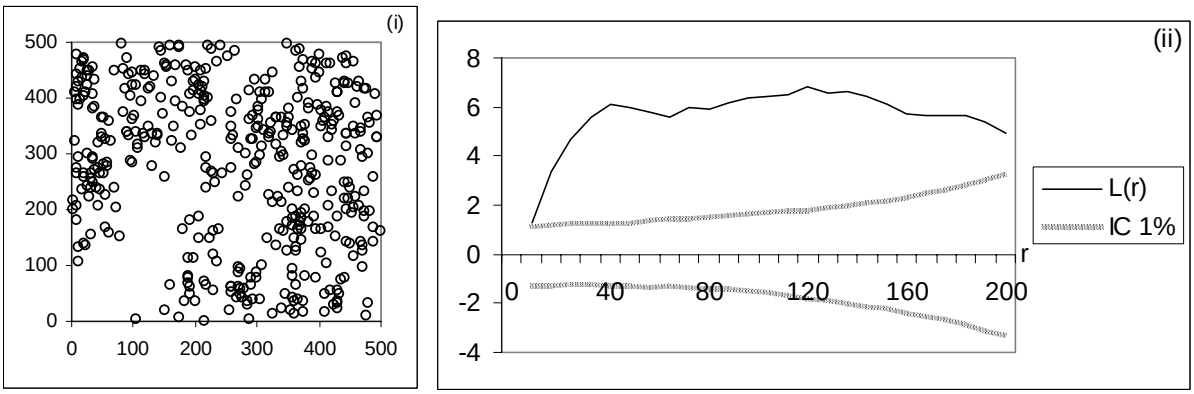


Figure 321.a : (i) Carte de *Licania alba*, sur la placette 16 du dispositif de Paracou, et (ii) Fonction L(r) correspondante.

Pour prendre en compte ce facteur d'hétérogénéité dans l'étude de la structure du peuplement, nous avons utilisé[289] la carte du sol réalisée par Barthès (1991) (figure 321.b), sur laquelle on distingue trois types de sol correspondant à trois type de fonctionnement hydrodynamique : les pinotières, les bas-fonds et les sols non hydromorphes. On vérifie en particulier que la densité de *Licania alba* est nettement moins forte sur les sols hydromorphes.

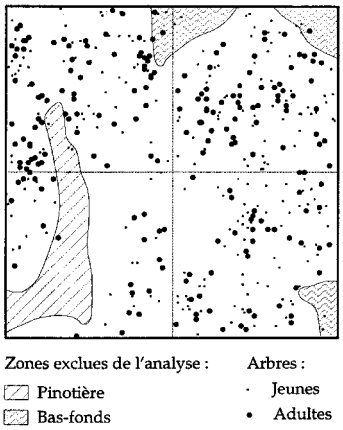


Figure 321.b : (i) Carte du sol, et position de *Licania alba*, sur la placette 16 du dispositif de Paracou (in Collinet, 1997).

Sur la zone correspondant aux sols non hydromorphes, on peut *a priori* faire l'hypothèse que la répartition spatiale de *Licania alba* correspond à un processus homogène, et donc caractériser leur structure spatiale par la fonction L(r) définie dans la partie I. Il est toutefois nécessaire de prendre en compte la forme complexe de cette zone homogène, en particulier dans le calcul des corrections des effets de bord (cf. 122.4). La méthode que nous avons

[289] C'est sur cet exemple, en collaboration avec F. Collinet lors de son travail de thèse, que j'ai mis au point les routines de calcul des corrections des effets de bord pour des domaines d'étude de formes complexes (cf. annexe C1).

utilisée pour cela est décrite en annexe (C1). Dans cette méthode, les zones à exclure de l'analyse doivent d'abord être approchées par des polygones, puis décomposées en une somme de triangles non superposés. Le temps de calcul de ces corrections augmente avec le nombre de triangles ainsi définis, c'est-à-dire en fonction de la précision avec laquelle on approche la zone à exclure. Le choix des polygones résulte donc d'un arbitrage entre précision et vitesse de calcul.

La figure (321.c) présente les triangles définis par Collinet (1997) sur la placette 16 du dispositif de Paracou, ainsi que la fonction L(r) obtenue, qui caractérise donc la structure spatiale de *Licania alba* sur les sols non hydromorphes. Cette fois, la fonction L(r) reste bien à l'intérieur de l'intervalle de confiance pour les grandes distances, ce qui confirme que, sur cette zone, la structure du peuplement peut être considérée comme homogène. Ceci montre également l'importance de la correction des effets de bord dans le cas de zones de forme complexe.

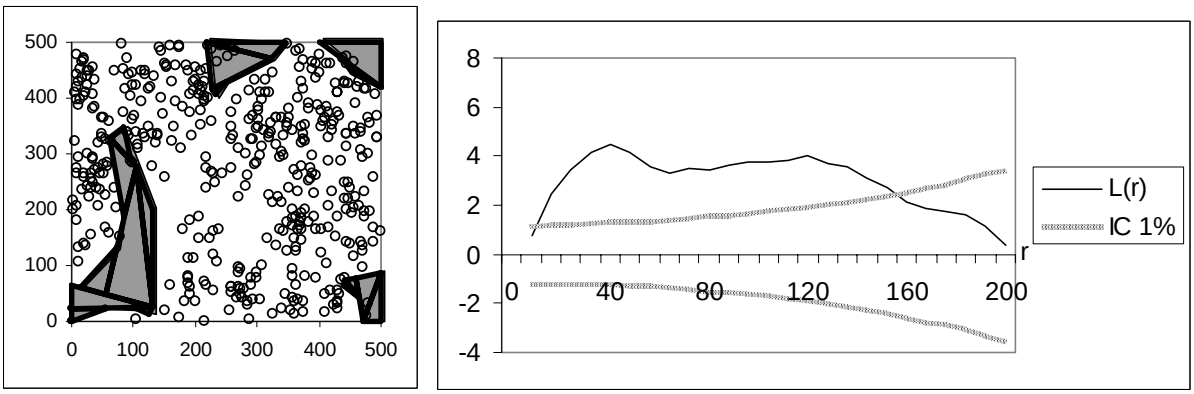


Figure 321.c : (i) Définition de la zone homogène en excluant un certain nombre de triangles du domaine initial, et (ii) fonction L(r) correspondant à la structure spatiale de *Licania alba* dans cette zone homogène.

321.4. Lorsque le facteur d'hétérogénéité est inconnu : comment utiliser la structure spatiale pour définir des zones plus ou moins homogènes ?

Dans la pratique, les hétérogénéités rencontrées ne sont pas toujours aussi simples que le cas de figure traité au paragraphe précédent, soit que l'hétérogénéité ne puisse être reliée à aucun facteur externe, soit tout simplement que les facteurs d'hétérogénéité n'aient pas été mesurés. L'analyse de la structure spatiale peut alors être un moyen de définir des zones homogènes.

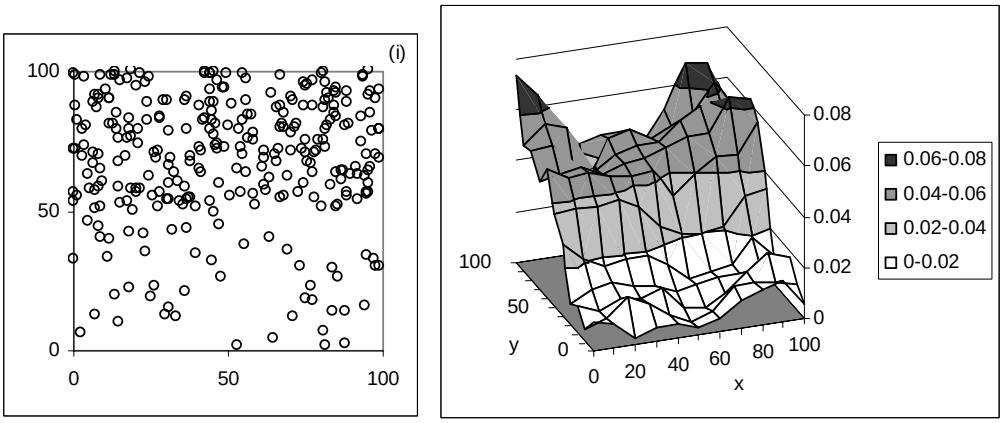


Figure 321.d : (i) Le semis simulé fortement hétérogène défini au paragraphe (311.2), et (ii) la carte de ses densité locales estimées sur une grille de maille 10m (cf. 314.4).

- Au sous-chapitre (314), nous avons vu comment utiliser les valeurs locales de la densité pour détecter la présence d'éventuelles hétérogénéités. Ainsi, pour le semis simulé fortement hétérogène défini au paragraphe (311.2), la carte des valeurs de la densité locale donnent une bonne idée des deux zones à partir desquelles a été défini le processus (figure 321.d).

- De même que nous avons, au paragraphe (321.3), utilisé la carte du sol pour définir des zones homogènes dans une placette hétérogène, nous pouvons dans certains cas utiliser cette carte des valeurs de densité locale, ou les cartes d'autres valeurs locales des propriétés des peuplements, pour définir des zones homogènes lorsqu'on ne dispose pas d'information sur les facteurs d'hétérogénéité.
  Contrairement au cas précédent, on se retrouve toutefois avec la carte d'une variable quantitative, pour laquelle la définition de zones homogènes n'est pas aussi simple que pour une variable qualitative. L'utilisation de courbes de niveaux est généralement un bon moyen de représenter la répartition spatiale d'une telle variable (Diggle, 1983, p.120; Getis & Franklin, 1987), et de mettre en évidence des zones de transition (courbes de niveau serrées) et des zones plus ou moins homogènes (courbes de niveau plus espacées). La figure (321.e.(i)) présente les résultats obtenus pour le semis simulé fortement hétérogène de la figure (321.d), pour lequel on distingue grossièrement deux zones homogènes et une zone de transition.

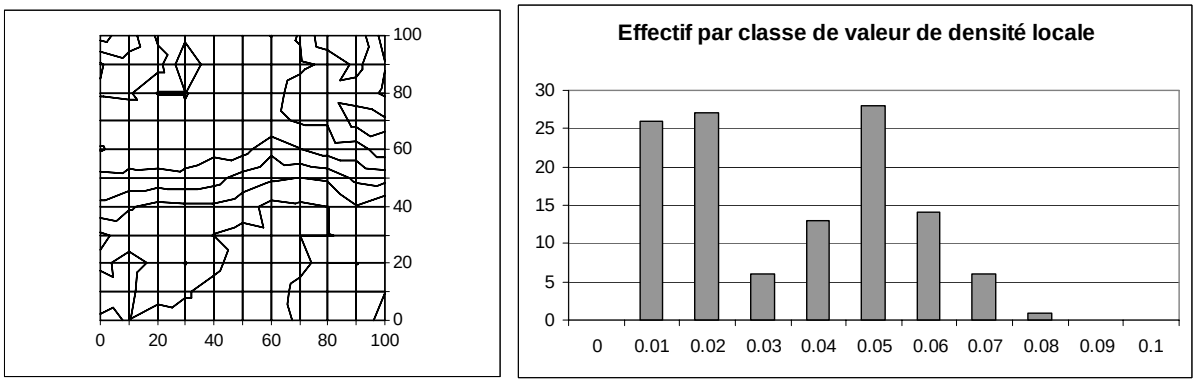


Figure 321.e : (i) Courbes de niveau des valeurs de densité locale, et (ii) histogramme des effectifs par classe de densité locale, pour le semis simulé fortement homogène de la figure (321.d).

- Les histogrammes d'effectifs par classe de densité locale, que nous avons utilisés aux paragraphes (314.4 et 314.5) peuvent également être très utiles pour identifier des zones homogènes. Ainsi, toujours pour le même semis simulé très hétérogène, l'histogramme obtenu pour les valeurs estimées sur une grille de maille 10m présente une forte bimodalité qui correspond effectivement aux deux densités utilisées dans le processus sous-jacent (figure 321.e.(ii)). De façon générale, si l'histogramme calculé sur un semis hétérogène présente plusieurs modes, on peut faire l'hypothèse que chaque mode correspond à une zone relativement homogène, et utiliser l'histogramme pour déterminer les valeurs limites de chaque zone. La frontière d'une zone homogène peut dans ce cas être définie par les courbes de niveau liées à ces deux valeurs[290]. Cette méthode est toutefois assez subjective, parce que l'interprétation de l'histogramme dépend souvent de la définition de ses classes[291].

[290] Pour faire cette analyse de façon rigoureuse, il faudrait faire des hypothèses sur la forme des lois des propriétés locales considérées, puis faire une analyse de mélange de lois (voir par exemple Byers & Raftery, 1998).

[291] Avec la méthode des noyaux, on pourrait également estimer une fonction de distribution continue pour la densité locale. J'ai toutefois choisi de garder la représentation par histogramme qui est plus proche des outils utilisés par les gestionnaires.

Sur l'exemple simple du semis simulé très hétérogène, l'analyse de l'histogramme et de la carte des courbes de niveau nous amène à séparer les zones correspondant respectivement aux densités locales [0;0.03] (inférieures à 300 arbres par ha), et [0.04;0.09] (supérieures à 400 arbres par ha). Les valeurs intermédiaires ([0.03; 0.04]) sont dans ce cas considérées comme une zone tampon entre les deux zones homogènes. La figure (321.f) présente l'emplacement de ces deux zones, qui sont très proches des deux domaines théoriques correspondant aux densités de 500 et 100 arbres par hectare utilisées pour simuler ce semis (cf. 311.2).

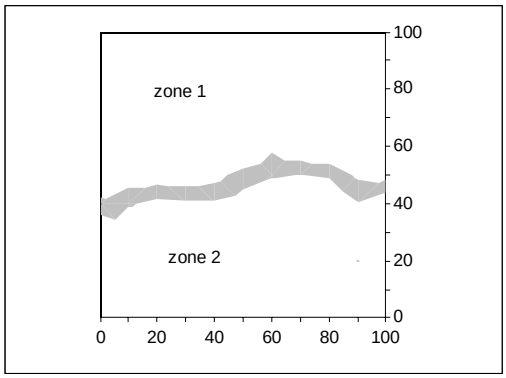


Figure 321.f : Emplacement des deux zones homogènes (en blanc) et de la zone tampon (en gris) définies à partir de la densité locale pour le semis simulé très hétérogène de la figure (321.d).

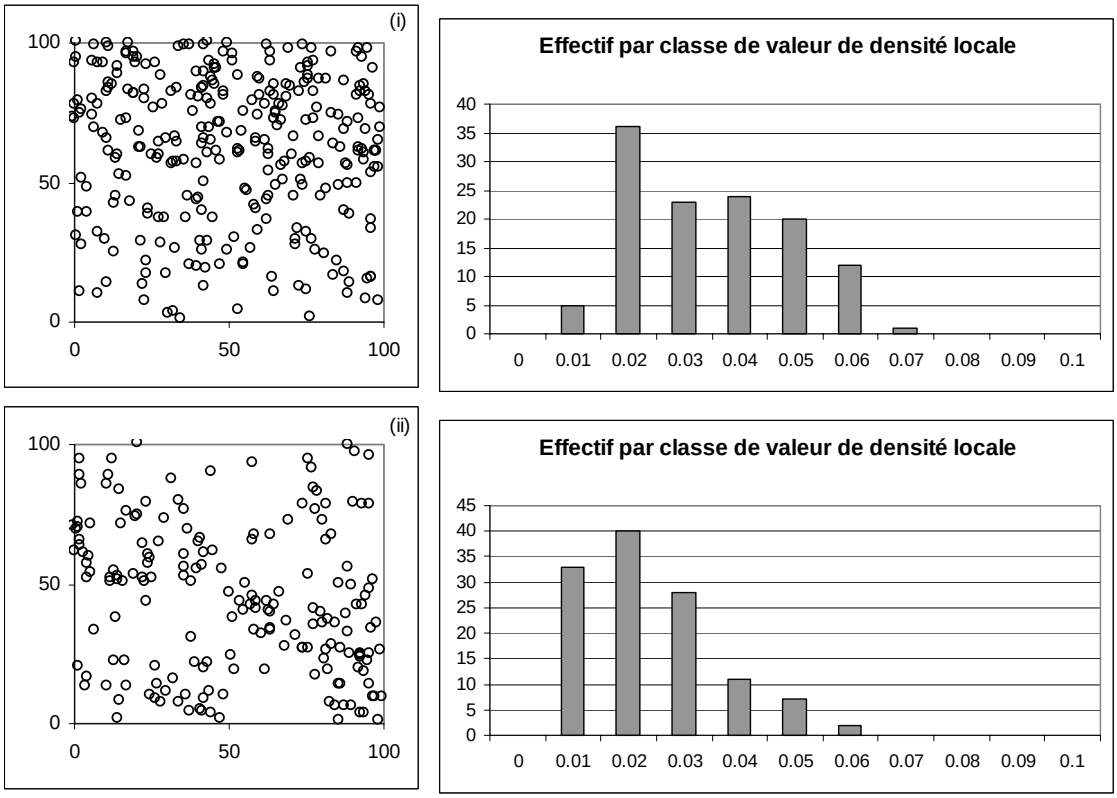


Figure 321.g : Position des points et histogramme des effectifs par classe de densité locale pour (i) le semis hétérogène correspondant à un gradient de densité locale défini au paragraphe (311.2) et (ii) le semis réalisation d'un processus de Cox défini au paragraphe (312.2).

Notons toutefois que, lorsque l'histogramme des valeurs de densité locale ne présente pas de mode particulier, il est difficile de l'utiliser pour définir des zones homogènes. C'est en particulier le cas pour le semis simulé hétérogène, correspondant à un gradient de densité locale, simulé au paragraphe (311.2) (figure 321.g.(i)) et pour le semis réalisation d'un processus de Cox simulé au paragraphe (312.2) (figure 321.g.(ii)). Pour ces cas de figure, il

est difficile[292] de définir des zones homogènes, et donc d'utiliser cette méthode simple de description de la structure spatiale.

321.5. Application à un peuplement réel : le cas de la placette du Beau Poirier.

La placette du Beau Poirier (annexe B1) est un dispositif de 1 ha situé dans un peuplement mélangé de chênes et de hêtres, qui présente une hétérogénéité manifeste de structure visible par exemple sur la carte de densité locale ou sur l'histogramme des effectifs par classe de densité locale calculés au paragraphe (314.5) (figure 321.h). Nous avons déjà vu, aux paragraphes (124.3) et (221.5), que les fonctions L(r) ou $L_{1.2}(r)$ calculées sur l'ensemble du dispositif présentaient une persistance de valeurs positives en dehors de l'intervalle de confiance pour les grandes distances, qui correspond en effet à cette hétérogénéité (figure 321.i). Plusieurs éléments nous amènent à penser que cette hétérogénéité pourrait être reliée à une hétérogénéité du sol, toutefois aucune mesure de sol précise n'est disponible à cette échelle[293] (cf. annexe B1).

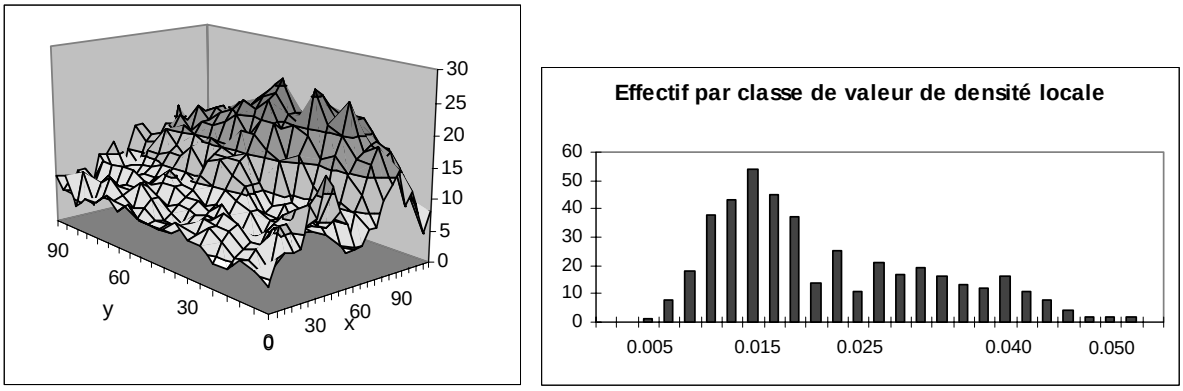


Figure 321.h : Carte des densités locales pour le dispositif du Beau Poirier (toutes espèces confondues), et histogramme des effectifs par classe de densité locale.

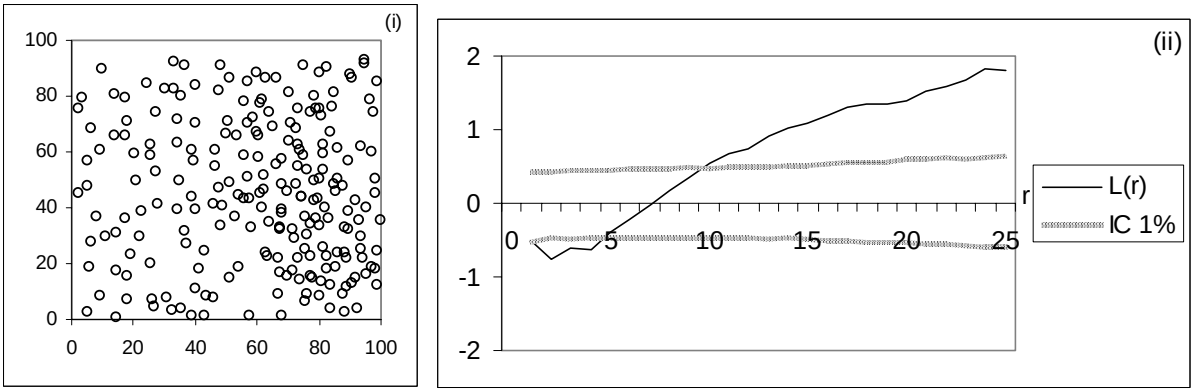


Figure 321.i : (i) Carte de la placette du Beau Poirier en 1995, et (ii) fonction L(r) correspondant à l'analyse de la structure spatiale du peuplement toutes espèces confondues et sur tout le domaine.

L'histogramme des effectifs par classe de densité locale (figure 321.h.(i)) présente une forme grossièrement bimodale, à partir de laquelle j'ai choisi de définir deux zones homogènes, correspondant aux densités locales [0; 0.025] (moins de 250 arbres par ha) et [0.025; 0.06]

[292] On retrouve le problème de subjectivité d'analyse des histogramme.
[293] Il existe en fait une carte pédologique du massif, mais à une échelle beaucoup trop grande pour rendre compte des éventuelles hétérogénéités à l'échelle de la placette.

(plus de 250 arbres par ha)[294]. Sur la carte du dispositif (figure 321.j), la première correspond à la partie moins dense du peuplement, constituée uniquement de hêtre (en blanc), et la deuxième correspond à la partie plus dense où le chêne est encore présent (en gris).

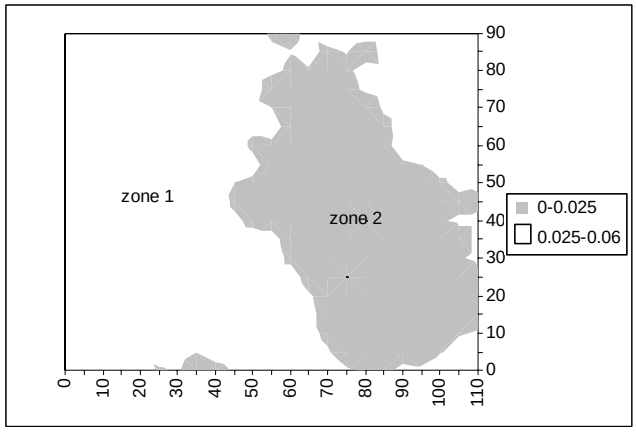


Figure 321.j : Position des deux zones homogènes, correspondant aux densités locales [0; 0.025] et [0.025; 0.06], sur la placette du Beau Poirier.

- Sur chacune de ces zones, il est possible de faire l'hypothèse que la répartition spatiale des arbres correspond à un processus homogène, et de caractériser sa structure spatiale avec la fonction L(r), à condition de prendre en compte la forme complexe de la zone homogène, en particulier dans le calcul des corrections des effets de bord. Comme au paragraphe (321.3), j'ai donc défini chaque zone homogène en excluant plusieurs triangles du domaine d'étude (figure 321.k). En réalité, les deux zones homogènes utilisées pour les calculs sont légèrement plus réduites que celles définies à la figure (321.j), de façon à ne pas tenir compte des points à la frontière ou des petites surfaces isolées, qui se retrouvent ainsi dans une zone tampon[295].

  La figure (321.k) présente les fonctions obtenues pour les deux zones, qui restent bien, cette fois, à l'intérieur de l'intervalle de confiance. Ceci confirme que, sur chacune des zones, la structure du peuplement peut être considérée comme homogène. Cette analyse permet également de mettre en évidence une légère différence entre les structures des deux zones : la structure est régulière dans les deux cas, mais avec une intensité différente qui correspond sans doute à une différence de traitement sylvicole. Nous y reviendrons au paragraphe suivant.

- Sur la zone 2, il est également possible de calculer la fonction intertype $L_{C.H}(r)$, qui caractérise la structure du mélange (figure 321.l). Cette fois, contrairement au résultat obtenu au paragraphe (221.5), la courbe obtenue ne présente pas de valeurs élevées pour les grandes distances. Elle permet de conclure qu'on ne peut rejeter, sur ces données, l'hypothèse d'indépendance des deux sous-population.

[294] En réalité, les valeurs de densité locale sont quantifiées puisqu'elles correspondent à un nombre de voisins (entier) divisé par une surface. J'ai donc en fait défini ces intervalles à partir de l'histogramme correspondant au nombre de voisins sur le disque d'échantillonnage, puis je l'ai rapporté à des valeurs de densité locale (cf. Pélissier & *Goreaud.*, soumis).

[295] Pour simplifier cet exemple, j'ai ici approché les deux zones homogènes par un polygone simple défini à la main. Dans l'article (Pélissier & *Goreaud*, soumis), nous utilisons une routine d'interpolation pour calculer le polygone correspondant aux valeurs seuil retenues.

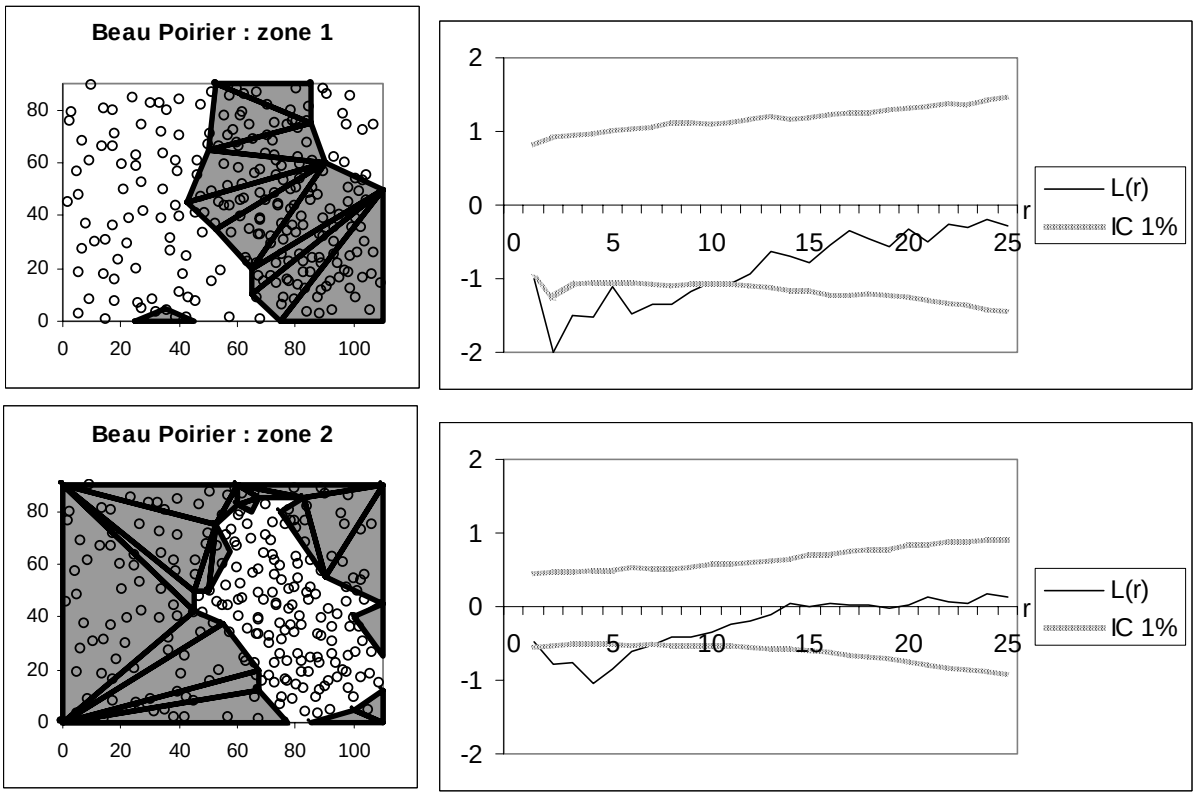


Figure 321.k : Définition des deux zones homogènes sur le dispositif du Beau Poirier en excluant un certain nombre de triangles du domaine initial, et fonction L(r) calculée sur chacune de ces zones.

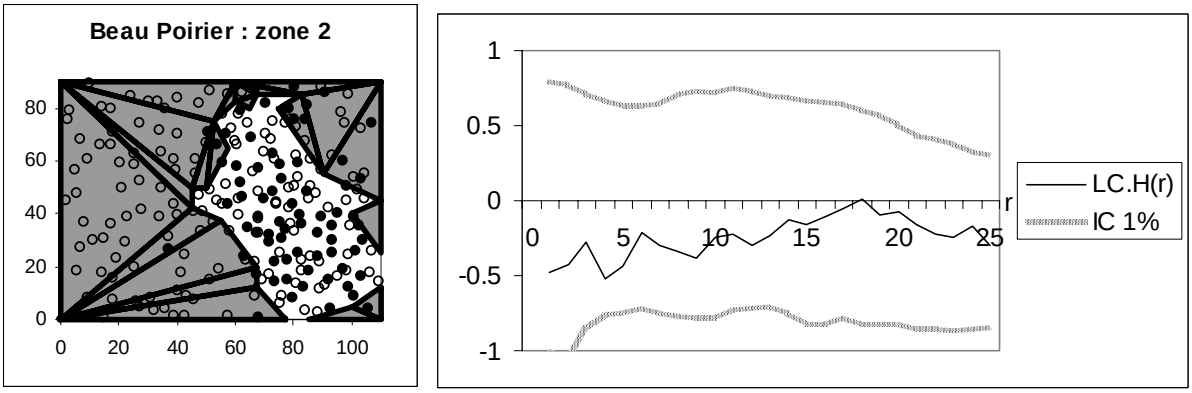


Figure 321.l : Fonction $L_{C.H}(r)$ calculée sur la zone 2.

321.6. L'étude de l'hétérogénéité d'autres propriétés du peuplement permet de préciser le fonctionnement du dispositif du Beau Poirier.

La figure (321.m) permet de comparer les cartes obtenues pour différentes caractéristiques du dispositif du Beau Poirier en 1995, avec des méthodes similaires à celle présentée au paragraphe précédent.

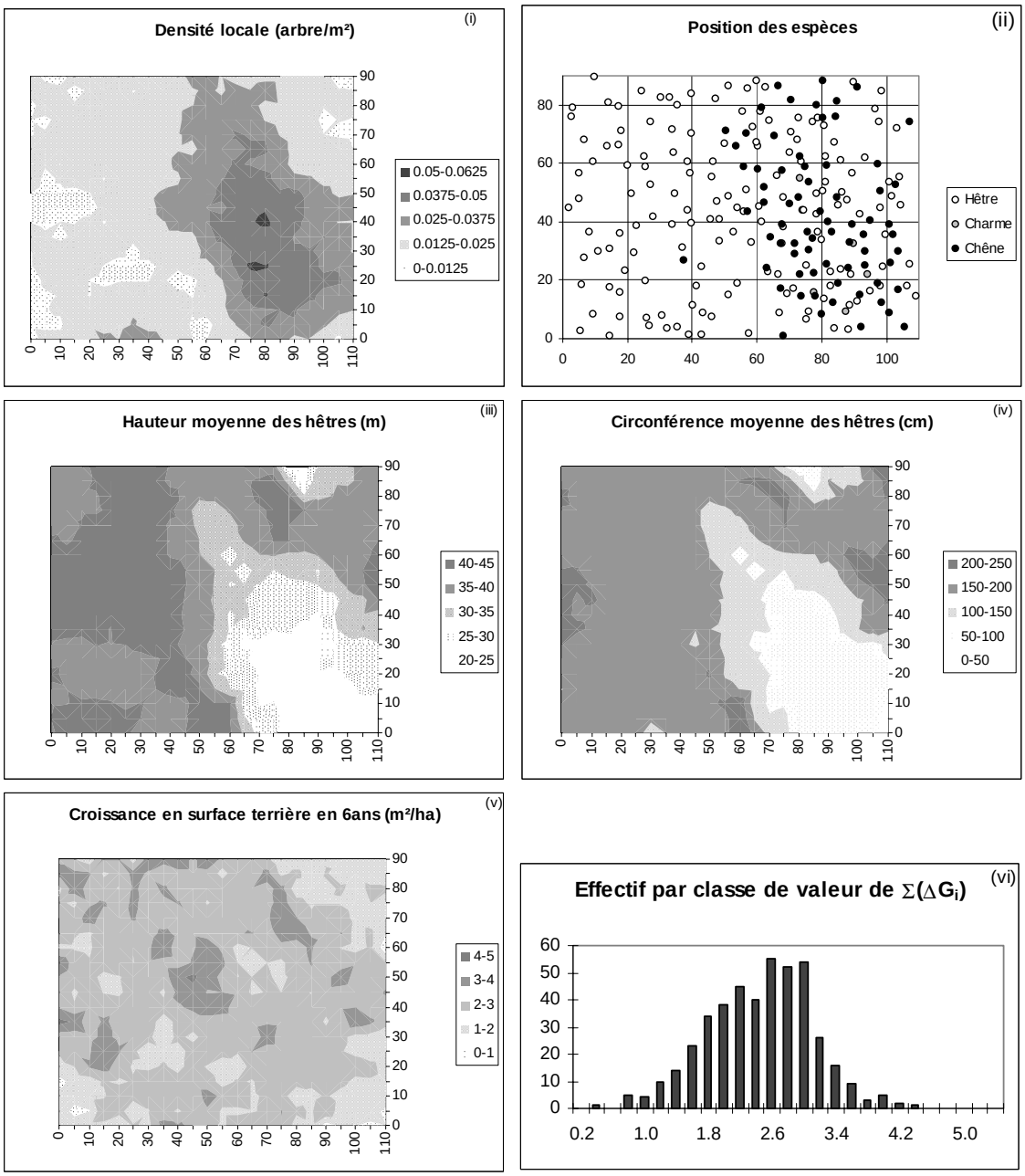


Figure 321.m : Cartes des différentes caractéristiques du dispositif du Beau Poirier en 1995 : (i) valeurs locales de la densité, (ii) position des différentes espèces, (iii) valeurs locales de la hauteur moyenne des hêtres, (iv) valeurs locales de la circonférence moyenne des hêtres, (v) valeurs locales de la somme des accroissements en surface terrière (entre 1989 et 1995) par unité de surface, et (vi) histogramme correspondant.

- Comme nous l'avons déjà vu au paragraphe (242.2), le mélange d'espèces (figure 321.m.(ii)) présente une hétérogénéité similaire à celle de la densité, puisque en 1995 les chênes survivants sont presque tous regroupés dans la zone la plus dense du peuplement.

- Les cartes des valeurs locales de la hauteur moyenne[296] (figure 321.m.(iii)) et de la circonférence moyenne[297] (figure 321.m.(iv)) des hêtres[298] présentent également une hétérogénéité assez proche : dans la zone moins dense, constituée seulement de hêtres, les arbres sont beaucoup plus hauts et plus gros que dans la zone la plus dense.

Ces différents résultats nous permettent de préciser notre interprétation de l'hétérogénéité constatée sur le dispositif.

- L'hétérogénéité de hauteur des hêtres peut être interprétée de façon classique comme une différence de fertilité : la zone 1, moins dense, serait située sur une station plus favorable au hêtre. Cette hypothèse est confirmée par l'observation du reste du peuplement : sur les placettes "route de charlemagne" situées du côté de cette zone, la hauteur est également plus grande que sur les placettes "épicéas", situées du côté de la zone plus dense du dispositif (cf. Annexe B1). *A priori*, cette différence de fertilité du hêtre peut être reliée à une hétérogénéité du sol. Sur la carte pédologique de Gury (1973), le dispositif est à l'intérieur d'une zone où la roche mère calcaire est recouverte d'une couche d'argile de carbonatation rougeâtre et de galets. Il se trouve toutefois à proximité (250 m) de la limite avec une zone de sols comportant en plus une couche de limons, et la précision de la carte est en réalité insuffisante pour conclure sur la composition précise du sol sur le dispositif. Pendant mon stage de DEA, j'ai effectué quelques mesures de sol qui laissent penser que le dispositif Beau Poirier est sans doute sur une zone de transition entre les deux types de sols. Il serait nécessaire, pour pouvoir conclure, d'effectuer des relevés pédologiques supplémentaires.

- L'existence d'une différence des conditions locales d'environnement pour le hêtre peut être à l'origine de l'hétérogénéité d'évolution du mélange : dans la zone 2, où les conditions sont moins favorables pour le hêtre, la pression de compétition est moins forte pour le chêne qui peut survivre avec l'aide du forestier. Dans la zone 1, la supériorité compétitive du hêtre est trop forte, et malgré le travail du forestier au profit du chêne, celui-ci finit par disparaître[299]. Il est en outre possible que l'hétérogénéité de sol entraîne également des conditions locales d'environnement pour le chêne plus favorables dans la zone 2 que dans la zone 1.

- Dans ce peuplement mélangé, les éclaircies sont réalisées au profit du chêne, et l'hétérogénéité d'évolution du mélange a dû se traduire par une différence de sylviculture entre les deux zones. En particulier, dans la zone 2, où la pression de compétition pour le chêne semble moins forte, on peut penser que des éclaircies modérées ont suffit à préserver certains chênes. Par contre, dans la zone 1, tant qu'il restait des chênes, le forestier a sans doute appliqué une éclaircie plus forte pour tenter de les conserver. Ceci pourrait expliquer à la fois la différence de densité actuelle et la différence de structure spatiale observée sur les deux zones (cf. 321.5) : la zone 1, soumise à des éclaircies plus fortes, est moins dense et présente une structure plus régulière.

---

[296] Pour chaque noeud d'une grille régulière de maille 5m, j'ai calculé la moyenne des hauteurs des hêtres compris dans une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 12.5 m.

[297] Pour chaque noeud d'une grille régulière de maille 5m, j'ai calculé la moyenne des circonférences des hêtres compris dans une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 12.5 m.

[298] Pour ne tenir compte que de l'étage principal, je n'ai considéré que les hêtres de plus de 20m.

[299] En fait, dans cette forêt gérée, les chênes ne disparaissent pas suite à une mortalité naturelle, mais sont éclaircis lorsqu'ils ont une croissance trop faible ou présentent des signes de dépérissement.

La circonférence des hêtres de l'étage principal présente une hétérogénéité très cohérente avec les différences de densité et de fertilité des deux zones, mais son interprétation nécessite une attention particulière. La figure (321.m.(v)) présente la carte des valeurs locales de la somme des accroissements en surface terrière par unité de surface entre 1989 et 1995 (toutes espèces confondues)[300], qui semble beaucoup moins hétérogène. Ce résultat est d'ailleurs confirmé par l'histogramme des effectifs par classe de valeurs locales. On peut donc émettre l'hypothèse que la croissance en surface terrière totale par unité de surface est à peu près constante sur le dispositif ; dans ce cas l'hétérogénéité constatée sur les circonférences moyennes est simplement liée à l'hétérogénéité de densité.
Cela signifierait également que la croissance en surface terrière est peu (ou pas) affectée par l'hétérogénéité de sol, mais que celle-ci affecte par contre la croissance en hauteur. On pourrait émettre l'hypothèse que la croissance en surface terrière par unité de surface dépend plutôt de l'éclairement, qui est constant sur le dispositif. Un modèle simple de fonctionnement de ce dispositif pourrait donc relier la croissance en hauteur aux ressources du sol, hétérogènes, et la croissance en surface terrière aux ressources lumineuses (Hervé et Deleuze, com. pers.).

Finalement, sur l'exemple du Beau Poirier, l'analyse même grossière de l'hétérogénéité, couplée aux expertises forestières et écologiques sur le peuplement permet de mieux comprendre le fonctionnement du mélange, et donc de préciser les résultats déjà obtenus dans la partie II.

[300] Pour chaque noeud d'une grille régulière de maille 5m, j'ai calculé la somme des accroissements en surface terrière des arbres entre 1989 et 1995 dans une fenêtre d'échantillonnage circulaire de rayon 12.5 m, puis j'ai divisé par la surface correspondante.

322. Comment intégrer très simplement une éventuelle hétérogénéité dans un modèle de croissance ?

La modélisation de peuplements hétérogènes est un problème complexe, pour lequel, contrairement aux peuplements homogènes, on ne peut pas considérer que les conditions locales de l'environnement sont constantes sur le domaine d'étude. On s'attend donc à ce que le comportement des arbres varie d'un endroit à l'autre du peuplement. Dans ce sous-chapitre, nous allons évoquer quelques pistes méthodologiques pour tenir compte de ces hétérogénéités dans le travail de modélisation.

322.1. La définition de zones homogènes peut améliorer les performances des modèles dendrométriques.

Les modèles dendrométriques classiques considèrent généralement que les conditions de croissance sont homogènes sur tout le peuplement : sur un domaine d'étude, on définit un modèle et on ajuste les paramètres à partir de l'ensemble des données. Si le peuplement présente une hétérogénéité des conditions locales de l'environnement, un tel modèle correspond alors à un comportement moyen sur le domaine d'étude, qui ne prend pas en compte cette hétérogénéité[301].

Dans la réalité, les hétérogénéités des conditions locales de l'environnement, et en particulier du sol, peuvent avoir un impact important sur la dynamique du peuplement. Nous avons vu des exemples de différences de composition spécifique (sur le dispositif de Paracou, cf. 321.3), de mortalité (réserve de la Tillaie, cf. 313.1 ; dispositif du Beau Poirier, cf. 321.6), et de croissance en hauteur ou en surface terrière (dispositif du Beau Poirier, cf. 321.6). Il semble donc important de pouvoir tenir compte de ces hétérogénéités pour améliorer les performances de nos modèles dendrométriques.

Les zones homogènes définies pour faciliter la description de la structure spatiale des peuplements hétérogènes correspondent *a priori* à des zones dans lesquelles les conditions locales de l'environnement sont relativement constantes. On peut donc très simplement[302] intégrer les hétérogénéités dans un modèle dendrométrique en construisant et en ajustant un modèle sur chaque zone homogène séparément. Dans la pratique, on peut utiliser une même forme de modèle, et ajuster les paramètres séparément sur les données correspondant à chaque zone, ou, dans certains cas d'hétérogénéité très marquée, utiliser des modèles de formes différentes. Dans tous les cas, on peut considérer qu'on obtient sur le domaine d'étude un modèle composé, plus complexe, qui comporte à la fois la définition des zones homogènes et les différents modèles et jeux de paramètres correspondant à chaque zone.

Un tel modèle composé prend bien en compte les hétérogénéités du domaine d'étude, on s'attend donc à ce qu'il fournisse des prédictions plus pertinentes et plus proches des données mesurées. Il pose toutefois des questions d'évaluation plus complexes, et ses performances dépendent en particulier de la qualité de la définition des zones homogènes.
Selon les hypothèses de travail, l'analyse de la distance entre les différents sous-modèles (par exemple par comparaison des paramètres obtenus dans les différentes zones si on a utilisé la même forme de modèle) peut être interprétée à la fois comme une mesure de l'impact de

[301] En outre, pour des processus non linéaire la dynamique moyenne du peuplement ne correspond pas à la moyenne des dynamiques, ce qui peut entraîner des biais importants.
[302] Cette méthode peut être utilisée même en l'absence de données sur les causes de l'hétérogénéité (cf. 321.4).

l'hétérogénéité sur le processus étudié ou comme une évaluation de la définition des zones homogènes. Ainsi, si on obtient des paramètres significativement différents et très éloignés, on peut penser que les différentes zones homogènes correspondent bien à des zones du peuplement soumises à un environnement local différent, et que cette différence a un effet important sur la dynamique du peuplement. Inversement, si les paramètres ne sont pas significativement différents, on peut soit incriminer la définition des zones homogènes, soit conclure que l'hétérogénéité étudiée n'a pas d'effet sur le processus modélisé.

Pour illustrer cette démarche, je propose de reprendre l'exemple du dispositif du Beau Poirier sur lequel nous avons construit, au paragraphe (321.5), deux zones homogènes correspondant à des parties du peuplement de composition, densité et hauteurs différentes (figure 322.a). Il est donc intéressant de prendre en compte cette hétérogénéité dans le modèle dendrométrique construit au paragraphe (243.2), et plus précisément dans le modèle de croissance en surface terrière du hêtre[303] entre 1989 et 1995. L'équation (322.b) reprend ce modèle, et la figure (322.c) présente les données correspondantes.

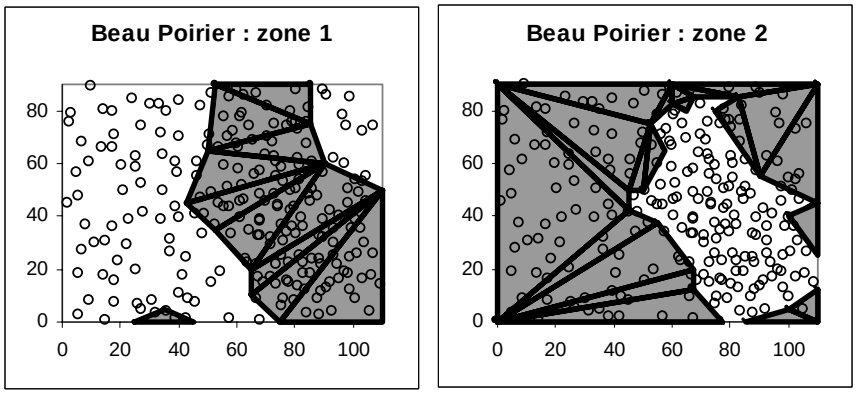


Figure 322.a : Définition des deux zones homogènes sur la placette du Beau Poirier.

Equation 322.b : $$\Delta G_{i(89->95)} = \alpha + \beta G_{i(89)} + \varepsilon_i$$

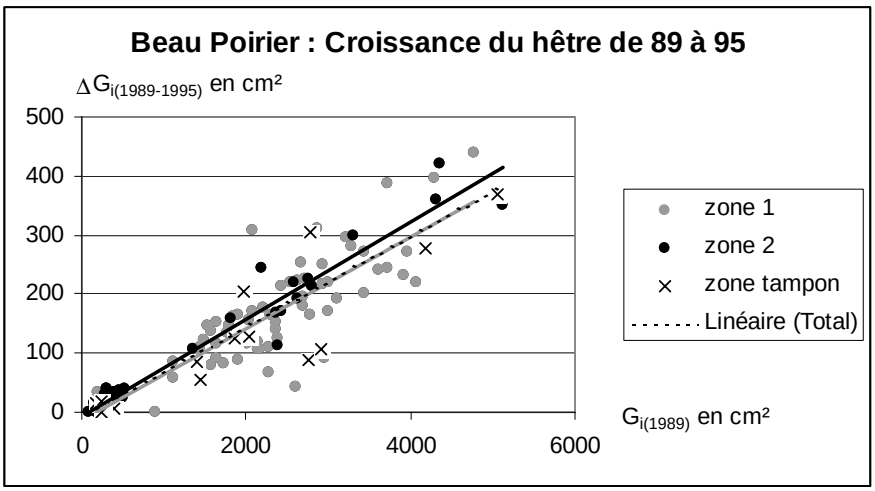


Figure 322.c : Données de croissance pour les hêtres des zones 1 et 2, entre 1989 et 1995, sur le dispositif du Beau Poirier.

[303] En 1995, le chêne n'est plus présent que sur la zone 2, on ne peut donc pas ajuster de modèle de croissance sur la zone 1.

Pour tenir compte de l'hétérogénéité du dispositif, j'ai donc ajusté ce modèle séparément sur les deux zones homogènes de la figure (322.a). Le tableau (322.d) résume les paramètres obtenus lors des régressions, et les compare à ceux obtenus sur l'ensemble du dispositif (donc pour un modèle qui ne tient pas compte de l'hétérogénéité). Les deux modèles obtenus ne sont pas très différents (l'analyse de variance effectuée sur ces données montre que les coefficients respectifs ne sont pas significativement différents au seuil de 5%[304]), ce qui tend à montrer que, malgré des conditions de structure spatiale et sans doute de sol différentes (cf. 321.6), le processus de croissance suit une loi relativement stable. Toutefois, il semble difficile de conclure sur cet exemple car la période de croissance étudiée est très courte, les zones homogènes définies à partir de l'hétérogénéité de la densité locale ne rendent pas clairement compte de l'hétérogénéité de croissance[305], et les deux modèles ont été ajustés sur des intervalles différents (les arbres de la zone 1 sont plus gros), ce qui rend difficile leur comparaison.

	$\overline{G_i}$ en cm²	$\overline{\Delta G_i}$ en cm²	α	β	σ_ε	P
tout le dispositif (124 hêtres)	1960.17	140.71	-9.09	0.076	45.01	<0.0001
zone 1 (72 hêtres)	2335.94	167.03	-13.96	0.077	49.64	<0.0001
zone 2 (37 hêtres)	1274.89	98.31	-6.13	0.082	27.01	<0.0001

Tableau 322.d : Résultats de l'ajustement du modèle (322.b) sur les données de croissance du hêtre pour la période 1989-1995 sur la placette du Beau Poirier.

Finalement, sur cet exemple, le modèle composé, qui comprend (i) la définition des zones homogènes, et (ii) les deux jeux de paramètres associés, ne donne pas vraiment de meilleures prédictions de la croissance du hêtre que le modèle simple construit au paragraphe (243.2), mais il présente l'avantage de mieux prendre en compte l'hétérogénéité du dispositif du Beau Poirier, et se rapproche en ce sens des modèles plus mécanistes. Le choix de l'un ou l'autre modèle dépendra avant tout de l'objectif de l'étude : pour décrire ou prédire la croissance moyenne du peuplement, le modèle unique est tout à fait suffisant, mais le modèle composé sera plus intéressant si on cherche à travailler à l'échelle de l'arbre.

322.2. Comment la prise en compte de l'hétérogénéité nous amène-t-elle à construire des modèles plus mécanistes ?

Certaines hétérogénéités d'origine exogène peuvent être reliées à des facteurs de l'environnement (par exemple la fertilité) qui agissent directement sur les processus naturels étudiés (par exemple la croissance). Lorsqu'on dispose de données sur ces facteurs, il peut être intéressant de les introduire comme covariables dans les modèles, ce qui peut amener le modélisateur à expliciter plus précisément les mécanismes des processus étudiés.
Ainsi, pour prendre en compte une hétérogénéité de la fertilité locale, plusieurs auteurs ont intégré plus ou moins directement l'état du sol dans leur modèle de croissance. Meredieu (1994) a par exemple étudié la corrélation entre plusieurs caractéristiques du chêne rouge et les caractéristiques locales du sol sur une parcelle hétérogène. Goulard *et al.* (1995) ont mis en évidence une corrélation entre la croissance en hauteur d'un taillis de châtaignier et la profondeur du sol.

[304] Le niveau de signification du test de l'égalité des deux coefficients β est de 0.09.
[305] Les cartes d'hétérogénéité de la hauteur ou de la circonférence présentent une forme similaire mais ne sont pas tout à fait identique aux deux zones définies à partir de la densité locale (cf. 321.6).

Pukkala (1989) et Mou *et al.* (1993) proposent des modèles dendrométriques qui intègrent directement un état spatialisé de la ressource du sol, en utilisant le formalisme de la "théorie des champs écologiques"[306] (Wu *et al.*, 1985). Dans ces modèles, chaque volume élémentaire de sol est considéré comme une réserve potentielle de ressource qui peut être visitée et utilisée par les systèmes racinaires des différents arbres voisins. Les modèles calculent la quantité de ressource disponible pour chaque arbre en fonction de son voisinage (figure 322.e), et l'utilisent ensuite dans des indices de compétition. Ils ont été construits et ajustés sur l'hypothèse d'un peuplement et d'un sol homogène, mais ils sont directement généralisables au cas d'une fertilité hétérogène : il suffit pour cela de relier la quantité de ressource initialement disponible dans chaque cellule de sol à des mesures de fertilité locale F(x,y), utilisées comme autant de paramètres du modèle.

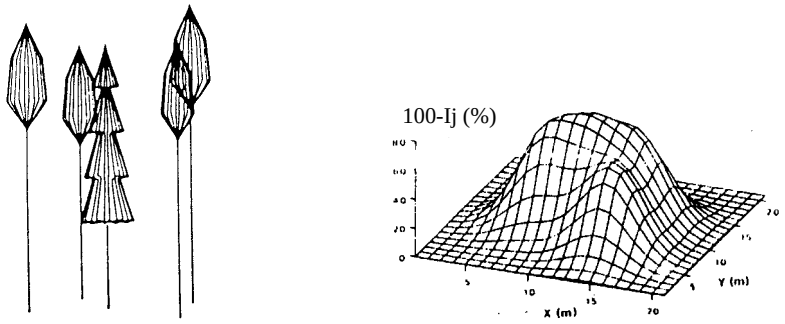


Figure 322.e : Illustration du principe du modèle de Pukkala (1989) : proportion des ressources du sol utilisée par les systèmes racinaires d'un épicéa et de ses 4 voisins (in Pukkala, 1989).

Inversement, on peut envisager d'inverser le modèle pour estimer les données de fertilité locale F(x,y) à partir des données de croissance. Un tel problème est bien sûr *a priori* sous-déterminé, mais en discrétisant F(x,y) sur une grille et en utilisant certaines hypothèses sur les systèmes racinaires et le transport des ressources dans le sol, on peut se ramener à un petit nombre de paramètres, qui pourraient alors être estimés à partir des données[307] avec des méthodes similaires à celles employées pour la densité locale.

322.3. Le modèle théorique construit aux sous-chapitre (252) permet de simuler un peuplement hétérogène.

Le modèle théorique que nous avons construit au sous-chapitre (252) est, en quelque sorte, intermédiaire entre le modèle dendrométrique du paragraphe (322.1) et le modèle mécaniste du paragraphe (322.2) : il prend bien en compte la dynamique de la ressource du sol pour modéliser la croissance, mais ne considère pas le sol comme un milieu continu qu'on pourrait caractériser par une fertilité locale (figure 322.f). Sur un tel modèle, la prise en compte d'une éventuelle hétérogénéité peut difficilement se faire par le biais des compartiments de sol[308], mais peut être envisagée par le biais des paramètres individuels des arbres[309].

---

[306] En anglais : ecological field theory.

[307] C'est d'ailleurs déjà ce qui est réalisé dans la pratique, à plus grande échelle, lorsqu'on utilise les données de hauteur des arbres pour estimer la fertilité locale d'une parcelle.

[308] Notre modèle considère en réalité un seul compartiment de sol global (donc homogène), S_G, et des compartiments L_i qui représentent les zones de déplétion des ressources de chaque arbre A_i, qui ne comportent pas de mesure directe de fertilité locale (cf. 252.1).

[309] Grover (1997, chapitre 7) propose différents exemples de modèles théoriques qui prennent en compte d'éventuelles hétérogénéités, et analyse leur conséquences sur le fonctionnement des modèles.

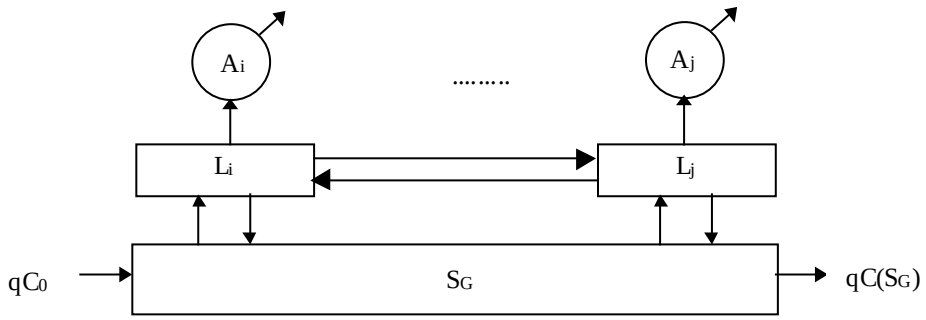


Figure 322.f : Le modèle spatialement explicite construit au sous-chapitre (252).

Dans le cas du dispositif du Beau Poirier, on a pu constater que les conditions écologiques pour le chêne semblent meilleures dans la zone 2 (où il survit encore en 1995) que dans la zone 1, alors que les conditions pour le hêtre semblent meilleures dans la zone 1 (où il est plus grand et plus gros) que dans la zone 2 (cf. 321.6). Pour intégrer cette hétérogénéité dans notre modèle, on peut utiliser des valeurs des paramètres de compétitivité c_i variables selon la position des arbres : pour le chêne une valeur de c_i plus faible[310] dans la zone 2 que dans la zone 1, et inversement pour le hêtre.
Avec de telles hypothèses, les résultats de l'étude analytique du modèle (cf. 252.3) permettent de conclure que la biomasse active d'équilibre du hêtre ($N^*(A_i)$) serait plus élevée dans la zone 1 que dans la zone 2, et que la biomasse active d'équilibre du chêne ($N^*(A_i)$), donc sa survie, seraient plus élevées dans la zone 2 que dans la zone 1 (équation 322.g). Ces résultats sont cohérents avec nos observations de départ.
Notons que des résultats similaires pourraient être obtenus en modifiant les valeurs d'autres paramètres, par exemple le paramètre q_i, qui intègre la surface de contact entre la zone de déplétion des ressources et le sol (cf. 254.4). Les résultats qualitatifs obtenus ne permettent donc pas de valider une hypothèse théorique particulière, et dans tous les cas il serait nécessaire de la confronter à une interprétation biologique de l'hétérogénéité, par exemple à l'aide de mesures de sol ou d'expertises sur la dynamique du peuplement.

Equation 322.g : $$N^*(A_i) = \frac{q_i + \sum_{j \neq i} v_{ij}}{a_i} \left[\frac{C_i^{bary}}{c_i} - 1 \right]$$ (cf. 252 pour les différentes notations).

On peut bien sûr retrouver ce résultat sur des simulations. Prenons par exemple le peuplement virtuel P1 (figure 322.h.(i)) construit au paragraphe (262.2), composé de 100 arbres d'espèce e_1, plus compétitive (en blanc), et de 100 arbres d'espèce e_2, supposée moins compétitive (en gris). On peut séparer le peuplement en 2 zones supposées homogènes, qui servent à définir les paramètres des arbres pour la simulation. Ainsi, dans la moitié gauche du peuplement P1 j'ai posé, comme lors des simulations précédentes, c_1=4 et c_2=8 ; et dans la partie droite j'ai choisi des valeurs légèrement moins favorables pour l'espèce e_1 (c_1=5) et légèrement plus favorables pour l'espèce e_2 (c_2=7). Les autres paramètres des simulations sont ceux définis au sous-chapitre (261). La figure (322.h.(ii)) présente les résultats, en terme de survie, d'une simulation sur 10000 itérations, réalisée pour un paramètre C_0 égal à 9.4, correspondant à une contrainte forte.
Dans la partie gauche du peuplement, tous les arbres d'espèce moins compétitive ont disparu par exclusion compétitive. Par contre, dans la partie droite les conditions locales de l'environnement sont plus favorables, et presque tous les arbres de l'espèce e_2 ont survécu.

[310] Donc une meilleure compétitivité (cf. 251.6).

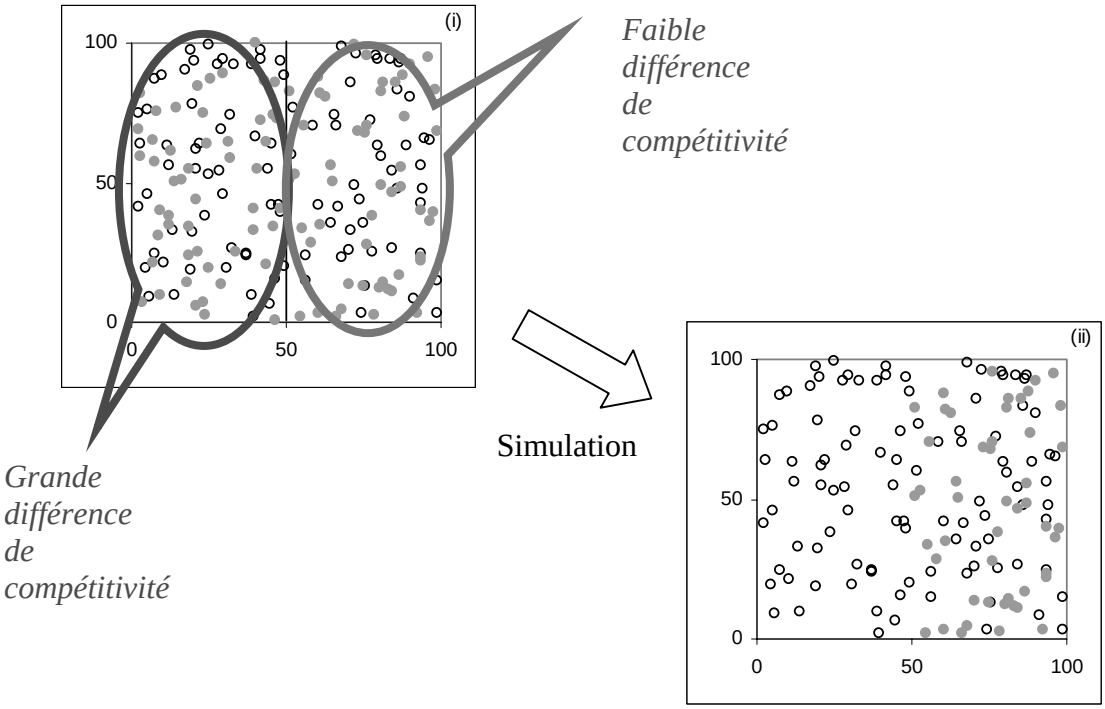


Figure 322.h : Evolution du peuplement P1 lors d'une simulation de 10000 itérations.

Finalement, l'intégration, dans notre modèle théorique, d'éventuelles hétérogénéités dans les paramètres individuels des arbres permet de rendre compte de comportements complexes, et en particulier de retrouver, sur cet exemple *ad hoc*, une situation similaire à celle observée sur le dispositif du Beau Poirier. Ce résultat ne permet bien sûr en aucun cas de valider les hypothèses faites sur le modèle théorique, mais il apporte des éléments de réflexion intéressants pour l'analyse de ce dispositif.

323. Bilan.

Les exemples présentés dans ce chapitre illustrent l'intérêt de prendre en compte, même simplement, d'éventuelles hétérogénéité, à la fois lors de la description de la structure spatiale d'un peuplement et lors de la modélisation de sa dynamique. Ainsi, l'analyse de l'hétérogénéité pour différentes propriétés du peuplement nous a permis de préciser notre interprétation du fonctionnement du dispositif du Beau Poirier. La prise en compte de ces hétérogénéités nous a également permis d'améliorer les performances des modèles dendrométriques et théoriques construits dans les chapitres précédents.

On trouve dans la bibliographie assez peu d'exemples d'étude de peuplements hétérogènes, sans doute parce qu'une analyse rigoureuse de l'hétérogénéité nécessite des outils mathématiques compliqués (Dessard, 1996; Allard *et al.*, soumis). Pour me rapprocher du point de vue du forestier et de l'écologue, j'ai choisi d'utiliser des méthodes moins rigoureuses mais plus simples, quitte à obtenir des résultats grossiers. Ainsi, la définition, au sein d'un peuplement hétérogène, de zones relativement homogènes facilite grandement la prise en compte des hétérogénéités, à la fois dans la description et dans la modélisation des peuplements.

Il s'agit toutefois d'une méthode très simple, qui présente de nombreuses limites :

- Le choix du nombre de zones homogènes considérées, et de leurs limites est en général relativement subjectif. Il serait nécessaire d'étudier la sensibilité du résultat final (l'analyse de la structure spatiale) par rapport à leur définition.

- On ne peut tenir compte des arbres correspondant aux zones de transition et aux gradients.

- Lors de l'utilisation d'une carte d'un facteur exogène, comme le sol, il serait en théorie nécessaire de tenir compte de la précision de cette carte dans la définition des zones homogènes.

- Lorsqu'on utilise une carte des valeurs locales des propriétés du peuplement pour définir les zones homogènes, la question du choix de l'échelle d'échantillonnage pour le calcul de ces valeurs est particulièrement délicate.

- Il se pose de plus un problème d'indépendance entre ces valeurs, qui servent à définir les zones homogènes, et les valeurs calculées ensuite sur ces zones homogènes pour caractériser leur structure.

33. Bilan général.

L'environnement n'est pas toujours homogène : les quelques exemples présentés dans cette partie III illustrent les liens complexes qui existent entre d'éventuelles hétérogénéités des conditions locales de l'environnement, le fonctionnement d'un peuplement forestier et sa structure à différentes échelles. L'étude et l'analyse des éventuelles hétérogénéités d'un peuplement sont donc intéressantes à la fois pour décrire correctement le peuplement, pour mieux comprendre son fonctionnement, et pour le modéliser.

L'analyse grossière des hétérogénéités de la structure spatiale du peuplement a apporté un complément important dans l'étude de la placette du Beau Poirier. Elle a permis de clarifier les hypothèses sur la dynamique du mélange chêne et hêtre, pour expliquer la structure observée pour la survie du chêne. Elle nous a également amené à améliorer les modèles dendrométriques et théoriques sur ce dispositif. En ce sens, le dispositif du Beau Poirier est une bonne illustration de l'apport de l'analyse de la structure spatiale pour les 3 hypothèses de représentation du peuplement retenues dans ce travail.
Ce travail montre également l'intérêt d'utiliser les connaissances forestières et écologiques pour améliorer la pertinence de l'analyse statistique, aussi simple soit-elle.

L'étude des hétérogénéités est un problème difficile, et les forestiers et écologues manquent d'outils simples pour l'analyser ou la prendre en compte. Le formalisme mathématique des processus ponctuels hétérogènes est relativement complexe, et n'est pas toujours directement utilisable sur des peuplements réels, pour lesquels on ne dispose que d'une réalisation.

La spécificité des peuplements forestiers m'a amené à utiliser une définition de l'hétérogénéité plus intuitive, et sans doute plus proche de la perception qu'en ont les forestiers et les écologues. Cette notion d'hétérogénéité dépend de l'échelle d'observation, et donc de l'objectif de l'étude. Les quelques exemples étudiés semblent confirmer l'intérêt de cette définition.

Dans cette partie III, j'ai essayé de proposer quelques pistes méthodologiques, développées en collaboration avec R. Pélissier, pour prendre en compte de façon très simple d'éventuelles hétérogénéités dans des applications pratiques. Pour cela, j'ai choisi de m'éloigner du formalisme des processus ponctuels, en essayant toutefois d'en extraire des notions et des outils très simples, sans doute moins rigoureux, mais plus faciles à comprendre et à mettre en oeuvre pour des non mathématiciens. Les différentes réflexions et propositions faites dans ce mémoire ne prétendent donc aucunement résoudre le problème de l'analyse des peuplements hétérogènes, qui dépasse de beaucoup le cadre de cette thèse.

La figure (330.a) résume notre démarche, basée sur l'analyse des données exogènes, le calcul de valeurs locales des propriétés du semis de points, et la définition de zones homogènes.

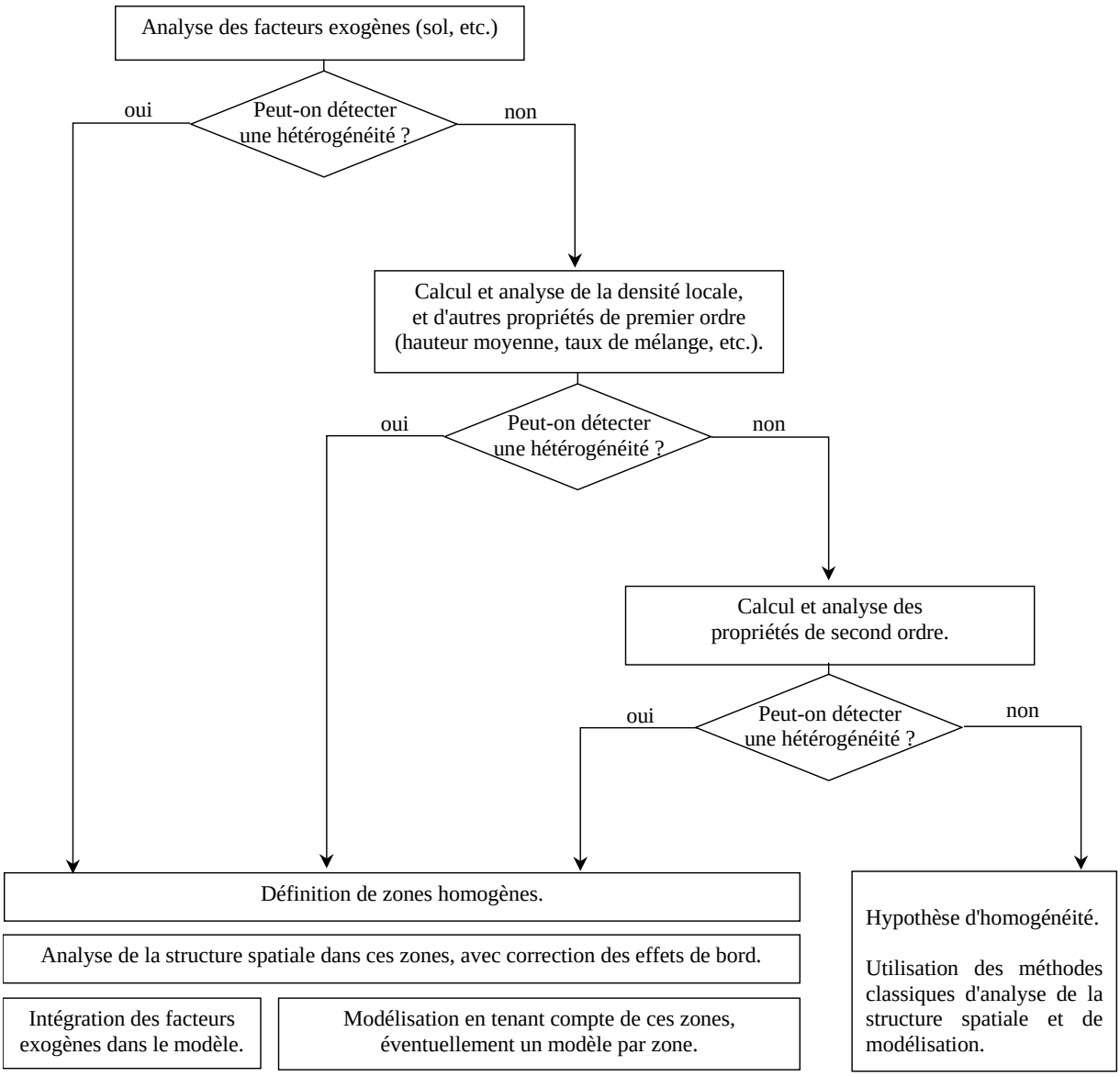


Figure 330.a : Proposition de démarche pour prendre en compte une hétérogénéité dans la description ou la modélisation d'un peuplement.

Nous avons évoqué aux sous-chapitres (315) et (323) plusieurs problèmes soulevés par la mise en oeuvre de cette méthode, qui mériteraient des développements mathématiques supplémentaires, et pourraient faire l'objet de recherches ultérieures. On peut retenir en particulier que :

- La définition de zones homogènes, ne permet pas de rendre compte de la structure des zones de transition ou des gradients, qui sont pourtant fréquents dans les peuplements réels ;

- la définition des zones homogènes reste très subjective, si bien qu'il serait intéressant d'étudier la sensibilité des résultats par rapport à leur frontière.

L'analyse et la description de peuplements hétérogènes semblent donc une question encore largement ouverte, qui pourrait connaître un développement important dans les années à venir.

IV. Discussion et Perspectives.

Soit traître à l'Empire, s'il le faut, et rebelle aux décrets du Ciel, mais fidèle à toi même, à la Lumière qui est en toi, parcelle de sagesse et de divinité.

Mani in Maalouf, 1991.

Tempêtes et chablis, une rébellion ? Clinal d'Amance, mars 1995.

400. Introduction.

Les trois parties précédentes ont été l'occasion d'illustrer, avec des exemples correspondant à 3 hypothèses de représentation de plus en plus détaillées, différentes applications de l'analyse de la structure spatiale à des questions écologiques ou forestières. Dans cette dernière partie, je propose une synthèse et une discussion des principaux résultats obtenus.

- La thèse proprement dite, c'est-à-dire les apports de l'analyse de la structure spatiale à l'étude et la modélisation des peuplements complexes, est discutée dans le sous-chapitre (401).

- Au sous-chapitre (402), j'analyse comment il est possible de prendre en compte la structure spatiale dans les différentes étapes du travail de modélisation.

- Enfin, au sous-chapitre (403) je propose quelques pistes de réflexion sur l'évolution possible des modèles dendrométriques.

401. Quels sont les apports de l'analyse de la structure spatiale à l'étude des peuplements complexes ?

L'objectif de ce travail, présenté en introduction (cf. 004), est de montrer comment l'analyse de la structure spatiale peut nous aider à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes. Dans ce premier sous-chapitre de discussion, je propose une synthèse des différents apports de la structure spatiale illustrés au cours des 3 parties précédentes.

401.1. Les exemples étudiés au cours de cette thèse ont permis d'illustrer comment la structure spatiale d'un peuplement peut influencer son fonctionnement, ce qui confirme l'hypothèse évoquée au paragraphe (002.3).

- La structure spatiale d'un peuplement caractérise tout d'abord l'environnement local de chaque arbre. L'influence de cet environnement local sur l'expression des processus naturels (croissance, mortalité et régénération) a depuis longtemps été étudiée par les forestiers (Assmann, 1970; Otto, 1998), ce qui a amené les dendrométriciens à proposer des modèles de croissance "arbres dépendant des distances" (Houllier *et al.*, 1991; Spellmann, 1992), et à définir des indices de compétition adaptés. Dans les modèles de croissance simples utilisés dans cette thèse, les indices de compétition prédisent effectivement une part de la variabilité de la croissance individuelle des arbres, ce qui confirme l'influence du voisinage sur le processus de croissance (cf. 233.4).
  En outre, il est intéressant de remarquer que la plupart de ces indices peuvent s'exprimer facilement à partir des fonctions classiques d'analyse de la structure spatiale : ainsi l'indice $n_i(R)$ défini au paragraphe (232.2) peut être relié à la fonction K(r), et l'indice $ng_i(R)$, défini au paragraphe (233.4), à la fonction $K_{\Sigma G}(r)$ (cf. 233.5).

- Dans le cas de peuplements mélangés, l'influence de la structure spatiale sur l'évolution du peuplement est encore plus marquée, puisqu'elle concerne à la fois la taille des voisins et leur espèce, et qu'elle peut influencer non seulement la croissance, mais aussi l'évolution du mélange. Plusieurs auteurs utilisent, pour les peuplements mélangés, des indices de compétition qui distinguent les différentes espèces (McTague & Stansfield, 1995; Biber, 1996; Cescatti, 1997; Moravie, 1999). De la même façon, j'ai utilisé les indices $ng_{i.esp}(R)$ pour caractériser l'effet des voisins d'une espèce particulière sur la croissance individuelle des arbres (cf. 243.3 et 272.2). Il est toutefois difficile de mettre en évidence des effets significatifs de ces différents indices qui sont souvent corrélés négativement entre eux (cf. 272).
  Ces indices peuvent être reliés aux fonctions d'analyse de la structure spatiale, comme la fonction intertype $L_{1.2}(r)$, qui peuvent aussi être utilisées pour étudier le lien entre la structure spatiale et le fonctionnement d'un peuplement mélangé. Ainsi, avec le modèle théorique du sous-chapitre (252), on peut retrouver dans la condition de survie d'une espèce en mélange un indice correspondant directement à la structure spatiale du mélange (cf. 262.1).

- La structure spatiale caractérise en outre les éventuelles hétérogénéités du peuplement, d'origine exogène ou endogène (cf. 313.1), qui jouent un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème.
  Le sol est une source importante d'hétérogénéité d'origine exogène. Un peuplement forestier, comme toute formation végétale, est très fortement dépendant des ressources et de la structure du sol, si bien que les variations du sol se traduisent généralement par des

variations de fonctionnement du peuplement, qui peuvent être détectées par la structure spatiale (Begon *et al.*, 1990). La topographie, qui influence l'accès à la lumière et le drainage du sol, peut également être un facteur d'hétérogénéité important (Pélissier, 1995).
Les exemples étudiés dans la partie (III) illustrent comment ces hétérogénéités peuvent entraîner des différences de comportement du peuplement : différence de taille des arbres et de composition du mélange dans la placette du Beau Poirier (cf. 321.6), différence de survie du chêne dans la réserve intégrale de la Tillaie (cf. 313.1), différence d'installation des espèces dans le dispositif de Paracou (cf. 313.1). Des exemples similaires peuvent être trouvés dans la bibliographie (Duncan, 1991; Collinet, 1997; Batista & Maguire, 1998). Au paragraphe (322.3), j'ai construit un modèle théorique qui rend compte de l'influence de l'hétérogénéité du sol sur le comportement du peuplement et plus particulièrement de la survie d'une espèce moins compétitive.
D'autres sources d'hétérogénéité, endogènes, qui découlent directement du fonctionnement de l'écosystème, peuvent être mises en évidence par l'analyse de la structure spatiale : c'est le cas de l'invasion d'une plaque de Gonfolo rose par le Wacapou dans le dispositif de Paracou étudiée par Traissac (1998b) (cf. 313.1).

401.2. L'analyse de la structure spatiale facilite la description, la caractérisation et la comparaison des peuplements complexes.

J'ai choisi dans cette thèse de m'intéresser plus particulièrement à des peuplements complexes, c'est-à-dire présentant une irrégularité en taille, un mélange d'espèces, ou une hétérogénéité de structure. A cause de ces différentes sources de complexité, les indices globaux simples usuellement utilisés pour des peuplements purs et réguliers (par exemple le diamètre moyen et la densité) sont insuffisants pour décrire ou comparer de tels peuplements (cf. 001.3). L'étude et la gestion des peuplements complexes nécessitent donc la mise au point de nouveaux indices synthétiques spécifiques, qui permettent de décrire, comparer et classer ces peuplements dans une typologie (Spellmann, 1992; Füldner, 1995; Seynave, 1999). L'analyse de la structure spatiale peut jouer un rôle important dans ce travail de caractérisation, car elle permet justement de rendre compte des hétérogénéités de structure, du mélange d'espèces, et des irrégularités de taille.

La structure spatiale d'un peuplement forestier est une notion compliquée, qui concerne à la fois l'utilisation horizontale et verticale de l'espace par les arbres. Dans ce mémoire, j'ai choisi de me limiter à l'étude de la structure spatiale horizontale[311], qui nécessite déjà l'utilisation d'outils mathématiques spécifiques : le formalisme des processus ponctuels (cf. 112 et 212). Ce formalisme tient compte explicitement de la position des arbres (l'aspect ponctuel), et permet d'extraire des éléments moyens qui caractérisent la structure du peuplement[312] (l'aspect processus) en laissant de coté les fluctuations aléatoires (l'aspect stochastique)[313]. Il est utilisé plus ou moins directement par la plupart des outils d'analyse de la structure spatiale (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Cressie, 1993), et en particulier par la fonction de Ripley K(r) et les fonctions dérivées L(r), $L_{1.2}(r)$, $K_{COR}(r)$ que j'ai utilisées.

Au cours de ce mémoire, nous avons vu comment ce formalisme pouvait être utilisé pour différentes hypothèses de représentations :

---

[311] C'est à dire à la position des arbres sur un plan.
[312] En particulier les relations de voisinage.
[313] Pour cela, on considère au fait que le peuplement étudié, ou plutôt le semis de points qui le représente, est une réalisation d'un processus stochastique sous-jacent, et on caractérise la structure spatiale du peuplement par les propriétés de ce processus (cf. 112.2).

- *H1 : Un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1, ..., N), caractérisés par leur position (x_i,y_i) dans un plan horizontal.*

- *H_2 : Un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1, ... , N), caractérisés par leur position (x_i,y_i) dans un plan horizontal, leur espèce e_i, et leur circonférence C_i.*

- *H_3 : Un peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i (i=1, ... , N), caractérisés par leur position (x_i,y_i) dans un plan horizontal, leur espèce e_i, et leur circonférence C_i. La structure du peuplement et l'environnement local, potentiellement hétérogènes, peuvent être caractérisés par différentes fonctions dépendant de la position, comme la densité locale du processus, $\lambda(x, y)$, ou une fonction de fertilité locale $F(x, y)$.*

Ces hypothèses restent très simples devant la complexité des peuplements forestiers réels, mais elles correspondent assez bien aux contraintes des bases de données actuelles, et ont apporté quelques éléments de réponse à des questions forestières ou écologiques classiques. L'utilisation de l'une ou l'autre de ces hypothèses dépend à la fois de l'objectif de l'étude et des données disponibles sur le peuplement étudié. Elle conditionne également le choix des outils d'analyse de la structure spatiale. Dans le tableau (401.a), je propose un résumé de ces différentes contraintes à partir des exemples traités dans les trois parties précédentes.

Peuplement étudié	Objectif de l'étude	Hypothèse pertinente	Données nécessaires	outils disponibles	cf.
Peuplement pur régulier faiblement hiérarchisé	Description Modèle de mortalité	H_1	x_i, y_i	L(r)	12 14, 15
Peuplement pur régulier fortement hiérarchisé	Description Modèle de mortalité	H_2 marque : le statut	x_i, y_i statut	$L_{1.2}(r)$	221
Peuplement pur	Modèle de croissance	H_2 marque : la taille éventuellement : le statut	x_i, y_i G_i (ou H_i) statut	$L_{1.2}(r)$ (classes de taille) $K_F(r)$ $ng_i(R)$	223 222 233
Peuplement mélangé régulier	Description Modèle de mortalité	H_2 marque : l'espèce	x_i, y_i e_i	$L_{1.2}(r)$	221 26
Peuplement mélangé	Modèle de croissance	H_2 marque1 : l'espèce marque2 : la taille éventuellement : le statut	x_i, y_i e_i G_i (ou H_i) statut	$L_{1.2}(r)$ $K_F(r)$ $ng_{i.esp}(R)$	24 25 27
Présence d'une hétérogénéité		H_3	x_i, y_i description du sol ...	densité locale zones homogènes	314 32

Tableau 401.a : Quelles hypothèses et quels outils utiliser selon le cas de figure ?

- Dans le cas où seules les positions des arbres sont connues (cf. partie I), le formalisme des processus ponctuels proprement dit est directement utilisable (cf. 12), et la fonction L(r) caractérise de façon simple la structure spatiale des peuplements à plusieurs échelles simultanément[314] (cf. 122). La méthode de Monte Carlo permet de définir facilement des intervalles de confiance qui peuvent correspondre à différentes hypothèses nulles et aider à interpréter les résultats de l'analyse de la structure spatiale, par exemple en terme

[314] Contrairement par exemple aux indices de type Clark et Evans (Clark & Evans, 1954 in Curtet, 1993).

d'agrégation ou de régularité[315] (cf. 123). La facilité de calcul de cette fonction[316] et la richesse des interprétations des résultats expliquent sans doute pourquoi son utilisation s'est fortement développée au cours des dix dernières années (cf. 121.3).
Toutefois, cette analyse simple ne prend en compte que les positions des arbres, elle semble donc plus justifiée dans le cas de peuplements purs et réguliers que pour des peuplements complexes.

- Dans le cas où, en plus, l'espèce ou la taille des arbres sont connues (cf. partie II), on peut utiliser le formalisme des processus ponctuels marqués, dans lequel chaque point se voit attribuer des variables appelées "marques".
  Pour une marque qualitative comme l'espèce, la fonction intertype $L_{1.2}(r)$, qui est la généralisation directe de la fonction L(r), permet de décrire simplement la structure du mélange (cf. 221). Comme pour la fonction L(r), on peut avec la méthode de Monte Carlo construire des intervalles de confiance, correspondant à différentes hypothèses nulles, pour faciliter l'interprétation. On trouve dans la bibliographie de plus en plus d'exemples d'utilisation de cette fonction intertype, pour étudier le mélange d'espèces (Duncan, 1991; Chen & Bradshaw, 1999), mais aussi l'interaction entre arbres d'âges ou de statuts différents (Pélissier, 1995; Zobi, 1997).
  Pour une marque quantitative comme la circonférence, il est également possible de définir des fonctions de même type pour décrire la structure spatiale de la marque (cf. 222), mais la construction de ces fonctions peut être plus difficile et doit être adaptée au problème posé. On trouve dans la bibliographie encore assez peu d'utilisations du formalisme des processus ponctuels marqués pour des variables quantitatives (Penttinen *et al.*, 1992; Goulard *et al.*, 1995).

- Enfin, le formalisme des processus ponctuels s'est révélé utile pour réfléchir à la notion d'hétérogénéité et proposer une méthode grossière d'analyse des peuplements hétérogènes (cf. 321). Dans le cas particulier des peuplements forestiers, pour lesquels on ne dispose en général que d'une réalisation (le semis de points représentant le peuplement réel), il est difficile d'utiliser directement un processus ponctuel hétérogène (cf. 312) et on trouve effectivement dans la bibliographie très peu d'articles sur ce sujet (Dessard, 1996; Batista & Maguire, 1998). Par contre, à l'aide d'hypothèses supplémentaires sur la structure du peuplement on peut définir des zones homogènes sur lesquelles l'utilisation des processus ponctuels est pertinente (cf. 321).

401.3. L'analyse de la structure spatiale peut nous aider à caractériser les processus naturels qui agissent sur un peuplement, et en particulier les interactions entre arbres.

Les différents processus naturels (régénération, mortalité, croissance) et les actions sylvicoles modifient la structure spatiale d'un peuplement (cf. 002.3). L'étude et la modélisation de la croissance s'intéressent plus particulièrement aux interactions entre arbres voisins, auxquelles on attribue généralement des portées inférieures à 20m, et qui peut donc avoir un effet important sur la structure spatiale à petite échelle du peuplement (Delvaux, 1981; Särkkä & Tomppo, 1998). Ainsi, l'existence d'interactions intraspécifiques négatives ou positives peut conduire à des structures régulières ou agrégées, et les interactions interspécifiques peuvent modifier la structure du mélange. L'analyse de la structure spatiale, couplée avec nos connaissances écologiques et forestières sur le peuplement peut donc *a*

[315] Toutefois il ne s'agit pas vraiment d'un test global de l'hypothèse nulle (cf. 123.2).
[316] Ou plutôt de son estimateur $\hat{L}(r)$.

priori donner des renseignements sur ces interactions (cf. 133, 152 et 321.6). C'est le cas par exemple dans le travail de Couteron (1998) sur la savane.

Les fonctions de type L(r) ou $L_{1.2}(r)$, qui caractérisent la structure spatiale du peuplement à plusieurs échelles, sont utiles pour une première analyse relativement grossière des processus agissant sur un peuplement (figure 401.b). Lorsque le peuplement présente une structure suffisamment marquée, on distingue généralement un ou plusieurs pics significatifs (c'est-à-dire en dehors de l'intervalle de confiance) qui peuvent être reliés à l'effet des processus naturels. Si ces pics correspondent à l'expression des interactions entre arbres, la distance pour laquelle on les observe, ainsi que le signe et la valeur absolue de la fonction fournissent une mesure relative[317] de la portée, du type et de l'intensité de ces interactions. Ces interprétations simples sont assez régulièrement utilisées dans la bibliographie (Szwagrzyk, 1990; Moeur, 1993; Ward *et al.*, 1996).

Toutefois, nous avons vu au paragraphe (133.2) que ce type d'interprétation est particulièrement dangereux, et doit dans tous les cas être justifié par nos connaissances forestières et écologiques sur le peuplement. En particulier, l'état de la structure spatiale à une date donnée rend compte de tous les processus qui ont agi sur le peuplement jusqu'à cette date, et pas seulement des interactions entre arbres. La régénération, les éclaircies, les tempêtes peuvent aussi influencer fortement la structure spatiale et être à l'origine d'une structure agrégée ou régulière. Lorsqu'elle est possible, l'analyse de l'évolution de la structure spatiale est plus intéressante que l'analyse statique, car elle résulte des processus qui ont agi sur le peuplement pendant une courte période, pendant laquelle on peut généralement contrôler les effets de la régénération et des éclaircies. Ainsi, au chapitre (14), nous avons utilisé cette évolution de la structure spatiale comme critère d'évaluation de modèles d'éclaircie-mortalité.

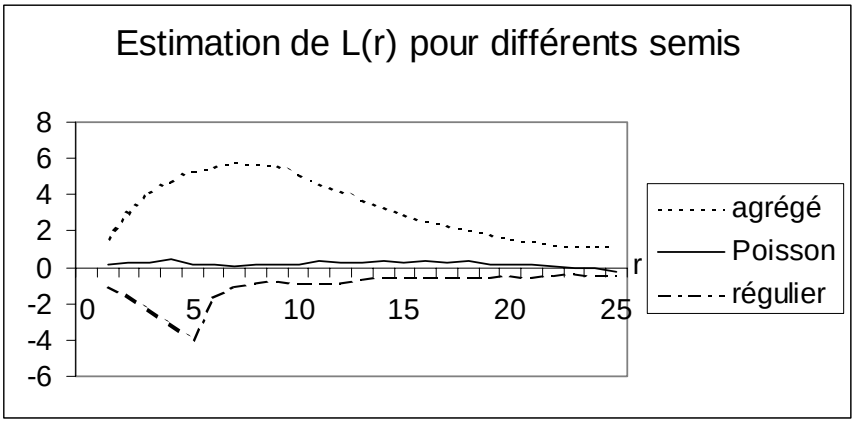


Figure 401.b : Un exemple d'estimation de la fonction L(r) pour les trois semis agrégés, de Poisson et réguliers déjà utilisés pour la figure (122.c)

Les modèles de croissance "arbres dépendant des distances" fournissent d'autres outils pour caractériser directement l'effet de la compétition locale sur la croissance des arbres voisins. Pour un modèle simple comme le modèle (401.c), que nous avons utilisé au paragraphe (233.4), le signe et la valeur du paramètre γ peuvent être considérés comme une mesure de la forme et de l'intensité de la compétition. Au paragraphe (271), nous avons vu comment on pouvait également utiliser de tels indices pour estimer la portée des interactions

[317] Il ne s'agit en effet pas d'une valeur absolue, qui correspondrait à l'estimation des paramètres d'un modèle d'interaction, mais d'un élément qui permet de comparer les interactions entre deux peuplements, toutes choses égales par ailleurs.

en comparant les performances de modèles correspondant à des indices de compétitions calculés sur des voisinages de plus en plus grands. Gourlet-Fleury (1998) a utilisé une approche similaire pour étudier les interactions entre arbres en Guyane Française.

Equation 401.c : $\Delta G_i = \alpha + \beta G_i + \gamma ng_i(R)$.

Inversement, pour construire un indice de compétition on utilise souvent un modèle plus ou moins explicite des interactions entre arbres, pour lequel il peut être intéressant d'utiliser les connaissances forestières et écologiques sur le peuplement.

La notion de voisinage est une notion clef de la compréhension des interactions entre arbres. On peut en effet définir le voisinage d'un arbre comme l'ensemble des arbres en interaction avec lui (les voisins) et le mode ou l'intensité de ces interactions (cf. 253.3). Le calcul des indices de compétition dépend donc directement du modèle de voisinage utilisé, qui définit également directement le réseau d'interactions dans un modèle théorique de compétition (cf. 252.2).
Dans la pratique, à défaut de pouvoir mesurer dans le peuplement le voisinage réel des arbres, les modélisateurs sont contraints d'utiliser, souvent de façon implicite, un voisinage extrêmement simple comme les voisinages V1(R) ou V2(R) définis au paragraphe (253.3), c'est-à-dire de considérer que tous les arbres distants de moins d'un certain seuil plus ou moins arbitraire sont voisins. C'est le cas par exemple pour de nombreux indices testés par Ek & Dudek (1980) ou Biging & Dobbertin (1995).
Dans la réalité, les différentes relations d'interaction entre arbres sont bien sûr beaucoup plus complexes (Otto, 1998, p.255), elles dépendent à la fois de la forme du houppier et des réseaux racinaires, peuvent donc être très dissymétriques, et surtout varient avec le temps, l'espèce, l'âge, le statut et la taille des individus. Plusieurs auteurs ont essayé d'améliorer ce calcul de voisinage dans le cas de la compétition pour la lumière, qui fait intervenir le houppier sur lequel on peut effectuer quelques mesures. On peut par exemple en première approximation définir le voisinage en fonction du contact entre houppiers (Mitchell, 1975; Bouchon, 1979), mais on trouve aussi de plus en plus de modèles qui calculent un voisinage correspondant à l'ombre effectivement portée par les arbres sur le houppier de l'arbre central (Biber, 1996; Cescatti, 1997; Courbaud, 1997). Notons que certains indices de compétition géométriques simples peuvent également s'interpréter comme un calcul simplifié d'ombre portée (Schütz, 1989; Pretzsch, 1992; Ung *et al.*, 1997). Pour la compétition pour les ressources du sol, on ne dispose pas encore d'assez de données pour proposer un modèle de voisinage pertinent, mais plusieurs auteurs cherchent à décrire la complexité des réseaux racinaires à partir de mesures (Büttner & Leuschner, 1994; Colin *et al.*, 1995; Pages *et al.*, 1995).

Dans tous les cas, il semble qu'un travail de recherche important[318] est encore nécessaire pour améliorer notre perception des voisinages entre arbres et pouvoir les modéliser à partir des données classiques du peuplement.

[318] Je reviendrai au paragraphe (401.7) sur les questions spécifiques que ce problème pose en terme d'analyse de la structure spatiale.

401.4. L'analyse de la structure spatiale est également utile pour le travail de modélisation.

Les différents exemples étudiés au cours de cette thèse ont permis de voir comment l'analyse de la structure spatiale pouvait aider le travail du modélisateur, à la fois dans la conception du modèle, son utilisation en simulations, ou son évaluation.

- La conception d'un modèle correspond généralement à la formalisation de connaissances sur le système étudié (Legay, 1973). Ainsi, les modèles de type "arbres dépendant des distances" utilisent généralement des indices de compétition pour représenter les interactions entre arbres. Comme nous l'avons vu au paragraphe précédent, l'analyse de la structure spatiale du peuplement permet parfois d'obtenir des informations sur les différents processus qui agissent sur les peuplements, qui peuvent donc directement nous aider à affiner le modèle.

- Les indices de compétition ou les autres variables calculées sur le peuplement peuvent être biaisés à cause des effets de bord (cf. 122.2). Plusieurs auteurs se sont penchés sur le problème de leur correction (Ripley, 1982; Biber, 1999), qui nécessite une prise en compte de la structure spatiale. Les formules de correction élaborées pour l'estimation de L(r) (cf. annexe C1) peuvent également être utilisées pour corriger ces effets de bord sur le calcul des indices de compétition, en particulier dans le cas de dispositifs de formes complexes.

- L'utilisation en simulation de modèles "arbres dépendant des distances", ou plus généralement de modèles spatialisés, nécessite des données complètes de position et de caractérisation de tous les arbres du peuplement. Or ces données sont rarement disponibles sur des peuplements réels. Nous avons vu au paragraphes (113 et 213) comment le formalisme des processus ponctuels peut être très utile pour simuler des peuplements virtuels. Plusieurs auteurs utilisent de telles techniques pour remplacer les données manquantes lors des simulations (Tomppo, 1986; Pretzsch, 1993b; Nagel, 1999), et au paragraphe (261) nous avons aussi utilisé des peuplements virtuels comme conditions initiales pour notre modèle théorique.

- La plupart des modèles forestiers, spatialisés ou non, modifient plus ou moins explicitement la structure spatiale du peuplement virtuel qu'ils manipulent. C'est le cas des modèles de régénération, d'éclaircie ou de mortalité, qui suppriment ou ajoutent des points au semis, mais également des modèles de croissance qui modifient les marques et peuvent entraîner indirectement la disparition des arbres de moindre croissance. La structure spatiale peut servir de critère d'évaluation ou de comparaison pour ces modèles, comme nous l'avons vu au paragraphe (14) sur l'exemple d'un modèle d'éclaircie.

Je reviendrai plus longuement sur ces différents points au sous-chapitre (402), où je propose une démarche générale de prise en compte de la structure spatiale dans le travail de modélisation.

401.5. L'analyse de la structure spatiale peut servir de lieu de rencontre à différentes communautés scientifiques.

Parce que les objets biologiques, et plus particulièrement les végétaux, sont intrinsèquement spatialisés, et que leur fonctionnement dépend fortement de leur environnement local, c'est-à-dire de la structure spatiale du milieu dans lequel ils vivent, l'analyse de cette structure devient progressivement un centre d'intérêt de nombreuses communautés. Les pédologues et les écophysiologues utilisent depuis longtemps des cartes de sol ou de végétation pour définir les stations forestières. Les écologues, théoriciens ou appliqués, se penchent sur les problèmes d'hétérogénéité spatiale ou de métapopulations. Les sylviculteurs mettent en place des sylvicultures locales, au profit d'arbres d'avenir. Les dendrométriciens construisent des modèles "arbres dépendant des distances", et les spécialistes du paysage s'interrogent sur des modèles de succession spatialisés.

La représentation spatiale des différents éléments d'un écosystème permet aussi de regrouper les objets d'étude des différentes communautés. On peut donc penser qu'à terme l'analyse de la structure spatiale pourra être un point d'entrée vers des collaborations et des échanges fructueux entre ces communautés, qui travaillent sur des sujets qui touchent de près ou de loin à l'écosystème forestier, sans toujours avoir l'occasion de partager leurs concepts ou leurs méthodes. L'exemple développé aux chapitres (24) à (27) montre en particulier comment, partant d'une analyse de voisinage, l'utilisation parallèle de modèles dendrométriques et théoriques permet de clarifier le problème de la survie en mélange d'une espèce moins compétitive. Nous y reviendrons au paragraphe (403.2).

401.6. Toutefois cette approche présente certaines limites.

Les différentes applications réalisées dans cette thèse nous ont également permis de préciser les limites de l'analyse de la structure spatiale des peuplements forestiers (cf. 16, 28 et 33). Pour mémoire, on peut rappeler les points essentiels :

- L'analyse de la structure spatiale et le formalisme des processus ponctuels nous amènent à porter un regard simplificateur sur notre objet d'étude réel complexe. Ils nous obligent par exemple à définir plus ou moins arbitrairement des zones homogènes (cf. 321) dans lesquelles il sera possible de mener les calculs. Pour éviter les erreurs d'interprétation, il est donc essentiel de toujours revenir au peuplement réel étudié.

- La structure spatiale d'un peuplement est le résultat de la superposition des effets respectifs de différents processus naturels, qui agissent à des échelles spatiales et temporelles différentes. La simple analyse de cette structure spatiale n'est pas suffisante pour caractériser séparément ces différents processus (cf. 133). Elle doit dans tous les cas s'accompagner de nos connaissances écologiques et forestières sur le système.

- Enfin, l'analyse de la structure spatiale nécessite des données de position de l'ensemble des arbres, sur une grande surface homogène, qui sont à la fois coûteuses et rarement disponibles. La qualité des résultats obtenus dépend bien sûr de celle des données utilisées.

401.7. L'application de ces techniques aux peuplements forestiers suscite quelques perspectives de développement de l'analyse de la structure spatiale.

Les différentes limites des méthodes d'analyse de la structure spatiale évoquées au paragraphe précédent montrent que de nombreux développements sont encore nécessaires pour qu'elles puissent s'appliquer pleinement au domaine forestier. D'une certaine façon, les applications forestières peuvent donc susciter de nouvelles questions scientifiques concernant les méthodes d'analyse de la structure spatiale.

La question de la prise en compte de l'hétérogénéité me semble prioritaire, et pourrait apporter des améliorations à court terme de l'analyse des peuplements complexes. Deux pistes de recherche me semblent plus particulièrement prometteuses :

- Le calcul, sur des disques de rayon croissant, des valeurs locales de la densité des semis de points semble jouer un rôle particulièrement important à différents niveaux de l'analyse de la structure spatiale d'un peuplement. Il est à la base de la définition des fonctions de type L(r) ou $L_{1.2}(r)$ (cf. 122.1) ; on le retrouve dans le calcul de certains indices de compétition (cf. 233.5) ; dans l'estimation de la portée des interactions (cf. 271.1) ; et dans la caractérisation d'éventuelles hétérogénéités (cf. 314) et la définition de zones homogènes (cf. 321.4). Il me semble qu'il pourrait s'agir d'un élément central dans l'étude des propriétés des semis de points uniques lorsque le formalisme des processus ponctuels ne peut s'appliquer, et en particulier dans le cas de peuplements hétérogènes.

- Les problèmes d'analyse de l'hétérogénéité de peuplements forestiers nous amènent à étudier les interactions entre des données ponctuelles, comme un semis de points correspondant à la position des arbres, avec des données continues, comme les propriétés du sol. Les modèles d'exploitation du sol par les systèmes racinaires illustrent bien ce problème : l'évolution du semis de points (et en particulier de la marque circonférence) dépend des propriétés du sol, représentées par une fonction continue, et inversement l'état du sol (et en particulier la quantité de ressources disponibles) est modifiée par la présence des arbres. Il semble donc nécessaire de développer un nouveau formalisme et de nouveaux outils pour étudier et modéliser ce type d'interactions, sujet sur lequel travaillent par exemple M. Goulard & M. Mugglestone (com. pers.).

Les différents exemples traités dans cette thèse nous ont également permis de mettre en évidence l'importance de la notion de voisinage et de sa modélisation, à la fois dans les outils d'analyse de la structure spatiale, dans le calcul d'indices de compétition pour des modèles dendrométriques, et dans les modèles théoriques, et j'ai évoqué au paragraphe (401.3) les limites des modèles actuels de voisinage. Les outils classiques d'analyse de la structure spatiale utilisent essentiellement des modèles de voisinages très simples, typiquement des disques emboîtés (Pour la fonction K(r) par exemple, on compte le nombre de voisins dans des disques de rayon croissant). En parallèle avec une étude biologique de la forme réelle et complexe des voisinages entre arbres, il me semble donc important de développer un formalisme mathématique adapté, qui permette de manipuler et de modéliser simplement des voisinages très variables, anisotropes et évolutifs.
Lorsque de tels modèles seront disponibles, il sera très intéressant de les utiliser aussi dans les outils d'analyse de la structure spatiale, par exemple la fonction L(r), qui pourrait alors caractériser de façon plus pertinente non pas la structure d'un semis de points mais la structure d'un ensemble d'arbres en interaction.

Enfin, les outils utilisés pour décrire la structure spatiale et ajuster des modèles de processus ponctuels posent encore des problèmes statistiques assez classiques, mis en évidence lors des applications présentées dans ce mémoire.

- Les valeurs des fonctions K(r) ou L(r) estimées pour des distances successives ne sont pas indépendantes. Comment prendre en compte ces dépendances, quels biais peuvent-elles entraîner et comment les corriger ?

- Quelle métrique utiliser pour comparer deux structures spatiales, ou pour ajuster un modèle ? Dans ce travail, j'ai utilisé un critère de moindre carré sur les différences des valeurs prises par la fonction L(r) aux différents points d'estimation (cf. 152.2). D'une part on pourrait bien sur utiliser d'autres critères (maximum de vraisemblance, citère de Kullback Leibler (Yoccoz, com. pers.), etc.). D'autre part, le résultat du calcul n'est pas le même selon qu'on l'effectue sur la fonction L(r), la fonction K(r) ou la fonction g(r). Pour les fonctions K(r) et L(r), les valeurs successives ne sont pas indépendantes, et pour les fonctions g(r) et K(r) la variance de l'estimateur varie beaucoup en fonction des distances, ce qui pose des problèmes statistiques supplémentaires.

- Lors de l'ajustement d'un modèle, et surtout de la comparaison de modèles de structure spatiale, comment tenir compte de la complexité des modèles testés ? On pourrait par exemple ajouter au critère retenu un terme dépendant du nombre de paramètre du modèle (Yoccoz, com. pers.), dans ce cas quel paramètre attribuer à ce terme ?

L'étude de ces questions me semble importante pour pouvoir proposer un protocole standard de comparaison ou d'ajustement de modèles de structure spatiale, qui dépendra vraisemblablement des objectifs de l'étude.

402. Comment prendre en compte la structure spatiale dans le travail de modélisation ?

Nous avons vu au sous-chapitre précédent que l'analyse de la structure spatiale pouvait être utile pour mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes. Toutefois, la structure spatiale est encore rarement intégrée dans la démarche de modélisation. Dans ce sous-chapitre, nous allons voir comment elle peut être prise en compte au cours des différentes étapes du travail.

402.1. A quel moment peut-on prendre en compte la structure spatiale ?

Les applications présentées dans cette thèse illustrent comment il est possible d'intégrer l'analyse et l'utilisation de la structure spatiale à la démarche de modélisation. Dans le tableau (402.a), je propose une synthèse des différentes possibilités, qui sont détaillées dans les paragraphes suivants, pour la prendre en compte dans les différentes étapes de la modélisation.

Etape de la modélisation	*Comment prendre en compte la structure spatiale*	*cf.*
Recueil des données.	Mesurer les positions des arbres.	211
	Cartographier le sol.	313
Analyse des données.	Définir des zones homogènes.	314 321
	Estimer les fonctions L(r) et $L_{1.2}(r)$.	122 221
Conception du modèle.	Intégrer les hétérogénéités.	32
	S'inspirer des résultats de l'analyse de la structure spatiale pour construire des indices de compétition pertinents.	12 22 27 133
Utilisation du modèle.	Simuler des peuplements virtuels pour remplacer les données manquantes.	113 213
Evaluation du modèle.	Utiliser la structure spatiale comme critère d'évaluation.	14 15

Tableau 402.a : Comment prendre en compte la structure spatiale dans les différentes étapes de la modélisation d'un peuplement forestier ?

402.2. Au cours du recueil des données : mesurer la position des arbres et cartographier le sol.

- Pour pouvoir utiliser le formalisme des processus ponctuels ou des processus ponctuels marqués, et par exemple estimer la fonction L(r), il est nécessaire d'avoir des données individuelles sur chaque arbre, et en particulier de mesurer leur position. On retrouve donc les mêmes contraintes que pour les modèles de type "arbres dépendant des distances". Ces données sont malheureusement assez coûteuses, nous y reviendrons au paragraphe (403.3).

- En outre, nous avons vu qu'il était nécessaire, avant de pouvoir estimer les fonctions de type L(r), de vérifier l'hypothèse d'homogénéité sur le domaine d'étude. Le sol est généralement une cause majeure d'hétérogénéité, il est donc fortement conseillé, lorsqu'on veut prendre en compte la structure spatiale d'un peuplement, d'établir une cartographie du sol. Cette information ne correspond pas forcément à un surcoût élevé car des analyses de

sol sont de toute façon souvent nécessaires lors de la mise en place d'un dispositif, et peuvent être utiles pour le reste de l'étude du peuplement. Il est par contre important de préciser systématiquement la position des points de sondage.

402.3. Dans la phase d'analyse des données : définir des zones homogènes, et calculer les fonctions de type L(r) et $L_{1.2}(r)$.

- Comme nous l'avons vu au paragraphe (122), la question de l'homogénéité du dispositif est une question cruciale pour l'analyse de la structure spatiale. Selon les données disponibles, et en particulier la présence ou l'absence de données sur le sol, on pourra utiliser les différentes méthodes simples exposées au sous-chapitre (314) pour voir si le dispositif peut être considéré comme homogène ou, dans le cas contraire, définir des zones de peuplement au comportement supposé homogène[319] (cf. 321). Ces zones homogènes permettent d'une part de caractériser la structure spatiale, et pourront d'autre part être utilisées pour les autres analyses de données effectuées sur le peuplement (typologie, modélisation de la croissance, etc.).

- Sur chaque zone homogène, on peut ensuite estimer simplement les fonctions de type L(r), $L_{1.2}(r)$ ou $K_F(r)$ et les intervalles de confiance correspondant aux hypothèses nulles de structure spatiale aléatoire[320]. Le tableau (401.a) du paragraphe (401.2) présente les cas de figure les plus simples. Nous avons vu aux paragraphes (401.2) et (401.3) comment l'analyse de ces fonctions permettait à la fois de décrire et de caractériser les peuplements étudiés, et de fournir des indices sur leur fonctionnement. Le choix des fonctions à calculer dépend à la fois du type de peuplement, des données disponibles et de l'objectif de l'étude.

- Lorsque les données spatialisées sont disponibles sur plusieurs dates successives, on peut également étudier l'évolution des fonctions[321] de type L(r) et $L_{1.2}(r)$, qui nous renseigne plus précisément sur les processus naturels qui ont influencé le peuplement pendant cette période (cf. 131 et 231).

402.4. Lors de la conception du modèle : intégrer les hétérogénéités et construire des indices de compétition pertinents.

- Parce que le comportement d'un peuplement varie avec les conditions stationnelles, la détection d'éventuelles hétérogénéités et la délimitation des zones homogènes sont aussi utiles pour la conception du modèle, qu'il soit spatialisé ou non (cf. 322). Selon l'objectif de l'étude, on peut en tenir compte soit en construisant et ajustant des modèles différents à l'intérieur de chaque zone homogène (cf. 322.1), soit en explicitant directement cette hétérogénéité dans un modèle plus complexe, comme nous l'avons fait au paragraphe (322.3).

- L'utilisation de l'analyse de la structure spatiale comme source d'information sur les processus modélisés est une autre façon de tenir compte de la structure spatiale lors de la conception du modèle (cf. 401.3). Pour aller plus loin, on peut utiliser des modèles spatialisés, par exemple des modèles "arbres dépendant des distances", qui intègrent explicitement la position des arbres. Pour ces modèles, nous avons vu que la plupart des

[319] La notion d'homogénéité est, nous l'avons vu, assez subjective, et dépend de l'objectif de l'étude.
[320] Par exemple avec le module ADS du logiciel ADE (Thioulouse *et al.*, 1997; Pélissier & Goreaud, 1999a et 1999b), disponible gratuitement sur le site http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html.
[321] Ou plutôt de leurs estimations.

indices de compétition sont formellement proches des fonctions d'analyse de la structure spatiale (cf. 233.5). Il est d'ailleurs possible d'utiliser directement le formalisme des processus ponctuels comme trame d'un modèle (de régénération, de croissance, d'éclaircie ou de mortalité) et d'utiliser les données spatialisées pour caler ce modèle (Rathbun & Cressie, 1994).

402.5. Lors de l'utilisation d'un modèle : utiliser des modèles de structure spatiale pour remplacer les données manquantes.

Nous avons vu au paragraphe (401.4) qu'il est possible de créer des peuplements virtuels pour remplacer les données de position manquantes. Toutefois, si la structure spatiale joue un rôle important dans le fonctionnement du peuplement, il est nécessaire que la structure du peuplement virtuel simulé soit assez proche de celle du peuplement réel. Pour cela, on peut envisager plusieurs solutions selon les données disponibles.

- Lorsque on connaît la position des arbres sur une surface échantillon (par exemple 1ha dans un peuplement), on peut réaliser une analyse de la structure spatiale sur cette sous-population, et caler un processus ponctuel qui servira ensuite de modèle de structure pour les simulations (Lewandowski & von Gadow, 1995).

- Sinon, on peut utiliser de façon similaire des données de position ou des modèles de structure mesurés ou établis dans un peuplement proche (au sens de la structure) du peuplement étudié[322].

- En l'absence totale de données, on peut encore essayer d'utiliser des modèles de structure simple pour rendre compte des caractéristiques qualitatives de la structure du peuplement : une répartition régulière pour des peuplements issus de plantation ou ayant subi des éclaircies classiques ; une répartition agrégée pour certaines régénérations naturelles ou après des chablis ; une répartition aléatoire en l'absence de structure marquée (Pretzsch, 1993b). On s'attend toutefois à ce que les résultats des simulations soient d'autant moins précis que le modèle de structure est éloigné de la structure réelle.

Il peut aussi être intéressant de mesurer la sensibilité d'un modèle à la structure spatiale du peuplement initial, en comparant son comportement pour une gamme de structure spatiale (Goreaud *et al.*, 1999).

402.6. Dans la phase d'évaluation : utiliser la structure spatiale comme critère.

Comme nous l'avons vu au paragraphe (401.4), la structure spatiale peut être prise en compte comme critère d'évaluation des modèles. Pour cela, on compare simplement la structure spatiale réelle du peuplement à la fin de la période considérée à la structure spatiale obtenue par simulation du modèle à partir d'un état initial réel antérieur. La proximité des deux structures obtenues mesure la capacité du modèle à reproduire fidèlement l'évolution réelle de la structure.

- Pour un modèle déterministe, on ne dispose généralement que d'une mesure de la structure spatiale simulée, et la comparaison peut par exemple s'effectuer à l'aide de la somme des carrés des différences entre les deux courbes L(r) correspondantes[323] (cf. 152.2).

---

[322] Il serait sans doute intéressant de constituer une banque de données de tels modèles de structure, représentatifs de classes de peuplements. J'y reviendrai au paragraphe (402.7).

- Pour un modèle stochastique, on peut réaliser un grand nombre de simulations du modèle et construire par la méthode de Monte Carlo un intervalle de confiance, par exemple sur la fonction L(r) qui caractérise la structure spatiale du peuplement simulé en fin de période. Cet intervalle de confiance permet également de tester différentes hypothèses d'évolution de la structure spatiale (cf. 143). Toutefois, ces méthodes risquent d'avoir un pouvoir discriminant assez faible, et donc de ne pas donner beaucoup d'information sur le peuplement étudié.

402.7. Quelques perspectives de prolongement des analyses simples réalisées dans cette thèse.

Dans le cadre de cette thèse, j'ai effectué des calculs de structure spatiale, et j'ai ajusté des modèles, sur trois dispositifs principaux : la placette du Beau Poirier (annexe B1), Le dispositif de Lamotte-Beuvron (annexe B2) et la réserve intégrale de la Tillaie (annexe B3). La plupart de ces applications mériteraient d'être prolongées par une phase de validation.

- Sur la placette du Beau Poirier, des mesures de sol permettraient de préciser l'hypothèse d'hétérogénéité, éventuellement d'ajuster grossièrement le modèle théorique construit au sous-chapitre (252), et de conclure sur la dynamique du mélange chêne et hêtre (cf. 321.6). Les dégâts de la tempête de décembre 1999 pourraient nous donner l'occasion de réaliser en outre des mesures de systèmes racinaires, et donc de préciser les modèles de voisinage utilisés.

- Sur le dispositif de Lamotte-Beuvron, les différents modèles de croissance et de structure construits aux sous-chapitres (142), (233) et (271) pourront facilement être validés avec les données des deux clinaux du dispositif dès qu'elles auront été saisies.

- Sur la réserve intégrale de la Tillaie, la réalisation d'une carte de position de tous les arbres du peuplement, programmée par l'INRA d'Orléans (Bedeneau, com. pers.), permettra d'améliorer sensiblement la qualité des modèles de mortalité construits au chapitre (15). En outre, la tempête de décembre 1999 pourra être utilisé comme un troisième événement pour valider ces modèles.

La généralisation de l'analyse de la structure spatiale sur une large gamme de peuplements nous permettrait d'envisager la réalisation d'un catalogue des structures spatiales, assez similaire au des catalogues des stations. On pourrait alors adjoindre à chaque type de peuplement un processus ponctuel adapté, qui permettrait de simuler des peuplements virtuels réalistes pour remplacer les données manquantes lors de l'utilisation des modèles.

---

[323] Ou plutôt leurs estimations.

403. Quelques autres pistes pour faire évoluer les modèles dendrométriques.

En plus de l'illustration de l'intérêt de la structure spatiale, les applications mises en place dans cette thèse m'ont amené à réfléchir sur les limites des modèles dendrométriques, et à proposer quelques pistes d'amélioration, qui sont aussi des perspectives de recherches ultérieures.

403.1. Pourquoi les modèles dendrométriques ont-ils des difficultés à rendre compte du comportement des peuplements complexes ?

Les modèles "arbres dépendant des distances" n'ont pas encore réussi à répondre aux besoins d'outils spécifiques pour les peuplements complexes (cf. 002.1), et leurs performances souvent faibles (cf. 233.4) amènent plusieurs auteurs à considérer qu'ils sont insatisfaisants (Ek & Monserud, 1979; Dreyfus, 1988; Biging & Dobbertin, 1995). Les exemples étudiés dans ce mémoire apportent quelques pistes d'explication de ce problème.

- Tout d'abord, nous avons vu que l'allométrie entre la croissance et la taille initiale de l'arbre est souvent tellement forte qu'elle peut masquer les effets du voisinage. La faible précision des données dendrométriques limite aussi de façon parfois importante les performances des modèles.

- De plus, la plupart des modèles dendrométriques ne tiennent pas assez compte des différences entre les arbres du peuplement. Plusieurs auteurs soulignent par exemple le gain en prédiction réalisé par la prise en compte du statut social dans un modèle de croissance (Tomé & Burkhart, 1989; Dhôte, 1991). La prise en compte d'autres différences, comme l'hétérogénéité locale de la fertilité ou la présence de mycorhizes, pourrait aussi améliorer les modèles individuels.

- Enfin, les voisinages utilisés pour le calcul des indices de compétition sont encore extrêmement simplistes par rapport à la réalité complexe des interactions entre arbres (cf. 401.3) : ils donnent au mieux une valeur moyenne de la compétition locale, mais ne décrivent pas vraiment les conditions individuelles de croissance[324].

Finalement, on peut se demander si le faible succès des modèles "arbres dépendant des distances" n'illustre pas simplement les limites de la démarche dendrométrique "sensu stricto" dans l'étude des peuplements complexes, et la nécessité, pour aller plus loin, d'utiliser également d'autres types de modèle, plus mécanistes[325] (cf. 235.2).

403.2. Le lien avec d'autres types de modèles, par exemple d'écologie théorique, semble fécond.

La question de la survie d'une espèce moins compétitive en mélange, que nous avons traitée au chapitre (26), a été l'occasion de montrer sur un exemple les différents avantages de l'utilisation conjointe de modèles d'écologie théorique et de modèles dendrométriques.

---

[324] L'approche actuelle pourrait être mieux valorisée dans le cadre de modèles probabilistes, qui chercheraient seulement à prédire la distribution de probabilité des accroissements d'arbres ayant le même environnement (Picard, 1999).

[325] C'est d'ailleurs ce que font plusieurs auteurs, en particulier en incluant des calculs de lumière dans des modèles de croissance (Biber, 1996; Cescatti, 1997; Courbaud, 1997).

- Nous avons bénéficié de la complémentarité des deux démarches : les modèles théoriques ont été plus particulièrement utiles pour conceptualiser le problème étudié, et les modèles dendrométriques pour assurer un retour aux données et préciser certains paramètres du modèle. Le passage successif de l'une à l'autre des deux approches a permis d'améliorer progressivement la compréhension du phénomène. Nous avons vu en outre que la prise en compte de la structure spatiale pouvait être un lien efficace entre les deux approches.

- L'utilisation conjointe de modèles théoriques et dendrométriques est aussi enrichissante parce qu'elle permet de confronter, et donc de dépasser les résultats classiques obtenus avec ces deux démarches. Ainsi, au paragraphe (235.3), la comparaison des relations d'autoéclaircie obtenues par ces deux approches a permis de soulever plusieurs questions pertinentes (par exemple sur la notion de biomasse active ou l'influence de la station sur la loi d'autoéclaircie). Je pense que cette démarche pourra facilement être étendue à d'autres résultats classiques des sciences forestières, et pourrait être une première étape d'une collaboration plus développée entre la dendrométrie et l'écologie théorique

De façon plus générale, nous avons vu au sous-chapitre (235) que les modèles dendrométriques pouvaient améliorer leurs performances en étant couplés avec des modèles plus mécanistes. Le couplage avec des modèles écophysiologiques a permis d'aller assez loin dans la prise en compte des mécanismes intra-arbre, comme la fonction de production, l'allocation ou le stockage (Houllier *et al.*, 1994; Deleuze, 1996). Le couplage avec des modèles théoriques du type de celui construit au sous-chapitre (252) donne, à mon avis, une possibilité de préciser le passage de l'arbre au peuplement, en explicitant le mécanisme d'interaction entre arbres[326]. C'est pourquoi la structure spatiale peut jouer un rôle important dans ce couplage.
L'utilisation en parallèle de modèles différents, ou la construction de modèles hybrides est également l'occasion de favoriser les liens entre des communautés scientifiques qui ont, pour l'instant, encore peu d'échanges mais qui auraient pourtant beaucoup à gagner en partageant leurs concepts et leurs expériences (cf. 235.2).

403.3. Quelles seraient les données nécessaires pour aller plus loin ?

La qualité et la complexité d'un modèle dendrométrique sont essentiellement liées aux données disponibles pour le paramétrer et le confronter à la réalité. Les limites des modèles dendrométriques traduisent donc également les limites des données recueillies sur nos dispositifs expérimentaux, qui correspondent la plupart du temps à une contrainte financière. Ainsi, la majorité des dispositifs expérimentaux mis en place pour les modèles de croissance (et en particulier ceux utilisés dans ce travail) correspondent essentiellement à des suivis de circonférence, qui sont à la fois faciles et rapides. Les données plus coûteuses, comme la hauteur, mais surtout les projections de houppier sont rarement mesurées sur l'ensemble d'un peuplement.

- Pour pouvoir tenir compte de la structure spatiale, nous avons vu qu'il est nécessaire de disposer des positions des arbres sur l'ensemble du peuplement. Si ces données sont assez rares sur les vieux dispositifs, il semble qu'elles soient actuellement de plus en plus souvent mesurées. Toutefois, la taille des dispositifs risque de poser quelques problèmes. Si par exemple on souhaite pouvoir étudier la structure sur des distances correspondant aux portées des interactions entre arbres, c'est-à-dire sur des distances de 10 à 20m, nous avons

[326] Dans le cas du modèle construit au sous-chapitre (252), ce mécanisme est directement relié au compartiment L_i, qui garde pour l'instant une interprétation délicate (cf. 254.1).

vu au paragraphe (122.4) qu'il est nécessaire de disposer d'une surface homogène d'au moins 1ha. Si en plus la zone d'étude risque de présenter des hétérogénéités, il faudra prévoir un dispositif plus grand, de l'ordre de 10ha. Ces tailles dépendent bien sûr de l'objectif de l'étude : si on souhaite par exemple étudier l'effet des chablis, il faut envisager des dispositifs beaucoup plus grand (cf. 15). La prise en compte de la structure spatiale nécessite donc des dispositifs plus grand que les dispositifs classiques d'étude de la croissance, et donc plus coûteux[327].
Notons enfin que si la structure spatiale semble être un critère global intéressant pour évaluer les modèles, elle ne permet pas de valider à elle seule les modèles à l'échelle "arbres"[328], et doit être associée à des critères dendrométriques classiques ou à d'autres mesures plus fines.

- Le modèle théorique que nous avons construit au paragraphe (252) a permis de mettre en évidence l'importance du compartiment sol dans les phénomènes de compétition, et en particulier dans l'évolution d'un mélange d'espèces. Toutefois, l'absence de données liées à ce compartiment empêche toute validation. De façon plus générale, plusieurs résultats (Puri *et al.*, 1994, Bishop & Dambrine, 1995) semblent confirmer l'intérêt d'un investissement dans les mesures liées au compartiment sol, et plus particulièrement (i) des mesures d'architecture racinaire, qui pourraient apporter des éléments de réponse à la question de la définition des voisinages (cf. 401.3), (ii) des mesures fines de concentrations à proximité des racines, qui permettraient d'étudier plus précisément la compétition pour les ressources du sol, et (iii) des mesures de mycorhizes, qui jouent un rôle particulièrement important sur le développement de l'arbre. Bien que ces mesures soient relativement coûteuses, différents travaux ont montré qu'elles sont réalisables (Vogt *et al.*, 1989; Kuiper & Coutts, 1992; Colin *et al.*, 1995; Vejre & Hoppe, 1998), et même si elles ne sont pas envisageables sur tous les dispositifs, quelques études poussées permettraient d'améliorer nos modèles de réseaux racinaires et de voisinage, pour ensuite mettre au point des critères d'évaluation globaux plus efficaces .

- Nous avons également vu avec ce modèle théorique que la biomasse totale de l'arbre, ou encore le volume de bois, ne sont pas forcément les variables les plus pertinentes pour des modèles de croissance arbres. La notion de biomasse active semble particulièrement intéressante (Dhôte, 1998, p.29/61), et pourrait être plus explicitement reliée au fonctionnement de l'arbre, en particulier si on distingue les contributions du houppier, de l'aubier et des racines. Ceci pourrait également favoriser le lien entre les modèles dendrométriques et les modèles plus fonctionnels, mais nécessiterait bien sûr à nouveau des mesures plus coûteuses.

- Pour des études à l'échelle de l'arbre, nous avons vu que les dispositifs "en plein" ne sont pas toujours optimaux, et présentent en particulier des problèmes de corrélation de données difficiles à résoudre. Il semble donc intéressant de s'orienter, au moins pour une partie des études, vers des dispositifs centrés sur quelques arbres particuliers pour lesquels les conditions de voisinage sont contrôlées[329], comme dans le dispositif de la route de Frouard (Dhôte, 1998).
Les résultats obtenus avec des modèles théoriques peuvent soulever des problèmes intéressants à tester avec de tels dispositifs. Par exemple pour valider les résultats obtenus

[327] On peut espérer que les méthodes de mesure évoluent, et permettent dans un avenir proche d'obtenir à moindre coût des cartes du peuplement sur de grandes surfaces, par exemple à l'aide de systèmes GPS.
[328] Nous avons vu en particulier que les intervalles de confiance utilisés pour l'évaluation sont généralement assez larges (cf. 153).
[329] Pour faciliter l'étude de la structure spatiale, ces arbres et leur voisinage pourraient être inclus dans une placette cartographiée, dans laquelle les mesures les plus simples seraient faites "en plein".

au chapitre (26), sur le rôle de la structure spatiale dans l'évolution du mélange, on peut proposer un dispositif de suivi d'agrégats de chênes de rayons croissants en mélange dans du hêtre.

- Enfin, nous avons vu la nécessité de pouvoir disposer de données suivies sur de longues périodes, qui ne sont disponibles que sur des dispositifs permanents. Les vieux dispositifs recèlent souvent des trésors méconnus, et peuvent permettre de répondre à des questions qui n'avaient pas forcément été imaginées lors de leur installation. Il me semble donc particulièrement important de les conserver, mais aussi de mettre en place de nouveaux dispositifs permanents, en particulier dans des peuplements complexes, qui pourront être utilisés par nos successeurs (Dhôte, 1998, p.91).

403.4. Comment favoriser le transfert vers la pratique ?

Les dendrométriciens ont développé, et continuent à mettre au point des modèles de plus en plus complexes pour décrire et prédire l'évolution des peuplements forestiers, et en particulier leur croissance. Toutefois, force est de constater que, une fois publiés, la plupart de ces modèles ne sont pas utilisés par les gestionnaires (Dhôte, 1998, p.8). Plusieurs raisons peuvent être évoquées pour expliquer ce phénomène...

- Tout d'abord, le contenu et l'expression mathématique des modèles rebutent facilement les non-spécialistes, si bien que ces modèles sont rarement publiés dans des revues d'application.

- Ensuite, la plupart des modèles un peu complexes nécessitent beaucoup de données qui ne peuvent pas être disponibles dans la gestion courante d'un peuplement[330].

- Enfin, contrairement aux tables de production, la plupart des modèles modernes doivent être implémentés dans des programmes informatiques (Dhôte, 1998, p.70), dont la diffusion nécessiterait un gros travail d'interface, de service après vente ou de formation.

Plusieurs projets, comme Capsis (Dreyfus & Bonnet, 1996) en France, Bwin (Nagel, 1999) ou Sylva (Pretzsch, 1992) en Allemagne, Prognaus (Sterba *et al.*, 1995) en Autriche, tentent de développer le transfert entre la recherche forestière et la gestion, et de valoriser les modèles existants. Ils proposent de regrouper, sous une même interface (le logiciel proprement dit) différents modèles, sous forme de librairies ou de modules indépendants, de façon transparente pour l'utilisateur. Ils permettent ainsi de découpler partiellement le travail scientifique sur le modèle (à l'intérieur du module) du travail d'interface (le logiciel). Une telle plate-forme de développement de modèles forestiers me semble être un outil intéressant à plusieurs niveaux :

- Pendant la phase de développement d'un nouveau modèle, c'est un outil d'aide à la recherche forestière, qui permet aux chercheurs d'échanger des modèles en se libérant des contraintes d'interface, et de les comparer sur des mêmes jeux de données[331] (Windhager, 1999). Il permet en outre, par sa convivialité, d'associer très tôt les utilisateurs potentiels et les chercheurs dans le travail de conception.

---

[330] Nous avons vu au paragraphe (401.4) comment le formalisme des processus ponctuels pouvait être utilisé pour simuler ces données manquantes.

[331] L'utilisation de simulations en parallèle facilite également l'étude de la variabilité des résultats ou de la sensibilité d'un modèle par rapport à différents paramètres.

- Lorsque le modèle est fonctionnel, la plate-forme peut servir d'outil d'aide à la décision pour le gestionnaire, en donnant la possibilité de comparer différents scénarios d'évolution de peuplements forestiers[332].

- Enfin, c'est également un outil de formation et d'exploration, qui permet de comparer rapidement les résultats de plusieurs scénarios sylvicoles et d'illustrer ainsi les effets des différents traitements (intensité, taille et orientation des trouées, etc.) sur plusieurs caractéristiques du peuplement : production, stabilité, régénération, etc. (Courbaud *et al.*, soumis).

Le transfert vers la gestion nécessite également le développement de modèles d'éclaircie pertinents, qui puissent représenter les actions sylvicoles courantes et donner aux gestionnaires la possibilité de comparer des scénarios réalistes, ou de tester des idées nouvelles. La mise au point de ces modèles pose de nombreux problèmes méthodologiques (en particulier sur les mesures des décisions d'éclaircie), et pourrait favoriser les échanges entre chercheurs et gestionnaires. Notons que, pour ces modèles d'éclaircie, la structure spatiale joue également un rôle important (Pierrat *et al.*, soumis).

Enfin, il faut remarquer que l'utilisation de ces plates-formes en simulation sur de longues périodes pose également de nouveaux problèmes. D'une part, il devient indispensable de développer des modèles de régénération et de mortalité suffisamment précis pour que l'évolution à long terme de la densité dans le peuplement (Durrieu de Madron, 1993; Fröhlich & Quednau, 1995), mais aussi de la structure spatiale ou du taux de mélange, soient réalistes. D'autre part, l'utilisation successive de modèles correspondant à des courtes périodes d'évolution (croissance, éclaircie, régénération ou mortalité) pose de sérieux problèmes de propagation d'erreurs (Daquitaine, 1995). Pour l'instant, les résultats de telles simulations sont donc plutôt des indications qualitatives, il reste beaucoup à faire avant qu'ils puissent être considérés comme des prédictions quantitatives de l'évolution à long terme d'un peuplement.

[332] Si l'utilisation au niveau local semble encore assez irréaliste, elle est par contre tout à fait envisageable au niveau régional pour l'élaboration des normes de sylviculture, et la version 2 de Capsis, qui intègre 11 modèles de type "peuplement" (de Coligny, 1999), est d'ailleurs déjà utilisée dans les STIRs de l'ONF.

Conclusion.

L'analyse de la structure spatiale peut nous aider à mieux comprendre et modéliser le fonctionnement et la structure des peuplements forestiers complexes.

Nous avons vu au cours de cette thèse comment le formalisme des processus ponctuels permet de construire des outils d'analyse de la structure spatiale adaptés à différentes hypothèses de représentation, pour tenir compte en particulier du mélange d'espèces et de l'inégalité en taille. De tels outils, comme les fonctions de type L(r) ou $L_{1.2}(r)$, s'avèrent utiles à la fois pour la description des peuplements, et pour la conception, l'utilisation ou l'évaluation des modèles.

Je pense donc que ces outils et ces méthodes méritent d'être plus largement diffusés et utilisés en sciences forestières.

On pourrait rapidement généraliser l'utilisation de quelques méthodes simples d'analyse de la structure spatiale pour la description ou la modélisation des peuplements.

La caractérisation des peuplements à l'aide des fonctions L(r) ou $L_{1.2}(r)$ peut facilement être appliquée sur la plupart des dispositifs expérimentaux, en définissant éventuellement au préalable des zones homogènes pour tenir compte des hétérogénéités. Elle nécessite seulement une carte exhaustive du peuplement, et tous les calculs peuvent ensuite être effectués très simplement, par exemple avec le module ADS du logiciel ADE[333] (Thioulouse *et al.*, 1997; Pélissier & Goreaud, 1999a et 1999b).

En outre, plusieurs méthodes développées dans cette thèse peuvent aisément être appliquées à la conception et à l'utilisation de la plupart des modèles forestiers : les calculs de correction des effets de bord (en particulier pour les domaines de forme complexe) sont directement utilisables pour les calculs d'indices de compétition ; la définition de zones homogènes permet de prendre en compte grossièrement d'éventuelles hétérogénéités dans les modèles ; la simulation de peuplements virtuels peut être très utile pour remplacer des données manquantes.

De plus, l'analyse de la structure spatiale peut jouer un rôle important dans l'évolution des modèles dendrométriques.

L'évolution actuelle des modèles dendrométriques, vers des modèles "arbres dépendant des distances", donne une place de plus en plus importante à la structure spatiale. Nous avons vu dans les exemples développés dans cette thèse comment l'analyse de cette structure spatiale peut nous amener à modifier plus encore la démarche de modélisation :

- A court terme, je pense que l'analyse de la structure spatiale peut favoriser la collaboration entre différentes communautés, et permettre de coupler un modèle dendrométrique avec d'autres types de modèles, comme les modèles d'écologie théoriques, pour faciliter le passage de l'échelle de l'arbre à l'échelle du peuplement.

[333] Disponible gratuitement sur le site http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html.

- A moyen terme, l'analyse de la structure spatiale devrait faciliter l'étude du compartiment sol à l'échelle macroscopique (pour la prise en compte des hétérogénéités) et à l'échelle microscopique (pour la modélisation des réseaux racinaires), qui me semble nécessaire pour préciser la notion de voisinage, et étudier de façon plus précise les effets de l'environnement local sur la dynamique individuelle des arbres dans des peuplements complexes.

Bibliographie.

(351 références)

Je l'ouvris au hasard. Les caractères m'étaient inconnus. Les pages, qui me parurent assez abîmées et d'une pauvre typographie, étaient imprimées sur deux colonnes à la façon d'une bible. Le texte était serré et disposé en versets. A l'angle supérieur des pages figuraient des chiffres arabes. Mon attention fut attirée sur le fait qu'une page paire portait, par exemple, le numéro 40514 et l'impaire, qui suivait, le numéro 999.

Borges, 1978.

Tous les livres sont-ils écrits dans le sable ? Assekrem, Noël 1991.

Aikman D.P., Scaife A. - 1993 : Modelling plant growth under varying environmental conditions in a uniform canopy. Annals of Botany, 72 : 485-492.

Aikman D.P., Watkinson A.R. - 1980 : A model for growth and self thinning in even aged monocultures of plants. Annals of Botany, London, 45 : 419-427.

Allard D., Brix A., Chadoeuf J., Couteron P. - soumis : Testing local independence between two point processes. 30 p. Soumis à Biometrics.

Amateis R.L., Burkhart H.E., Liu J. - 1997 : Modeling survival in juvenile and mature loblolly pine plantations. Forest Ecology and Management, 90 : 51-58.

Anonyme - 1969 : Manuel d'aménagement. 2ème édition. ONF, Paris. 202 p.

Anonyme - 1991 : Langfristige ökologische Waldentwicklung in den Landesforsten (LÖWE). Programm der Landesregierung Niedersachsen. Niedersächsisches Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. 50 p.

Anonyme - 1997 : EUROFOR : L'Europe et la forêt. Tome 3. Office des publications officielles des communautés européennes. 354 p.

Arnould J. - 1996 : Le principe patrimoine. Actes des deuxièmes rencontres forestières. ENGREF. 119-122.

Assmann E. - 1953 : Die Standraumfrage und die Methodik von Mischbestandsuntersuchungen. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 125 : 149-153.

Assmann E. - 1970 : The principles of forest yield study. Pergamon press, Oxford - New York - Toronto - Sydney - Braunschweig. 506 p.

Auger P., Baudry J., Fournier F. - 1992 : Hiérarchies et échelles en écologie. Naturalia Publications. 300 p.

Bachacou J., Bouchon J., Marbeau J.P. - 1978 : Etude structurale d'une régénération naturelle en forêt. in Biométrie et écologie, J.M. Legay et R. Tomassone (eds), Société française de biométrie. 1-16.

Bachacou J., Bouchon J., Tomimura S. - 1979 : Etudes structurales en forêt par les techniques de morphologie mathématique. OEcologia Plantarum, 14 (3) : 205-217.

Bachacou J., Chessel D. - 1979 : Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. Dispersion interspécifique et analyse des correspondances. OEcologia Plantarum, 14 (3) : 371-388.

Bachacou J., Decourt N. - 1976 : Etude de la compétition dans les plantations régulières à l'aide de variogrammes. Annales des sciences Forestières, 33 (4) : 177-198.

Bachmann M. - 1997 : Zum Einfluss von Konkurrenz auf das Einzelbaumwachstum in Fichten/Tannen/Buchen-Bergwäldern. Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung, 168 (6-7) : 127-130.

Barbault R. - 1983 : Ecologie générale. Paris : Masson. 224 p.

Barot S., Gignoux J., Menaut J.C. - 1999a : Demography of a savanna palm tree : predictions from comprehensive spatial pattern analyses. Ecology, 80 (6) : 1987-2005.

Barot S., Gignoux J., Menaut J.C. - 1999b : Seed shadows, survival and recruitment : how simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves. Oïkos, 86 (2) : 320-330.

Bartet J.H. - 1976 : Construction de tables de production à sylviculture variable pour l'épicéa dans les alpes du Nord. Section technique de l'ONF, Document 76-2. 145 p.

Barthès, B. - 1991 : Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre Eperua (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 46 : 303-320.

Barthod C. - 1994 : Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées. Première partie. Revue Forestière Française, XLVI (6) : 609-628.

Bastien Y. - 1997 : Sylviculture des peuplements mélangés. Support de cours, ENGREF. 20 p.

Bastien Y., Otto H.J. - 1998 : La théorie des groupes : application aux éclaircies de futaie régulière. Revue Forestière Française, L (3) : 251-262.

Batista J.L.F., Maguire D.A. - 1998 : Modeling the spatial structure of tropical forests. Forest Ecology and Management, 110 : 293-314.

Becker M. - 1978 : Définition des stations en forêt de Haye. Potentialités du hêtre et du chêne. Revue Forestière Française, XXX (4) : 251-268.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. - 1990 : Ecology : Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. 945 p.

Berkowitz A.R., Canham C.D., Kelly V.R. - 1995 : Competition vs. Facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. Ecology, 76 (4) : 1156-1168.

Besag J. - 1977 : Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. Journal of the royal statistical society, B 39 : 193-195.

Besag J., Diggle P.J. - 1977 : Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. Applied Statistics, 26 : 327-333.

Bi H., Jurskis V. - 1996 : Crown radius and the zone of influence of old growth trees in regrowth eucalyptus forest. in Modelling regeneration success and early growth of forest stands. Proceedings from the IUFRO conference, held in Copenhagen, 10-13 june 1996. 11-21.

Bi H., Turvey N.D. - 1996 : Competition in mixed stands of Pinus radiata and Eucalyptus obliqua. Journal of Applied Ecology, 33 : 87-99.

Biber P. - 1996 : Konstruktion eines einzelbaumorientierten Wachstumssimulators für Fichten-Buchen-Mischbestande im Solling. Thèse, Göttingen. FZW : A142/1996. 252 p.

Biber P. - 1999 : Ein Verfahren zum Ausgleich von Randeffekten bei der Berechnung von Konkurrenzindizes. Deutscher Verband forstlicher Forschungsanstalten. Sektion Ertragskunde. Jahrestagung 1999, Volpriehausen, 19-21 Mai 1999. 189-202.

Biging G.S., Dobbertin M. - 1995 : Evaluation of competition indices in individual tree growth models. Forest Science, 41 (2) : 360-377.

Bishop K., Dambrine E. - 1995 : Localization of tree water uptake in Scots pine and Norway spruce with hydrological tracers. Canadian Journal of Forest Research, 25 : 286-297.

Bitterlich W. - 1948 : Die Winkelzählprobe. Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung, 59 (1/2) : 4-5.

Borges J.L. - 1978 : Le livre de sable. Gallimard. 147 p.

Borges J.L. - 1983 : Fictions. Gallimard. 185 p.

Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. - 1972 : Some ecological consequences of a computer model of forest growth. Journal of Ecology, 60 : 849-872.

Bouchon J. - 1977 : Réflexions sur les premiers résultats d'un dispositif d'éclaircies de pins sylvestres en forêt de Lamotte-Beuvron. Annales des Sciences Forestières, 34 (4) : 323-329.

Bouchon J. - 1979 : Structure des peuplements forestiers. Annales des Sciences Forestières, 36 : 175-209.

Bouchon J. - 1995a : Concepts et caractéristiques des divers modèles de croissance. INRA Champenoux : Journées Scientifiques de l'INRA, juin 1995. 12 p.

Bouchon J. - 1995b : Prise en compte des changements d'échelles en forêt. Séminaire "les modèles au CEMAGREF", 12-13 Octobre 1995, CNRS Gif sur Yvette. 17 p.

Bouchon J., Faille A., Lemée G., Robin A.M., Schmitt A. - 1973 : Cartes et notices des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. Orsay. 12 p.

Bruciamacchie M., Grandjean G., Bedel F., Pierrat R. - soumis : Comparaison de différents indices de mesure de la diversité dans deux massifs forestiers des Vosges du Nord (France). soumis aux Annales des Parcs Naturels. 19 p.

Bruciamacchie M., Grandjean G., Jacobée F. - 1994 : Installation de régénérations feuillues dans de petites trouées en peuplements irréguliers. Revue Forestière Française, XLVI (6) : 639-653.

Buongiorno J., Peyron J.L., Houllier F., Bruciamacchie M. - 1995 : Growth and management of mixed-species, uneven-aged forests in the French Jura : implications for economic returns and tree diversity. Forest Science, 41 (3) : 397-429.

Büttner V., Leuschner C. - 1994 : Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak beech forest. Forest Ecology and Management, 70 : 11-21.

Byers S., Raftery A.E. - 1998 : Nearest-neighbor clutter removal for estimating features in spatial point processes. Journal of the American Statistical Association, 93 (442) : 577-584.

Canham C.D., Pacala S.W. - 1994 : Linking tree population dynamics and forest ecosystem processes. in Linking species & ecosystems, edited by C.G. Jones & J.H. Lawton. 84-93.

Cannell M.G.R., Grace J. - 1993 : Competition for light : detection, measurement and quantification. Canadian Journal of Forest Research, 23 : 1969-1979.

Cescatti A. - 1997 : Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I Model structure and algorithms. Ecological Modelling, 101 : 263-274.

Cescatti A., Piutti E. - 1998 : Sylvicultural alternatives, competition regime and sensitivity to climate in a European beech forest. Forest Ecology and Management, 102 : 213-223.

Chadoeuf J., Pierrat J.C., Nandris D., Geiger J.P., Nicole M. - 1993 : Modeling rubber tree root disease epidemics with a Markov spatial process. Forest Science, 39 (1) : 41-54.

Chen J., Bradshaw G.A. - 1999 : Forest structure in space : a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. Forest Ecology and Management, 120 : 219-233.

Chessel D. - 1978 : Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. in Biométrie et écologie, J.M. Legay et R. Tomassone (eds), Société française de biométrie. 45-133.

Chessel D. - 1992 : Echanges interdisciplinaires en analyse de données écologiques. Mémoire d'habilitation, Lyon I.

Chung T.C. - 1993 : Tchouang Tseu : Le chant de l'univers. Carthame éditions, Philo Bédé, Fillinges. 135 p.

Clark P.J., Evans F.C. - 1954 : Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35 (4) : 445-453.

Cochet P. - 1971 : Etude et culture de la forêt. 3ème édition. ENGREF. 235 p.

Colin F., Danjon F., Wehrlen L. - 1995 : Etudes racinaires au sein du programme "croissance" de l'INRA (*Quercus petraea* et *Pinus pinaster*). Revue Forestière Française, XLVII : 165-171.

Colin F., Houllier F., Leban, Nepveu G. - 1992 : Modélisation de la croissance des arbres, des peuplements, et de la qualité des bois. Revue Forestière Française, XLIV (3) : 248-254.

Collinet F. - 1997 : Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale. Thèse, Lyon I. 301 p.

Coquillard P., Gueugnot J., Hill D., Mahy G. - 1996 : Une nouvelle classe de simulateurs à contrainte spatiale : exemple d'application à une lande à *Calluna vulgaris* : reproduction végétative et sexuée, aspects génétiques. Actes des journées du programme environnement, vie et sociétés. Cité des sciences et de l'industrie, Paris les 15, 16 et 17 janvier 1996. Session B. 152-157.

Courbaud B. - 1991 : Introduction à une modélisation de la croissance en forêt irrégulière de montagne Rapport de DEA, Nancy I. 150 p.

Courbaud B. - 1997 : Modélisation de l'éclairement et de la croissance de l'épicéa (*Picea abies L. Karst*) en forêt irrégulière de montagne. Thèse, Lyon I. 236 p.

Courbaud B., Goreaud F., Dreyfus PH., Bonnet F.R. - soumis : Evaluating thinning strategies using a Tree Distance Dependent Growth Model : some examples based on the CAPSIS software "Uneven-Aged Spruce Forests" module. Soumis à Forest Ecology and Management. 11 p.

Courbaud B., Houllier F., Rupe C. - 1993 : Un modèle de croissance en hauteur des arbres en pessière pure irrégulière de montagne. Annales des Sciences Forestières, 50 : 33-351.

Couteron P. - 1998 : Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-sahéliens au nord-ouest du Burkina Faso. Thèse, Toulouse III. 223 p.

Couteron P., Kokou K. - 1997 : Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. Plant Ecology, 132 : 211-227.

Coutts M.P. - 1987 : Developmental processes in tree root systems. Canadian Journal of Forest Research, 17 : 761-767.

Crave M.F., Otto H.J. - 1990 : Création de Prosilva France. Buts d'une sylviculture proche de la nature. Forêt Entreprise, 71 : 12-15.

Cressie N.A.C. - 1993 : Statistics for spatial data. Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics. 900 p.

Curtet L. - 1993 : Méthodes d'études des structures spatiales des forêts. Méthodes basées sur les mesures de distance. Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 30 p.

Czudek R. - 1999 : Modélisation de la croissance individuelle du hêtre (*Fagus silvatica L.*) dans différentes conditions de densité locale et de milieu. Applications à la sylviculture sélective par détourage. Thèse, ENGREF. 116 p.

Daquitaine R. - 1995 : Contribution à la validation des modèles disponibles pour l'évaluation de la qualité du bois d'une ressource forestière existante. Application à l'Epicea commun (*Picea abies karst.*). Complèments au Rapport de DEA "Analyse et modélisation des systèmes biologiques". Rapport interne INRA Champenoux. 46 p.

de Coligny F. - 1999 : CAPSIS : Etude générale, Croissance d'Arbres en Peuplement et Simulation d'Interventions Sylvicoles. Unité CIRAD/INRA de Modélisation des Plantes, document interne. 37 p.

de Mazancourt C., Loreau M., Abbadie L. - 1998 : Grazing optimization and nutrient cycling : when do herbivores enhance plant production? Ecology, 79 (7) : 2242-2252.

de Reffye P., Blaise F., Guédon Y. - 1993 : Modélisation de l'architecture et de la croissance des plantes. Revue du Palais de la Découverte, 21 (209) : 23-48.

de Saint-Exupéry, A. - 1939 : Terre des hommes. Editions Gallimard. 182 p.

de Saint-Exupéry, A. - 1946 : Le petit Prince. Editions Gallimard. 95 p.

DeAngelis D.L. - 1975 : Stability and connectance in food web models. Ecology, 56 : 238-243.

DeAngelis D.L., GoldStein R.A., O'Neil R.V. - 1975 : A model for trophic interaction. Ecology, 56 : 881-892.

Décourt N. - 1965 : Les tables de production pour le Pin sylvestre et le Pin laricio de Corse en Sologne. Revue Forestière Française, 17 (12) : 818-831.

Décourt N. - 1972 : Méthode utilisée pour la construction rapide de tables de production provisoires. Annales des sciences Forestières, 29 (1) : 35-48.

Deléage J.P. - 1986 : Une histoire de l'écologie. Edition La découverte, Paris. 330 p.

Deleuze C. - 1992 : Modelisation de la croissance des arbres : approche dendrométrique ou approche physiologique ? Rapport de DEA, Lyon I. 100 p.

Deleuze C. - 1996 : Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. Thèse, Lyon I. 306 p.

Deleuze C., Hervé J.C., Colin F., Ribeyrolles L. - 1996 : Modelling crown shape of *Picea Abies* : spacing effects. Canadian Journal of Forest Research, 26 : 1977-1966.

Deleuze C., Houllier F. - 1995 : Prediction of stem profile of *Picea abies* using a process-based tree growth model. Tree Physiology, 15 : 113-120.

Deleuze C., Houllier F. - 1997 : A transport model for tree ring width. Silva Fennica, 31 (3) : 239-250.

Delpech R., Dumé G., Galmiche P. - 1985 : Typologie des stations forestières - Vocabulaire. IDF, Paris. 243 p.

Delvaux J. - 1981 : Différenciation sociale. J. For. Suisse, 132 (9) : 733-749.

Derouet L. - 1994 : Méthode d'étude de la structure des populations en forêts tropicales humides. Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 51 p.

Dessard H. - 1996 : Estimation de l'intensité locale d'un processus ponctuel de Cox : application à l'analyse spatiale d'un inventaire forestier. 208+128p.

Dhote J.F. - 1991 : Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtre : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production. Annales des sciences Forestières, 48 : 389-416.

Dhote J.F. - 1994 : Hypotheses about competition for light and water in even-aged common beech (*Fagus silvatica L.*). Forest Ecology and Management, 69 (232) : 219-232.

Dhôte J.F. - 1996 : A model of even-aged beech stands productivity with process-based interpretations. Annales des sciences Forestières, 53 : 1-20.

Dhôte J.F. - 1998 : Modélisation de la dynamique des peuplements de grands feuillus sociaux. Applications à la sylviculture du Hêtre et du Chêne. Dossier de candidature à l'Habilitation à Diriger des Recherches, Nancy I. 101 p.

Diggle P.J. - 1976 : A spatial stochastic model of inter-plant competition. Journal of applied probability, 13 : 662-671.

Diggle P.J. - 1983 : Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. Academic Press, New York. 148 p.

Diggle P.J., Lange N., Benes F.M. - 1991 : Analysis of variance for replicated spatial point patterns in clinical neuroanatomy. Journal of the American Statistical Association, 86 (415) : 618-625.

Drexhague M., Chauvière M., Colin F., Nielsen C.N.N. - 1999 : Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. Canadian Journal of Forest Research, 29 : 600-608.

Dreyfus Ph. - 1988 : Compétition et croissance dans de jeunes peuplements résineux : aspects biologiques, écologiques et sylvicoles. Thèse, Aix-Marseille & INRA. 280 p.

Dreyfus Ph., Bonnet F.R. - 1996 : CAPSIS (Computer-Aided Projection of Strategies in Silviculture) : an interactive simulation and comparison tool for tree and

stand growth, silvicultural treatments and timber assortment. Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation software. IUFRO WP S5.01-04 second workshop. Berg-en-Dal, Kruger National Park, South Africa. August 26-31, 1996. 57-58.

Dubourdieu J. - 1997 : Manuel d'aménagement forestier : gestion durable et intégrée des écosystèmes forestiers. ONF, Paris ; Technique et Documentation, Lavoisier, Paris. 244 p.

Duchiron M.S. - 1994 : Gestion des futaies irrégulières et mélangées. Edition par l'auteur. 320 p.

Dufrene E., Breda N. - 1995 : Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. Oecologia, 104 (2) : 156-162.

Duncan R.P. - 1991 : Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. Journal of Ecology, 79 : 1073-1084.

Duncan R.P., Stewart G.H. - 1991 : The temporal and spatial analysis of tree age distributions. Canadian Journal of Forest Research, 21 : 1703-1710.

Durrieu de Madron L. - 1993 : Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou - Guyane française. Thèse, ENGREF. 193 p.

Dursky J. - 1997 : Modellierung der Absterbeprozesse in Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche. Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung, 168 (6-7) : 131-134.

Ehleringer J.R., Dawson T.E. - 1992 : Water uptake by plants : perspectives from stable isotope composition. Plant Cell and Environment, 15 : 1073-1082.

Ek A.R., Dudek A. - 1980 : Development of individual tree based stand growth simulators : progress and applications. Staff paper series number 20. 24 p.

Ek A.R., Monserud R.A. - 1979 : Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth. Canadian Journal of Forest Research, 9 : 23-244.

Ellenberg, H. - 1996 : Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologisher, dynamischer und historischer Sicht. 5. stark veränderte und verbesserte Auflage. Stuttgart : Ulmer. 1096 p.

Elmoznino H., Lobry C. - 1997 : Automates cellulaires et modélisation de la dynamique forestière. Ecologie, 28 (4) : 307-321.

Faille A., Lemée G., Pontailler J.Y. - 1984 : Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). I : Origine et état actuel des ouvertures. Acta Oecologica, Oecologia Generalis, 5 (1) : 35-51.

Favrichon V. - 1995 : Modèle matriciel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane Française). Thèse, Lyon I. 302 p.

Ferry L. - 1992 : Le nouvel ordre écologique. L'arbre, l'animal et l'homme. Le livre de poche. 222 p.

Fischer E. - 1990 : 25 Jahre naturgamässe Waldwirtschaft im Staatlichen Forstamt Osterholz-Scharmbeck. Forst und Holz, 13 : 383-387.

Ford E.D. - 1975 : Competition and stand structure in some even-aged monocultures. Journal of Ecology, 63 (1) : 311-333.

Fritts H.C. - 1976 : Tree Rings and Climate. Academic Press, London. 567 p.

Fröhlich M., Quednau H.D. - 1995 : Statistical analysis of the distribution pattern of natural regeneration in forests. Forest Ecology and Management, 73 : 45-57.

Frontier S., Pichod-Viale D. - 1991 : Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Paris : Masson. 392 p.

Füldner K. - 1995 : Strukturbeschreibung von Buchen- Edellaubholz- Mischwäldern. Cuvillier verlag, Göttingen. 146 p.

Gagnaire J. - 1973 : Morphogénèse et croissance des racines. Compte rendu du séminaire du groupe d'étude des racines. 3 juillet 1973, Grenoble, CEA. 30 p.

Garcia O. - 1991 : What is a diameter distribution ? IUFRO symposium on Integrated Forest Management Information Systems, Tsukuba, Japan, October 13-18, 1991. 19 p.

Getis A., Franklin J. - 1987 : Second order neighborhood analysis of mapped point patterns. Ecology, 68 (3) : 473-477.

Gignoux J. - 1994 : Modélisation de la coexistence herbes/arbres en savane. Thèse, INAPG. 273 p.

Gignoux J., Duby C., Barot S. - 1999 : Comparing the performances of Diggle's tests of spatial randomness for small samples with and without edge effect correction : application to ecological data. Biometrics, 55 : 156-164.

Goreaud F. - 1995a : Etude et modélisation des peuplements hétérogènes : rôle des interactions dans la structuration du peuplement. Rapport de DEA, Paris VI. 50 p.

Goreaud F. - 1995b : Mischwälder in Niedersachsen : présentation des pratiques sylvicoles et des activités de recherche liées aux peuplements mélangés, menées par l'administration forestière de Basse Saxe. Rapport de mission à l'étranger, ENGREF. 50 p.

Goreaud F. - 1999 : About Biogroups of trees and stand spatial structure in Germany. Rapport de mission en Allemagne, document interne CEMAGREF. 23 p.

Goreaud F., Courbaud B., Collinet F. - 1999 : Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics : a few examples. In : Proceedings of the IUFRO workshop, Empirical and process based models for forest tree and stand growth simulation, 20-26 September 1997, Oeiras, Portugal. AnaAmaro & Margarida Tomé (Ed.). Novas Tecnologias. 155-172.

Goreaud F., Pélissier R. - 1999 : On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. Journal of Vegetation Science, 10 (3) : 433-438.

Goulard M., Pages L., Cabanettes A. - 1995 : Marked Point Process : Using Correlation Functions to Explore a Spatial Data Set. Biometrical Journal, 37 (7) : 837-853.

Goulard M., Särkkä A., Grabarnik P. - 1996 : Parameter Estimation for Marked Gibbs Point Processes Through the Maximum Pseudo-likelihood Method. Scandinavian Journal of Statistics, 23 (3) : 365-379.

Gourlet-Fleury S. - 1992 : Indices de compétition : les possibilités d'application à la gestion en forêt dense tropicale humide. Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 39 p.

Gourlet-Fleury S. - 1997 : Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane Française). Thèse, Lyon I. 274 p.

Gourlet-Fleury S. - 1998 : Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane Française). Annales des sciences Forestières, 55 (6) : 623-654.

Grace J.B. - 1995 : On the measurement of plant competition intensity. Ecology, 76 (1) : 305-308.

Grand Mesnil H.N. - 1982 : A propos des réserves biologiques : questions d'histoire. La voix de la forêt, 1982/1 : 5-13.

Grandjean G., Jabiol B., Bruchiamacchie M., Roustan F. - 1990 : Recherche de corrélations entre les paramètres édaphiques, et plus spécialement texture, hydromorphie et drainage interne, et la réponse individuelle des

chênes sessiles et pédonculés à la gélivure. Recherche sur la gélivure des chênes, 2ème tranche, convention DERF-IDF, rapport de l'ENITEF, 3ème partie. 27 p.

Granier A., Badeau V., Bréda N. - 1995 : Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers Revue Forestière Française, XLVII : 59-68.

Greig-Smith, P. - 1964 : Quantitative plant ecology, 2nd Ed. Butterworths, London.

Griese F. - 1991 : Zu den Bestandesinventuren der Naturwälder "Meninger Holz" und "Staufenberg" im Jahre 1988. N.N.A. Berichte, 4 (2) : 123-131.

Grover J.P. - 1997 : Resource Competition. Population and community biology series 19, Chapman & Hall. 342 p.

Guinier Ph. - 1950 : Foresterie et protection de la nature. L'exemple de Fontainebleau. Revue Forestière Française, II : 703-717.

Gury M. - 1973 : Carte pédologique du plateau de Haye. CNRS Nancy, centre de pédologie biologique. 46 p.

Hara T. - 1995 : Dynamic process, spatial pattern and species coexistence in plants. Folia Geobotanica Phytotaxa, 30 : 529-533.

Harte J., Kinzig A.P. - 1993 : Mutualism and competition between plants and decomposers : implications for nutrient allocation in ecosystems. The American Naturalist, 141 : 829-846.

Haskell E.F. - 1949 : A clarification of social science. Main currents in modern thought, 7 (2) : 45-51.

Hatsch E. - 1997 : Répartition de l'aubier et acquisition de la forme de la tige chez le chêne sessile (*Quercus petraea (Matt) Liebl*) : Analyse, modélisation et relation avec le développement du houppier. Thèse, ENGREF. 183 p.

Hendry R.J., Mc Glade J.M., Weiner J. - 1996 : A coupled map lattice model of the growth of plant monocultures. Ecological Modelling, 84 : 81-90.

Hofstadter D. - 1985 : Gödel, Escher, Bach. Les Brins d'une Guirlande Eternelle. InterEditions, Paris. 884 p.

Houllier F. - 1983 : Echantillonnage en forêt : structures spatio-temporelles, objectifs de l'utilisateur et méthodes. Deux exemples : les variables régionalisées, le SPR. Rapport bibliographique de DEA, Lyon 1. 50 p.

Houllier F. - 1988 : Construction et interpretation de modèles dynamiques : exemples forestiers. in EDORA1. 83-107.

Houllier F. - 1994 : Théorie dendrométrique de la production ligneuse d'un peuplement homogène. Support de cours, ENGREF. 22 p.

Houllier F., Bouchon J., Birot Y. - 1991 : Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. Revue Forestière Française, XLIII (2) : 87-108.

Houllier F., Deleuze C., Dhote J.F. - 1994 : Ebauche d'un modèle a base ecophysiologique de la production ligneuses d'un peuplement homogène (bilan de carbone, concurrence aérienne et pour l'eau). Support de cours, ENGREF. 14 p.

Hughes J.B., Roughgarden J. - 2000 : Species Diversity and Biomass Stability. The American Naturalist, 155 : 618-627.

Huisman J. - 1994 : The models of Berendse and Tilman : two different perspectives on plant competition ? Functional Ecology, 8 : 282-288.

Huston M.A. - 1979 : A general hypothesis of species diversity. The American Naturalist, 113 : 81-101.

Huston M., DeAngelis D. - 1987 : Size bimodality in monospecific plant population : a critical review of potential mechanisms. The American Naturalist, 129 : 678-707.

Huston M.A., DeAngelis D.L. - 1994 : Competition and coexistence : the effects of ressource transport and supply rates. The American Naturalist, 144 (6) : 954-977.

Huston M., DeAngelis D., Post W. - 1988 : New computer models unify ecological theory. Bioscience, 38 (10) : 682-691.

Huston M.A., Smith T.M. - 1987 : Plant succession : life history and competition. The American Naturalist, 130 : 168-198.

Hutchinson G.E. - 1957 : Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology, 22 : 415-427.

Irving J. - 1988 : L'épopée du buveur d'eau. Editions du seuil. 426 p.

Ishizuka M. - 1984 : Spatial pattern of trees and their crowns in natural mixed forests. Japanese Journal of Ecology, 34 : 421-430.

Jacob - 1970 : La logique du vivant. Editions Gallimard. Collection tel. 352 p.

Kahn F. - 1978 : Architecture et dynamique spatiale racinaires. in Symposium de Physiologie, Nancy 11-15 septembre 1978. 242-265.

Kahn M. - 1995 : Die Nachbildung von Durchforstungseingriffen in Rein- und Mischbeständen mit dem Wachstumssimulator SILVA2. in DVFF sektion ertragskunde, Jahrestagung vom 29-31 mai 1995. 151-165.

Kenkel N.C. - 1988 : Pattern of self-thinning in Jack Pine : testing the random mortality hypothesis. Ecology, 69 (4) : 1017-1024.

Kernighan B.W., Ritchie D.M. - 1992 : Le langage C. 2ème édition. Masson, Paris. 280 p.

Kiêu K., Mora M. - 1999 : Estimating the reduced moments of a random measure. Advances in Applied Probability (section Stochastic Geometry and Statistical Applications), 31 (1) : 48-62.

Kimmins J.P. - 1993 : Scientific foundations for the simulation of ecosystem function and management in FORCYTE-11. Forestry Canada. Northwest Region. Information report NOR X 328. 88 p.

Knowe S.A. - 1994 : Incorporating the effects of interspecific competition and vegetation management treatments in stand table projection models for Douglas-fir saplings. Forest Ecology and Management, 67 : 87 - 99.

Kohyama T. - 1991 : A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. Functional Ecology, 5 : 83-90.

Kolasa J., Pickett S.T.A. - 1991 : Ecological heterogeneity. Springer-Verlag, New-York. 332 p.

Kotliar N.B., Wiens J.A. - 1990 : Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical framework for study of heterogeneity. Oikos, 59 : 253-260.

Kubota Y. - 1995 : Effects of disturbance and size structure on the regeneration process in a sub-boreal coniferous forest, northern Japan. Ecological Research, 10 : 135-142.

Kubota Y., Hara T. - 1995 : Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. Annals of Botany, 76 : 503-512.

Kubota Y., Hara T. - 1996 : Recruitment Processes and species coexistence in a sub-boreal forest in northern Japan. Annals of Botany, 78 : 741-748.

Kuiper L.C., Coutts M.P. - 1992 : Spatial disposition and extension of the structural root system of Douglas-fir. Forest Ecology and Management, 47 : 111-125.

Kuuluvainen T., Penttinen A., Leinonen K., Nygren M. - 1996 : Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests : an example from boreal spruce forest in southern Finland. Silva Fennica, 30 (2-3) : 315-328.

Lanier L. - 1992 : La forêt doit-elle être mélangée ? Revue Forestière Française, 44 (2) : 105-128.

Le Goff N., Ottorini J.M. - 1996 : Leaf development and stem growth of ash (Fraxinus excelsio) as affected by tree competitive status. Journal of Applied Ecology, 33 : 793-802.

Leadley P.W., Reynolds J.F., Chapin F.S. - 1997 : A model of nitrogen uptake by *Eriophorum vaginatum* roots in the field : ecological implications. Ecological Monographs, 67 (1) : 1-22.

Leary R.A. - 1970 : System identification principles in studies of forest dynamics. U.S.D.A., For. Serv., North Centr. For. Exp. St., Res. Pap. NC-45. 38 p.

Leary R.A. - 1985 : Interaction theory in forest ecology and management. Dordrecht Nijhoff Junk. 219 p.

Leary R.A., Nimerfo K., Holdaway M., Brand G., Burk T., Kolka R., Wolf A. - 1997 : Height growth modeling using second order differential equations and the importance of initial height growth. Forest Ecology and Management, 97 : 165-172.

Lefever R., Lejeune O. - 1997 : On the origin of tiger bush. Bulletin of Mathematical Biology, 59 (2) : 263-294.

Legay J.M. - 1973 : La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. Informatique et biosphère, Paris. 7-71.

Legay J.M. - 1986 : Méthodes et modèles dans l'étude des systèmes complexes. Colloque National du Ministère de la Recherche et de la Technologie : "Diversification des modèles de développement rural : questions et méthodes", Paris, 17-18 avril 1986. 10 p.

Legay J.M. - 1997 : L'expérience et le modèle. Un discours sur la méthode. INRA "Sciences en Questions". 111 p.

Lemée G. - 1966 : Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. Bulletin de la société Botanique de France, 113 (5-6) : 305-323.

Lemée G. - 1987 : Les populations de chêne (*Quercus Petrea Liebl.*) des réserves biologiques de la Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau : structure, démographie, évolution. La Terre et la Vie (revue écologie), 42 : 329-355.

Lemée G. - 1990 : Les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau, écocomplexes climaciques. Bulletin de la société Botanique de France, lettres botaniques 1, 137 : 47-62.

Lemoine. - 1983 : Croissance et production du Pin maritime, objectifs et méthodes. Meeting IUFRO, Vienne, 1982. Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, n° 147. 115-126.

Leslie P.H. - 1945 : On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika, 33 : 183-212.

Levin S.A. - 1970 : Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. The American Naturalist, 104 : 413-423.

Levins, R. - 1966 : The strategy of model building in population biology. American Scientist, 54 (4) : 421-431.

Lewandowski A., von Gadow K. - 1995 : Ein heuristischer Ansatz zur Reproduktion von Waldbeständen. Institüt für Forsteinrichtung und Ertragskunde. Georg-August-Universität Gättingen, Arbeitspapier 10/1995. 30 p.

Lischke H., Fischlin A., Bugmann H. - 1995 : The fate of forests in a Changing climate : model validation and simulation results from the Alps. Swiss federal institute of technologiy Zurich. Department of environmental sciences, institute of terrestrial ecology.

Liski J. - 1995 : Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand. Effect of trees and implications for sampling. Silva Fennica, 29 (4) : 255-266.

Loreau M. - 1994 : Material cycling and the stability of ecosystems. The American Naturalist, 143 : 508-513.

Loreau M. - 1995 : Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. The American Naturalist, 145 : 22-42.

Loreau M. - 1996 : Coexistence of multiple food chains in a heterogeneous environment : interactions among community structure, ecosystem functioning, and nutrient dynamics. Mathematical Biosciences, 134 : 153-188.

Loreau M., Mouquet, N. - 1999 : Immigration and the maintenance of local species diversity. The American Naturalist, 154 : 427-440.

Lotka A.J. - 1924 : Elements of physical biology. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland.

Lotwick H.W., Silverman B.W. - 1982 : Methods for analysing spatial processes of several types of points. Journal of the royal statistical society, B 44 (3) : 406 - 413.

Lundqvist L. - 1995 : Simulation of sapling population dynamics in uneven-aged *Picea abies* forests. Annals of Botany, 76 : 371-380.

Maalouf A. - 1991 : Les jardins de Lumière. Livre de poche. 317 p.

Mäkelä A., Hari P. - 1986 : Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. Ecological Modelling, 33 : 205-229.

Matern B. - 1960 : Spatial variation : stochastic models and their application to some problems in forest survey, and other sampling investigations. Meddelangen Fran Statens. Skoksforskninstitut, Band 49, Nr 5. 144 p.

Matheron G. - 1970 : La théorie des variables régionalisées et ses applications. Cahiers du centre de morphologie mathématique de Fontainebleau. Fascicule 5. 212 p.

Maugé J.P. - 1975 : Modèle de croissance et de production des peuplements modernes de pin maritime. C. R. annuel de l'AFOCEL, 1975 : 227-249.

May R.M. - 1973 : Stability and complexity in model ecosystem. Princeton University press. 253 p.

McMurtrie R. - 1981 : Suppression and dominance of trees with overlapping crowns. Journal of Theorical Biology, 89 : 151-174.

McTague J.P., Stansfield W.F. - 1995 : Stand, species, and tree dynamics of an uneven-aged, mixed conifer forest type. Canadian Journal of Forest Research, 25 : 803-812.

Menaut J.C., Gignoux J., Prado C., Clobert J. - 1990 : Tree community dynamics in a humid savanna of the Côte d'Ivoire : modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. Journal of Biogeography, 17 : 471-481.

Mercier F. - 1998 : Analyse et modélisation de la dynamique forestière guyanaise à l'aide de diagrammes de Voronoï. Thèse, Lyon I. 181 p.

Meredieu C. - 1994 : Influence de l'hétérogénéité d'un sol agricole sur la croissance du chêne rouge. Rapport de DEA, Aix-Marseille III. 60 p.

Meredieu C. - 1998 : Croissance et branchaison du Pin Laricio (*Pinus nigra Arnold ssp. laricio (Poiret) Maire*) : Elaboration et évaluation d'un système de modèles pour la prévision de caractéristiques des arbres et du bois. Thèse, Lyon I. 250 p.

Meredieu C., Colin F. - 1996 : Vertical profile of knot size and shape. Modelling based on stem-branches relationships. Recent statistical developments achieved on *Pinus Nigra Arn. ssp. Laricio var. Corsicana Loud*. European Workshop on Application of statistics and Probabilities in Wood Mechanics. 22-23 February 1996. Bordeaux. 15 p.

Meusel H. - 1951/52 : Die Eichenmischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes. Wiss. Z. Univ. Halle-Wittenberg, 1 (1/2) : 49-72.

Millier C., Poissonnet M., Serra J. - 1972 : Morphologie mathématique et sylviculture. in Compte rendu de la 3ème conférence du groupe consultatif des

statisticiens forestiers, Jouy-en-Josas, 7-11 septembre 1970. INRA. 287-307.

Mitchell K.J. - 1969 : Simulation of the growth of even-aged stands of white spruce. Yale University (New Haven), school of forestry, bulletin n°75. 48 p.

Mitchell K.J. - 1975 : Dynamics and simulated yield of Douglas-fir Forest Science, 17 : 1-39.

Mitchell K.J., Oswald H., Ottorini J.M. - 1983 : Modelling the growth of Douglas fir in France. Meeting IUFRO, Vienne, 1982. Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, n° 147. 25-39.

Moeur M. - 1993 : Characterizing spatial patterns of tree using stem-mapped data. Forest Science, 39 (4) : 756-775.

Moeur M. - 1997 : Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla*/ *Thuja plicata* forests. Forest Ecology and Management, 94 : 175-186.

Moravie M.A. - 1995a : L'évolution de la notion de trouée dans la canopée et son utilisation dans les gap models. Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 40 p.

Moravie M.A. - 1995b : Modèle de dynamique de peuplements plurispecifiques inéquiennes (application à un peuplement forestier tropical humide d'Inde). Rapport technique de DEA, Lyon I. 31 p.

Moravie M.A. - 1999 : Un modèle arbre dépendant des distances pour l'étude des relations entre la dynamique et la structure spatiale d'une forêt dense sempervirente. Thèse, Lyon I. 225 p.

Mordelet P., Barot S., Abbadie L. - 1996 : Root foraging strategies and soil patchiness in a humid savanna. Plant and Soil, 182 : 171-176.

Mugglestone M.A., Renshaw E. - 1996a : A practical guide to the spectral analysis of spatial point processes. Computational Statistics & Data Analysis, 21 : 43-65.

Mugglestone M.A., Renshaw E. - 1996b : The exploratory analysis of bivariate spatial point patterns using cross-spectra. Environmetrics, 7 (4) : 361-377.

Murphy P.A., Shelton M.G. - 1996 : An individual-tree basal area growth model for loblolly pine stands. Canadian Journal of Forest Research, 26 : 327-331.

Nagel J. - 1999 : Konzeptionelle Überlegungen zum schrifttweisen Aufbau eines waldwachstumskundlichen Simulationssystems für Nordwestdeutschland. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt - Band 128. 122 p.

Ohser J., Stoyan D. - 1981 : On the second order and orientation analysis of planar stationary point processes. Biometrical Journal, 23 : 523-533.

Otto H.J. - 1997a : La formation de groupes en forêt vierge et en forêt gérée. Approches écologiques et sylvicoles. Support de cours, ENGREF. 40 p.

Otto H.J. - 1997b : Les forêts de Basse-Saxe en Allemagne du nord : un passé difficile commande une gestion nouvelle. 2 : le programme gouvernemental Löwe, principes d'une sylviculture proche de la nature. Revue Forestière Française, 49 (5) : 477-488.

Otto H.J. - 1998 : Ecologie Forestière. IDF, Paris. 397 p.

Pacala S.W., Canham C.D., Silander J.A. - 1993 : Forest models defined by field measurements. I : The design of a northeastern forest simulator. Canadian Journal of Forest Research, 23 : 1980-1988.

Pacala S.W., Tilman D. - 1994 : Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. The American Naturalist, 143 (2) : 222-257.

Pages L., Le Roux Y., Thaler P. - 1995 : Modélisation de l'architecture racinaire (hévéa). Plantation, recherche, développement, janvier-février 95 : 19-30.

Pardé J. - 1981 : de 1882 a 1976/80 : les places d'expérience de sylviculture du hêtre en forêt domaniale de Haye. Revue Forestière Française, XXXIII sp 1981 : 41-64.

Pardé J., Bouchon J. - 1988 : Dendrométrie (2ème édition). ENGREF. 325 p.

Pastor J., Post W.M. - 1988 : Response of northern forests to CO_2-induced climate change. Nature, 334 : 55-58.

Pélissier R. - 1995 : Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala - Ghäts occidentaux de l'Inde). Thèse, Lyon I. 237 p.

Pélissier R., Goreaud F. - 1999a : Notice d'ADS - module Ripley. Documentation d'ADS in ADE, http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html. 20 pp .

Pélissier R., Goreaud F. - 1999b : Notice d'ADS - Module Density. Documentation d'ADS in ADE, http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html. 18 pp .

Pélissier R., Goreaud F. - soumis : A practical approach to studying the spatial structure in simple cases of heterogeneous forest stands. Soumis à Journal of Vegetation Science, 25 p.

Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H.M. - 1992 : Marked point processes in Forest Statistics. Forest Science, 38 (4) : 806-824.

Perec G. - 1978 : La vie, mode d'emploi. Hachette. Le livre de Poche. 641 p.

Perry D.A. - 1985 : The competition process in forest stands. in Attributes of Trees as Crop Plants, 1985, M.G.R. Cannell and J.E. Jackson (eds). 481-506.

Picard N. - 1996 : Répartition spatiale des essences forestières : Etude de distances entre espèces basées sur des dissimilarités entre nuages de points. Rapport de DEA, Paris VI. 105 p.

Picard N. - 1999 : Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière. Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française. Thèse, ENGREF. 236 p.

Pierrat J.C., Hervé J.C., Peyron J.L. - soumis : Modélisation de la structure d'un peuplement. Application aux sylvicultures locales et sélectives. Soumis à Canadian Journal of Forest Research. 30 p.

Pontailler J.Y, Faille A., Lemée G. - 1997 : Storms drive successional dynamics in natural forests : a case study in Fontainebleau forest (France). Forest Ecology and Management, 98 : 1-15.

Pouderoux S. - 1995 : Dynamique du houppier et modélisation de la relation houppier-tige dans un essai d'éclaircie de hêtre. Rapport de DEA, Nancy I. 30 p.

Pretzsch H. - 1992 : Konzeption und Konstruktion von Wuchsmodellen für Rein und Mischbestände. Forstliche Forschungsberichte München, 115/1992. 358 p.

Pretzsch H. - 1993a : Struktur und Leistung naturgemäss bewirtschafteter Eichen-Buchen-Mischbestände in Unterfranken. A.F.Z., 6 : 281-284.

Pretzsch H. - 1993b : Analyse und Reproduktion räumlicher Bestandesstrukturen. Versuche mit dem Strukturgenerator STRUGEN. Schriften aus der forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der N.F.V., Band 114. 80 p.

Pretzsch H. - 1995 : Zum Einfluss des Baumverteilungsmusters auf den Bestandeszuwachs. in D.V.F.F. Sektion Ertragskunde, Jahrestagung vom 29-31 mai 1995. 125-150.

Pretzsch H. - 1997 : Analysis and modeling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony. Forest Ecology and Management, 97 : 237-253.

Pretzsch H., Kahn M. - 1996 : Wuchsmodelle für die Unterstützung der Wirtschaftsplannung im Forstbetrieb. Variantenstudie Fichtenreinbestand versus Fichten/Buchen-Mischbestand. A.F.Z./Der Wald, 25 : 1-6.

Pretzsch H., Spellmann H. - 1992 : Untersuchung der Struktur und Wuchsdynamik von Buchen-Douglasien Mischbestände. Document interne de la N.F.V. 4 p.

Prevosto B. - 1999 : Analyse fonctionnelle des boisements spontanés et modélisation de leur développement. Application aux peuplements de *Betula pendula (Roth.)* et *Pinus sylvestris (L.)* en moyenne montagne volcanique (La Chaîne des Puys, Massif Central). Thèse, Aix-Marseille III. 198 p.

Prigogine I., Stengers I. - 1979 : La nouvelle alliance. Gallimard. 439 p.

Pukkala T. - 1989 : Methods to describe the competition process in a tree stand. Scandinavian Journal of Forest Research, 4 : 187-202.

Pukkala T., Kolström T., Miina J. - 1994 : A method for predicting tree dimensions in scots pine and norway spruce stands. Forest Ecology and Management, 65 : 123-124.

Puri S., Singh V., Bhushan B., Singh S. - 1994 : Biomass production and distribution of roots in three stands of populus deltoides. Forest Ecology and Management, 65 : 135-147.

Ramade F. - 1993 : Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Edisciences internationnal. 822 p.

Rameau J.C., Mansion D., Dumé G. - 1989 : Flore Forestière française : guide écologique illustré (tome 1 : plaines et collines). IDF. 1780 p.

Rathbun S.L., Cressie N. - 1994 : A space-time survival point process for a longleaf pine forest in Southern Georgia. Journal of the American Statistical Association, 89 (428) : 1164-1171.

Reader R.J., Bonser S.P., Duralia T.E., Bricker B.D. - 1995 : Interspecific variation in tree seedling establishment in canopy gaps in relation to tree density. Journal of Vegetation Science, 6 : 609-614.

Reineke L.H. - 1933 : Perfecting a stand-density index for even-aged forests. Journal of Agricultural Research, 46 (7) : 627-638.

Reynolds H.L., Pacala S.W. - 1993 : An analytical treatment of root-to-shoot ratio and plant competition for soil nutrient and light. The American Naturalist, 141 : 51-70.

Reynolds J.F., Leadley P.W. - 1992 : Modeling the response of artic plants to changing climate. in Artic Ecosystems in a changing climate, an ecophysiological perspective. Academic Press. inc. 413-438.

Riat E. - 1997 : Distribution spatiale des Calanus et rôle dans la recolonisation des espaces ouverts (chablis) en forêt sempervirente humide de basse altitude, Karnataka, Inde. Rapport de DESS, Paris XII. 57 p.

Ripley B.D. - 1976 : The second order analysis of stationnary point process. Journal of applied probability, 13 : 255-266.

Ripley B.D. - 1977 : Modelling spatial patterns. Journal of the royal statistical society, B 39 : 172-212.

Ripley B.D. - 1979a : Simulating spatial patterns : dependent samples from a multivariate density. Applied Statistics, 28 : 109-112.

Ripley B.D. - 1979b : Test of "randomness" for spatial point process. Journal of the royal statistical society, B 41 (3) : 368-374.

Ripley R.D. - 1979c : The analysis of geographical maps. in Exploratory and explanatory statistical analysis of spatial data. Cornelis P.A. Bartels and Ronald H. Ketellapper editors. University of Groningen. 54-71.

Ripley B.D. - 1981 : Spatial statistics. Wiley, New York. 250 p.

Ripley B.D. - 1982 : Edge effects in spatial stochastic processes. in Bo Ranneby ed : Statistics in Theory and Practice, Swedish University of Agricultural Sciences, Section of Forest Biometry, Umea, Sweden. 247-262.

Ripley B.D. - 1983 : Computer generation of random variables : a tutorial. International Statistical Review, 51 : 301-319.

Rowlingson B.S., Diggle P.J. - 1993 : Splancs - spatial point pattern analysis code in S-plus. Computers and Goesciences, 19 : 627-655.

Rullier-Breval B. - 1985 : Croissance d'un taillis de châtaignier après coupe. Etude au cours des trois premières années. Thèse, Orsay. 155 p.

Särkkä A. - 1995 : Pseudo-likelihood Approach for Gibbs point Processes in connection with field observations. Statistics, 26 : 89-97.

Särkkä A., Tomppo E. - 1998 : Modelling interactions between trees by means of field observations. Forest Ecology and Management, 108 (1-2) : 57-62.

Scarcelli P. - 1996 : Le "bois sacré" de Tolbiac. Libération, 17 janvier 1996 : p.7.

Schoener T.W. - 1986 : Mechanistic approaches to community ecology : a new reductionism. The American Naturalist, 26 : 81-106.

Schütz J.P. - 1989 : Zum Problem der Konkurrenz in Mischbeständen. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 140 (12) : 1069-1083.

Seynave I. - 1999 : Analyse de la structure de deux peuplements mélangés équiennes : la Sapinière Hêtraie et la Chênaie Hêtraie dans le Nord Est de la France. Analyse de la dynamique de la structure dans la Sapinière Hêtraie. Thèse, ENGREF. 200 p.

Shao G., Shugart H.H. - 1997 : A compatible growth-density stand model derived from a distance-dependant individual tree model. Forest Science, 43 (3) : 443-446.

Silvertown J., Holtier S., Johnson J., Dale P. - 1992 : Cellular automaton models of interspecific competition for space : the effect of pattern on process. Journal of Ecology, 80 : 527 - 534.

Skovsgaard J.P., Johannsen V.K. - 1996 : Modelling regeneration success and early growth of forest stands. Proceedings from the IUFRO conference, held in Copenhagen, 10-13 june 1996. Edited by J.P. Skovsgaard & V.K. Johannsen. Ministry of environment and energy. Danish forest and landscape research institute.

Spellmann H. - 1992 : Concepts for mixed stand studies. Proceedings from the IUFRO conference, held in Berlin-Eberswalde, 1992. 10 p.

Sterba H., Moser M., Hasenauer H., Monserud R.A. - 1995 : PROGNAUS. Ein abstandsunabhängiger Wachstumssimulator für ungleichaltrige Mischbestände. in D.V.F.F. sektion Ertragskunde, Jahrestagung vom 29-31 mai 1995. 173-183.

Stern M.R. - 1998 : Arbres en liberté. La fosse aux ours, Lyon. 124 p.

Stoyan D. - 1987 : Statistical analysis of spatial point process : a soft-core model and cross correlations of marks. Biometrical Journal, 29 : 971-980.

Stoyan D., Benes V. - 1991 : Anisotropy analysis for particule systems. Journal of Microscopy, 164 pt 2 : 159-168.

Stoyan D., Kendall W.S., Mecke J. - 1995 : Stochastic geometry and its applications. Wiley, New York. 436 p.

Szwagrzyk J. - 1990 : Natural regeneration of forest related to the spatial structure of trees : a study of two forest communities in western Carpathians, Southern Poland. Vegetatio, 89 : 11-22.

Talkkari A., Hypén H. - 1996 : Development and assessment of a gap-type model to predict the effects of climate change on forests based on spatial forest data. Forest Ecology and Management, 83 : 217-228.

Tatsuhara S.- 1999 : Modelling volume growth for two-storied stands. In : Proceedings of the IUFRO workshop, Empirical and process based models for forest tree

and stand growth simulation, 20-26 September 1997, Oeiras, Portugal. AnaAmaro & Margarida Tomé (Ed.). Novas Tecnologias. 383-400.

Thiéry J.M., d'Herbès J.M., Valentin C. - 1995 : A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. Journal of Ecology, 83 : 497-507.

Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., Olivier J.M. - 1997 : ADE 4 : a multivariate analysis and graphical display software. Statistics and Computing, 7 : 75-83.

Tilman D. - 1977 : Ressource competition between planktonic algae : an experimental and theoretical approach. Ecology, 58 : 338-348.

Tilman D. - 1982 : Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.

Tilman G.D. - 1985 : The resource-ratio hypothesis of plant succession. The American Naturalist, 125 : 827-852.

Tilman D. - 1987 : Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. Ecological Monographs, 57 (3) : 189-214.

Tilman D. - 1990 : Mechanisms of plant competition for nutrients : the elements of a predictive theory of competition. in Perspectives on plant competition; J.B. Grace & D. Tilman eds, Academic, London. 117-141.

Tilman D. - 1993 : Species richness of experimental productivity gradients : how important is colonization limitation ? Ecology, 74 (8) : 2179-2191.

Tilman D. - 1994 : Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology, 75 (1) : 2-16.

Tilman D., El Haddi A. - 1992 : Drought and biodiversity in grasslands. Oecologia, 89 : 257-264.

Tilman D., Pacala S. - 1993 : The maintenance of species richness in plant communities. in R.E. Ricklefs and D. Schluter (Eds.) Species Diversity in Ecological Communities. University of Chicago Press, Chicago. 13-25.

Tolkien J.R.R. - 1966 : The Lord of the Ring. George Allen & Unwin Ltd. 1278 p.

Tomassone R., Dervin C., Masson J.P. - 1993 : Biométrie : Modélisation de phénomènes biologiques. Masson, Paris. 553 p.

Tomé M., Burkhart H.E. - 1989 : Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. Forest Science, 35 : 816-831.

Tomppo E. - 1986 : Models and Methods for analysing spatial patterns of trees. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae n°138. The Finnish forest research institute Helsinki, Finland. 65 p.

Traissac S. - 1998a : Approches de la dynamique des structures spatiales horizontales en forêt. Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 32 p.

Traissac S. - 1998b : Etude de la dynamique de la répartition spatiale de *Vouacapoua americana (Aublet)*, arbre de forêt tropicale Guyanaise. Rapport technique de DEA, Lyon I. 29 p.

Trichon V. - 1997 : Hétérogénéité spatiale d'une forêt tropicale humide de Sumatra : effet de la topographie sur la structure floristique. Annales des sciences Forestières, 54 (5) : 431-446.

Ung C-H., Raulier F., Ouellet D., Dhôte J-F. - 1997 : L'indice de compétition interindividuelle de Schütz. Canadian Journal of Forest Research, 27 : 521-526.

Van Baren B., Hilgen P. - 1984 : Structuur en Dynamiek in La Tillaie, een ongrstoord beukenbos in het bosgebied van Fontainebleau. Rapport du Rijkinstituut voor Natuurbeheer Leersum. 120 p.

Vanclay J.K., Skovsgaard J.P. - 1997 : Evaluating forest growth models. Ecological Modelling, 98 : 1-12.

Vejre H., Hoppe C. - 1998 : Distribution of Ca, K, Mg, and P in acid forest soils in plantations of *Picea abies* - Evidence of the Base-pump effect. Scandinavian Journal of Forest Research, 13 : 265-273.

Venet J. - 1975 : Le massif forestier de Haye. Support de cours, ENGREF. 49 p.

Vivien J. - 1984 : Les vieilles écorces de la Tillaie. La voix de la forêt, 1984/2 : 21-23.

Vogt K.A., Vogt D.J., Moore E.E., Sprugel D.G. - 1989 : Methodological considerations in measuring biomass, production, respiration and nutrient resorption for tree roots in natural ecosystems. chap 12 in J.G. Torrey and L.J. Winship (eds), Applications of continuous and steady state methods to root biology. Kluwer Academic Publisher 1989. 217-232.

Voltera V. - 1926 : Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature, 118 : 558-60.

Voltera V. - 1928 : Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. J. Cons. Int. Explor. Mer. III, Vol. 1. Reprinted in : R.N. Chapman [ed.] Animal Ecology. McGraw-Hill, New York. 1931.

von Bertalanffy L. - 1973 : Théorie générale des systèmes. Dunod, Paris. 296 p.

Ward J.S., Parker G.R., Ferrandino F.J. - 1996 : Long-term spatial dynamics in old growth deciduous forest. Forest Ecology and Management, 83 : 189-202.

Weiner J. - 1986 : How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. Ecology, 67 : 1425-1427.

Williams M. - 1996 : A three-dimensional model of forest development and competition. Ecological Modelling, 89 : 73-98.

Windhager - 1999 : Vergleich von vier Wachstumsimulator : BWIN, SILVA, MOSE und PROGNAUS. Conférence à l'université forestière de Freiburg, le 28/10/99.

Wu H.-I., Sharpe P.J.H., Walker J., Penridge L.K. - 1985 : Ecological field theory : a spatial analysis of resource interference among plants. Ecological Modelling, 29 : 215-243.

Wykoff W.R., Crookston N.L., Stage A.R. - 1982 : User's guide to the stand prognosis model. U.S. Dept. of Agriculture. Forest service. Intermountain forest and range experiment station Ogden, Utah. 112 p.

Yoccoz N.G. - 1999 : Evolution de l'utilisation des statistiques : quelques réflexions sur le rôle des modèles. Natures, Sciences, Sociétés, 7 (4) : 14-18.

Yoshida T., Kamitani T. - 1997 : The stand dynamics of a mixed coppice forest of shade tolerant and intermediate species. Forest Ecology and Management, 95 : 35-43.

Zinke P.J. - 1962 : The pattern of influence of individual trees on soil properties Ecology, 43 : 130-133.

Zobi I.C. - 1997 : Analyse de la répartition spatiale des arbres dans la réserve biologique intégrale de la Tillaie (forêt de Fontainebleau). Rapport de stage, ENGREF. 26 p.

Zobi I.C. - 1998 : Modèles de mortalité dans les peuplements ligneux et relation avec les répartitions spatiales. Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 30 p.

Et si, à la fin, j'ai réussi à vous communiquer un peu de mon amour des arbres, j'aurai le coeur plus léger.

Stern, 1998.

Il y a un érable... je crois qu'il m'a apprivoisé...
Ifs, mai 1991.

ENGREF

Laboratoire de Recherche en Sciences Forestières
Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers
Nancy

Cemagref

Laboratoire d'Ingénierie des Systèmes Complexes
Clermont-Ferrand

n° d'ordre : _____

Thèse

pour obtenir le grade de

Docteur de l'ENGREF
Discipline : Sciences Forestières

présentée et soutenue publiquement par

François GOREAUD

le 6 avril 2000, à l'ENGREF Nancy.

Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes.

Tome 2 : Annexes

JURY

M. Jean-Pierre Pascal,	Président
Mme. Moira Mugglestone,	Rapporteur
M. Gilles Yoccoz,	Rapporteur
M. Guillaume Deffuant,	Examinateur
M. François Houllier,	Examinateur
M. Michel Loreau,	Examinateur
M. Claude Millier,	Directeur de thèse

Annexes.

Hui Tseu dit à Tchouang Tseu :

- Je connais un arbre gigantesque nommé Chou dont le tronc est très noueux, et les branches sont si tordues que les fils à plomb sont inutiles. Cet arbre est au bord d'une route, mais aucun charpentier ne l'honore ne serait-ce que d'un regard. Vos paroles sont semblables à cet arbre : solennelles et peu pratiques.
Qui peut vous croire?

- Avez-vous vu le renard et le chat sauvage ? Pour attraper leur proie, ils bondissent et courent avec agilité, puis tombent dans un piège et meurent. Tandis que le yack possède un corps immense qui ressemble à un nuage, mais il est incapable d'attraper un rat. Au lieu de vous plaindre de l'immense arbre que vous jugez inutile, entourez-le d'un grand parc qui vous offrira confort et bien être. Puisque l'arbre n'est pas utile personne ne viendra l'abattre. Il n'est alors plus besoin de s'en préoccuper.

Tchouang Tseu, in Chung, 1993.

Un arbre inutile, mais très pratique, en forêt de Lamotte-Beuvron (juillet 1996).

Table des matières.

AVANT PROPOS **5**

RÉSUMÉ. 7
ABSTRACT. 8
REMERCIEMENTS. 9
THÈSE : MODE D'EMPLOI. 11
TABLE DES MATIÈRES. 13

INTRODUCTION. **17**

001. Les peuplements complexes, un enjeu socio-économique. *19*
002. Un enjeu scientifique prioritaire : connaître et modéliser les interactions entre arbres. *21*
003. Enjeu épistémologique : instaurer un dialogue entre la dendrométrie et l'écologie théorique. *23*
004. Objectif de la thèse. *25*
005. Stratégie. *25*

I. SI LES ARBRES ÉTAIENT DES POINTS... ..... **27**

10. INTRODUCTION. 29
11. DE LA FORÊT AUX PROCESSUS PONCTUELS. 31
110. Introduction *31*
111. La notion d'individu en forêt : l'arbre qui cache le peuplement ? *32*
112. Semis de points et processus ponctuels. *35*
113. Application à la simulation de peuplements virtuels. *39*
114. Bilan *44*
12. COMMENT DÉCRIRE UNE STRUCTURE SPATIALE ? 45
120. Introduction. *45*
121. Quelles méthodes pour analyser une structure spatiale ? *46*
122. Les fonctions K(r) (Ripley) et L(r) (Besag). *49*
123. Comment interpréter la fonction L(r) en terme de structure ? *54*
124. La fonction L(r) est un bon outil pour décrire la structure spatiale d'un peuplement réel. *62*
125. Bilan. *65*
13. COMMENT LA STRUCTURE ÉVOLUE-T-ELLE AU COURS DU TEMPS ? 67
130. Introduction. *67*
131. La structure spatiale d'un peuplement évolue au cours du temps sous l'effet des processus naturels. *68*
132. Comment modéliser l'évolution de la structure spatiale ? *72*
133. L'analyse de la structure spatiale peut-elle nous permettre d'apprendre quelque chose des processus naturels qui la génèrent ? *77*
134. Bilan. *79*
14. UN EXEMPLE D'APPLICATION À L'ÉVALUATION DE MODÈLES D'ÉCLAIRCIE-MORTALITÉ. 81
140. Introduction. *81*
141. Comment différents modes d'éclaircies ont-elles fait évoluer la structure spatiale dans le dispositif de Lamotte-Beuvron ? *82*
142. Comment modéliser simplement ces éclaircies ? *85*
143. La structure spatiale, critère d'évaluation. *89*
144. Bilan. *95*
15. COMMENT AJUSTER UN MODÈLE DE MORTALITÉ SUR DES DONNÉES DE STRUCTURE SPATIALE ? 97
150. Introduction. *97*
151. Quelle est la structure spatiale des arbres morts à la Tillaie ? *98*
152. Comment modéliser cette structure spatiale ? *101*
153. Comment construire un vrai modèle de mortalité ? *106*
154. Bilan. *110*
16. BILAN GÉNÉRAL. 111

II. QUAND L'ESPÈCE ET LA TAILLE VARIENT. **113**

20. INTRODUCTION. 115
21. QUELLES VARIABLES AJOUTER ? 117
210. Introduction. *117*
211. L'arbre est un élément complexe. *118*
212. Le formalisme des processus ponctuels marqués est adapté aux peuplements complexes. *121*
213. Comment simuler des peuplements complexes virtuels ? *125*
214. Bilan. *130*

22. CES VARIABLES SE STRUCTURENT DANS L'ESPACE. 131
220. Introduction. *131*
221. La fonction intertype $L_{1.2}(r)$ permet de décrire la structure spatiale du mélange. *132*
222. La structure spatiale de la circonférence des arbres peut être décrite par une fonction $K_{COR}(r)$. *140*
223. La fonction intertype peut également caractériser la structure de la circonférence. *146*
224. Bilan. *150*
23. CES VARIABLES ÉVOLUENT AVEC LE TEMPS... 151
230. Introduction. *151*
231. Comment décrire l'évolution de la structure spatiale d'un semis marqué ? *152*
232. Quelques notions clef sur la croissance et la compétition. *155*
233. Les forestiers utilisent des modèles dendrométriques. *162*
234. En écologie, on trouve des modèles plus théoriques. *168*
235. Vers un lien entre écologie et dendrométrie ? *175*
236. Bilan. *178*
24. COMMENT MODÉLISER LE MÉLANGE D'ESPÈCES : UNE PREMIÈRE APPROCHE DENDROMÉTRIQUE. 179
240. Introduction. *179*
241. Les peuplements mélangés posent des problèmes spécifiques : l'exemple du mélange chêne et hêtre. *180*
242. L'exemple du mélange chêne et hêtre nous incite à poser une question écologique spécifique des peuplements mélangés. *184*
243. Un premier modèle dendrométrique s'avère insuffisant pour répondre à notre question. *186*
244. Bilan. *191*
25. VERS UN MODÈLE PLUS THÉORIQUE. 193
250. Introduction. *193*
251. Pour rendre compte de la coexistence : spatialiser l'accès aux ressources. *194*
252. Je propose un modèle de compétition spatialement explicite. *201*
253. Comment se comporte le modèle dans des cas très simples ? *205*
254. Limites de ce modèle, et extensions possibles. *210*
255. Bilan. *219*
26. LA STRUCTURE SPATIALE PEUT-ELLE FAVORISER LA SURVIE EN MÉLANGE D'UNE ESPÈCE MOINS COMPÉTITIVE? 221
260. Introduction. *221*
261. Quels paramètres pour les simulations dans le cas bispécifique ? *222*
262. Comment la structure spatiale du peuplement influence-t-elle l'évolution du mélange? *227*
263. Comment, inversement, la dynamique du système fait-elle évoluer la structure spatiale du peuplement ? *239*
264. La dynamique des agrégats joue un rôle important dans la survie de l'espèce moins compétitive. .. *243*
265. Bilan *247*
27. LES MODÈLES DENDROMÉTRIQUES PEUVENT SERVIR À PRÉCISER CERTAINS PARAMÈTRES. 249
270. Introduction. *249*
271. Comment estimer la portée des interactions entre arbres ? *250*
272. Comment confronter les hypothèses de compétition et de coopération ? *259*
273. Bilan. *264*
28. BILAN GÉNÉRAL. 265

III. LA STRUCTURE D'UN PEUPLEMENT FORESTIER N'EST PAS TOUJOURS HOMOGÈNE... 269

30. INTRODUCTION. 271
31. POUR UN PEUPLEMENT FORESTIER RÉEL, LA NOTION D'HÉTÉROGÉNÉITÉ N'EST PAS LA MÊME QUE CELLE DÉFINIE POUR UN PROCESSUS PONCTUEL. 273
310. Introduction. *273*
311. Les processus ponctuels peuvent modéliser des structures spatiales hétérogènes. *274*
312. La spécificité des peuplements forestiers rend difficile l'usage de la définition de l'hétérogénéité au sens des processus ponctuels. *278*
313. Comment définir l'hétérogénéité pour un peuplement réel ? *282*
314. Comment différencier un semis homogène d'un semis hétérogène ? *288*
315. Bilan. *294*
32. QUELQUES RÉFLEXIONS SUR L'INTÉRÊT DE PRENDRE EN COMPTE, MÊME TRÈS SIMPLEMENT, UNE HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA STRUCTURE SPATIALE. 295
320. Introduction. *295*
321. Comment décrire grossièrement la structure spatiale d'un peuplement hétérogène ? *296*
322. Comment intégrer très simplement une éventuelle hétérogénéité dans un modèle de croissance ? .. *308*
323. Bilan. *314*
33. BILAN GÉNÉRAL. 315

IV. DISCUSSION ET PERSPECTIVES. **317**

400. Introduction. *319*
401. Quels sont les apports de l'analyse de la structure spatiale à l'étude des peuplements complexes ? *320*
402. Comment prendre en compte la structure spatiale dans le travail de modélisation ? *330*
403. Quelques autres pistes pour faire évoluer les modèles dendrométriques. *334*

CONCLUSION. **339**

BIBLIOGRAPHIE. **341**

ANNEXES. **365**

TABLE DES MATIÈRES. 367

ANNEXES A : NOTATIONS ET INDEX. **371**

ANNEXE A1 : NOTATIONS. 373
A1.1. Notations de la partie I. *374*
A1.2. Notations de la partie II. *375*
A13. Notations de la partie III. *379*
ANNEXE A2 : LEXIQUE ET INDEX. 381

ANNEXES B : DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX. **409**

ANNEXE B1 : DISPOSITIF DU BEAU POIRIER. 411
ANNEXE B2 : DISPOSITIF DE LAMOTTE-BEUVRON. 415
ANNEXE B3 : RÉSERVE INTÉGRALE DE LA TILLAIE. 419
ANNEXE B4 : LISTE DES APPLICATIONS RÉALISÉES SUR LES DISPOSITIFS. 423

ANNEXES C : DÉVELOPPEMENTS MATHÉMATIQUES. **425**

ANNEXE C1 : CALCUL DES CORRECTIONS DES EFFETS DE BORD. 427
C11. Principe du calcul. *427*
C12. Cas d'un domaine circulaire. *429*
C13. Cas d'un domaine rectangulaire. *430*
C14. Cas d'un domaine de forme complexe. *432*
ANNEXE C2 : MONTRONS QUE "UN PROCESSUS DE MORTALITÉ COMPLÈTEMENT ALÉATOIRE NE MODIFIE PAS, EN MOYENNE, LA STRUCTURE SPATIALE D'UN PEUPLEMENT". 435
ANNEXE C3 : CALCUL DE G(R) POUR UN PROCESSUS DE NEYMAN-SCOTT. 437
C31. Calculons tout d'abord la fonction $g_1(r)$ correspondant à un seul agrégat. *437*
C32. Calculons maintenant la fonction g(r) pour un processus de Neyman-Scott. *439*
ANNEXE C4 : CALCUL DE G(R) POUR UN PROCESSUS DOUBLEMENT AGRÉGATIF. 441
ANNEXE C5 : CALCUL DES ÉTATS D'ÉQUILIBRE (STABLES) DU MODÈLE DÉFINI AU SOUS-CHAPITRE (234). 443
C51. Quels sont les états d'équilibre de ce système ? *443*
C52. Rappel sur la stabilité d'un état d'équilibre. *444*
C53. Quelle est la stabilité des états d'équilibre de notre modèle ? *445*
ANNEXE C6 : DÉTAILS DU MODÈLE DE HUSTON & DEANGELIS 449
ANNEXE C7 : CALCUL DES ÉTATS D'ÉQUILIBRE (STABLES) DU MODÈLE DÉFINI AU SOUS-CHAPITRE (251). 451
C71. Quels sont les états d'équilibre de ce système ? *451*
C72. Expression de la condition de stabilité globale. *453*
C73. Condition de stabilité individuelle. *455*
C74. Avec ces conditions de stabilité individuelles, on peut montrer qu'il existe au plus un état d'équilibre stable pour le système. *457*
ANNEXE C8 : RECHERCHONS LES ÉTATS D'ÉQUILIBRE (STABLES) DU MODÈLE DÉFINI AU SOUS-CHAPITRE (252). 461
C81. Quels sont les états d'équilibre de ce système ? *461*
C82. Expression de la condition de stabilité globale. *463*
C83. Condition de stabilité individuelle. *464*

ANNEXES D : LISTINGS INFORMATIQUES. **467**

ANNEXE D1 : QUELQUES ROUTINES DE SIMULATION DE PEUPLEMENTS VIRTUELS. 469
D11 : Simulation de nombres pseudo-aléatoires. *469*
D12. Routines pour simuler des processus ponctuels. *471*
D13. Routines pour simuler des processus ponctuels marqués. *474*
D14. Routines pour simuler des semis hétérogènes. *480*
ANNEXE D2 : ROUTINES D'ESTIMATION DE LA FONCTION L(R). 483

D21. Cas d'un domaine d'étude rectangulaire..... *483*
D22 : Cas d'un domaine d'étude de forme complexe...... *488*
ANNEXE D3 : SIMULATION DE MORTALITÉ OU D'ÉCLAICIE. 501
D31. Routines de simulation de mortalité ou d'éclaircie proprement dites...... *501*
D32. Estimation des valeurs moyennes de L(r) sur plusieurs répétitions d'un processus de mortalité...... *506*
D33. Estimation des intervalles de confiance de L(r) pour le semis des arbres survivants à d'un processus de mortalité...... *507*
ANNEXE D4 : ROUTINES D'ESTIMATION DE LA FONCTION $L_{1.2}$(R)..... 509
D41. Cas d'un domaine d'étude rectangulaire..... *509*
D42 : Cas d'un domaine d'étude de forme complexe...... *513*
ANNEXE D5 : ROUTINES D'ESTIMATION DE LA FONCTION K_{COR}(R)..... 517
ANNEXE D6 : ROUTINES DE CALCUL DES INDICES DE COMPÉTITION. 521
ANNEXE D7 : PROGRAMME DE SIMULATION DU MODÈLE THÉORIQUE..... 523

Annexes A : Notations et index.

- Il faut être très patient, répondit le renard. Tu t'assoiras d'abord un peu loin de moi, comme ça, dans l'herbe. Je te regarderai du coin de l'oeil, et tu ne diras rien. Le langage est source de malentendus. Mais, chaque jour, tu pourras t'asseoir un peu plus près...

Antoine de Saint-Exupéry, 1946.

Je te regarderai du coin de l'oeil... La Palud sur Verdon, mars 1994.

Annexe A1 : Notations.

Cette Annexe regroupe l'ensemble des notations utilisées dans les trois premières parties du mémoire, classées pour chaque partie par ordre alphabétique. Le cas échéant, j'ai regroupé les notations spécifiques aux modèles théoriques ou dendrométriques. Chaque notation est suivie du numéro de paragraphe où elle a été introduite, puis d'une brève définition.

Pour simplifier les notations, j'ai généralement écrit Z à la place de $\hat{Z}$ pour désigner l'estimation des variables aléatoires correspondants aux différentes fonctions d'analyse de la structure spatiale (K(r), L(r), etc.).

A1.1. Notations de la partie I.

A_i, Bj	(111.6) : Les arbres n° i et j.
C_{ij}	(122.4) : Cercle centré sur i et passant par j.
D	(112.4) : Surface du domaine d'étude.
dS	(112.4) : Région de l'espace élémentaire, et mesure de sa surface.
dx, dy	(113.4) : Coordonnées d'une position relative.
$E(N_{ag},R)$	(152.2) : Fonction d'erreur pour la méthode des moindres carrés.
f(r)	(113.5) : Fonction de coût pour un processus de Gibbs.
$g((x_1,y_1),(x_2,y_2))$	(112.4) : Fonction densité de paires de points, dans le cas général.
g(r)	(112.4) : Fonction densité de paires de points, dans le cas homogène isotrope.
IC 1%	(123.2) : Dans les figures, label des courbes de l'intervalle de confiance local à 1%.
K(r)	(121.2) : Fonction de Ripley.
k_{ij}	(122.3) : Facteur de correction des effets de bord.
[L-,L+]	(123.2) : Intervalle de confiance global.
[Lic-,Lic+]	(123.1) : Intervalle de confiance local de la fonction L(r).
L(r)	(112.2) : Fonction transformée construite à partir de la fonction de Ripley.
N	(111.5) : Nombre de points ou d'arbres dans le domaine d'étude.
N_{ag}	(113.4) : Nombre d'agrégats.
$N_{arbresmorts}$	(152.3) : Nombre d'arbres morts.
N_{fils}	(113.4) : Nombre de points fils dans un agrégat.
NORME	(132.4) : Coefficient de normalisation du modèle logistique.
N(S)	(112.5) : Nombre de points dans la surface S.
N_{sim}	(123.1) : Nombre de simulations.
$N_{trouées}$	(132.3) : Nombre de trouées.
n(R)	(132.4) : Nombre de voisins dans un disque de rayon R fixé.
P	(112.2) : Un processus ponctuel.
Ps	(132.2) : Probabilité de survie.
R	(113.3) : Rayon d'un agrégat, d'un cercle, d'un disque, d'une trouée...
R_{max}	(152.2) : Valeur maximale des rayons des agrégats.
r	(partout) : Une distance caractéristique à laquelle on observe un phénomène. r est utilisé comme variable muette pour les différentes fonctions d'analyse de la structure spatiale.
S	(112.5) : Région de l'espace quelconque, et mesure de sa surface.
(xi,yi)	(111.5) : Les coordonnées du point i d'un semis, ou de l'arbre n° i d'un peuplement.
α	(123.1) : Risque de première espèce.
α,β	(132.4) : Paramètres du modèle logistique.
□(x,y)	(112.4) : Densité (propriété de premier ordre) d'un processus ponctuel, cas général.
λ	(112.4) : Densité d'un processus ponctuel homogène.
λ	(112.5) : Intensité d'un processus ponctuel de Poisson.

A1.2. Notations de la partie II.

A12.1. Notations générales.

A_i, A_j	(211.3) : Arbres n° i et j.
C, C’	(222.1) : Variables muettes pour désigner la circonférence.
$\overline{C}$	(222.1) : Valeur moyenne de la circonférence.
C_i	(211.3) : Circonférence à 1.30 m de l’arbre A_i.
COR(r)	(222.1) : Fonction corrélogramme (pour la circonférence ou pour une variable quantitative Q quelconque).
$COV(Z_i,Z_j)$	(222.1) : Covariance des variables aléatoires Z_i et Z_j.
E(Z)	(222.1) : Espérance de la variable aléatoire Z.
e_i	(211.3) : Espèce de l’arbre A_i.
e_i, e_j	(221.6) : Deux espèces quelconques.
e_1, e_2	(212.4) : Deux espèces quelconques.
e_1	(212.4) : Espèce la plus compétitive.
e_2	(212.4) : Espèce la moins compétitive.
$f(r, e_1, e_2, C_1, C_2)$	(213.4) : Pour un processus de Gibbs, fonction de coût associée à la présence de deux arbres d’espèce e_1, e_2, de taille C_1, C_2, séparés par la distance r.
$\overline{G}$	(233.2) : Valeur moyenne de la surface terrière des arbres du peuplement.
G_i	(211.3) : Surface terrière à 1.30 m de l’arbre A_i.
$g_M(r, m, m')$	(212.3) : Propriété de second ordre de la marque M.
H_i	(211.4) : Hauteur de l’arbre A_i.
$K_{COR}(r)$	(222.2) : Extension de la fonction de Ripley au corrélogramme d’une marque quantitative.
$K_{i.j}(r)$	(221.6) : Extension de la fonction de Ripley au mélange d'espèces e_i et e_j.
$K_{1.2}(r)$	(221.1) : Extension de la fonction de Ripley au mélange d'espèce e_1 et e_2.
$K_F(r)$	(222.6) : Extension de la fonction de Ripley à une fonction quelconque F.
$K_{VAR}(r)$	(222.6) : Extension de la fonction de Ripley au variogramme.
k_{ij}	(221.1) : Coefficient de correction des effets de bord.
$L_i(r)$	(221.6) : Fonction de L(r) calculée sur la sous-population des arbres d’espèce e_i.
$L_{i.j}(r)$	(221.6) : Fonction intertype entre les espèces e_i et e_j.
$L_{s.g}(r)$	(221.7) : Fonction intertype entre les arbres sains et les arbres gélifs.
$L_{1.2}(r)$	(221.2) : Fonction intertype entre les espèces e_1 et e_2.
$L_{67.90}(r)$	(221.7) : Fonction intertype entre les arbres morts lors de la tempête de 1967 et ceux morts lors de la tempête de 1990.
$L_{C.H}(r)$	(221.5) : Fonction intertype entre le chêne et le hêtre.
$L_{D.d}(r)$	(223.3) : Fonction intertype entre les arbres Dominants et les arbres dominés.
$L_{J.V}(r)$	(223.2) : Fonction intertype entre une sous-population d’arbres jeunes et une sous-population d’arbres vieux.
$L_{Ps.Chât}(r)$	(221.5) : Fonction intertype entre le pin sylvestre et le châtaignier.
LB_1 … LB_4	(271.2) : Echantillons de 250 arbres du dispositif de Lamotte-Beuvron.
LB_{11} … LB_{14}	(271.3) : Echantillons de 200 arbres dominés ($C \leq$ 36 cm) du dispositif de Lamotte-Beuvron.
LB_{21} … LB_{24}	(271.3) : Echantillons de 200 arbres intermédiaires ($C \in$ [48, 51 cm]) du dispositif de Lamotte-Beuvron.

LB_{31} … LB_{34}	(271.3) : Echantillons de 200 arbres dominants (C≥ 64 cm) du dispositif de Lamotte-Beuvron.
M	(212.3) : Variable muette pour désigner la marque d'un processus ponctuel marqué.
m, m'	(212.3) : Variables muettes pour désigner la valeur de la marque M.
m_i	(212.3) : Valeur de la marque M pour l'arbre A_i.
N	(211.3) : Nombre d'arbres dans un peuplement.
N	(233.2) : Densité du peuplement (nombre d'arbres par hectare).
N_1, N_2	(221.1) : Nombre d'arbres d'espèce e_1 et e_2.
$N_{i.C}(R)$	(272.1) : Nombre de chênes à moins de R m de l'arbre A_i.
N_r	(222.2) : Nombre de couples de points à distance inférieure à r.
N_{sim}	(221.3) : Nombre de simulations.
$ng_i(R)$	(233.4) : Indice de compétition, calculé pour l'arbre A_i, égal à la somme des surfaces terrières des arbres à moins de R mètres.
$ng_i(k)$	(271.6) : Indice de compétition, calculé pour l'arbre A_i, égal à la somme des surfaces terrières des arbres situés dans la couronne $V_4(k)$.
$ng_{i.C}(R)$	(243.3) : Indice de compétition, calculé pour l'arbre A_i, égal à la somme des surfaces terrières des chênes à moins de R mètres.
$ng_{i.H}(R)$	(243.3) : Indice de compétition, calculé pour l'arbre A_i, égal à la somme des surfaces terrières des hêtres à moins de R mètres.
$ng_{i.PS}(R)$	(272.2) : Indice de compétition, calculé pour l'arbre A_i, égal à la somme des surfaces terrières des pins sylvestres à moins de R mètres.
$ng_{i.Chât}(R)$	(272.2) : Indice de compétition, calculé pour l'arbre A_i, égal à la somme des surfaces terrières des châtaigniers à moins de R mètres.
P1... P5	(262.2) : Peuplements virtuels bispécifiques de structures très variées, utilisés comme conditions initiales pour les simulations du modèle théorique.
Q	(221.7) : Variable muette pour désigner une variable qualitative quelconque.
Q'	(222.5) : Variable muette pour désigner une variable quantitative quelconque.
q_1 … q_n	(221.7) : Valeurs de la variable Q.
R	(233.4) : Portée des interactions entre arbres.
R^2	(223.4) : Coefficient de détermination des régressions.
R_i	(211.3) : Rayon à 1.30 m de l'arbre A_i.
r	: Variable muette pour désigner une distance.
SH_i	(211.4) : Surface de houppier de l'arbre A_i.
SP_1, SP_2	(212.5) : Deux sous-populations quelconques.
$V_1(R)$	(253.3) : Type de voisinage simple mettant en interaction un arbre avec tous ses voisins distants de moins de R mètres.
$V_2(n)$	(253.3) : Type de voisinage simple mettant en interaction un arbre avec ses n plus proches voisins.
$V_3(R)$	(253.3) : Type de voisinage dans lequel la force de l'interaction décroît selon la distance entre arbres, et s'annule pour la distance R.
$V_4(k)$	(271.6) : Type de voisinage mettant en interaction un arbre et ses voisins situés dans une couronne, à distance comprise entre (k+1) et k.
VAR(Z)	(222.1) : Variance de la variable aléatoire Z.
x_i, y_i	(211.3) : Coordonnées de l'arbre A_i dans le plan horizontal.
α	(221.3) : Risque de première espèce.
α, β	(233.3) : Paramètres du modèle de croissance arbre (233.d).
α, β, γ	(223.4) : Paramètres du modèle de croissance arbre dépendant des distances.

α_1, α_2 (233.2) : Paramètres d'un modèle.
α_C, β_C, γ_C, δ_C (243.3) : Paramètres du modèle de croissance arbre dépendant des distances pour les chênes (243.d).
α_H, β_H, γ_H, δ_H (243.3) : Paramètres du modèle de croissance arbre dépendant des distances pour les hêtres (243.d).
ΔC_i (211.3) : Accroissement en circonférence de l'arbre A_i.
ΔG_i (211.3) : Accroissement en surface terrière de l'arbre A_i.
$\Delta G_{i(C)}$ (243.3) : Accroissement individuelle en surface terrière pour les chênes.
$\Delta G_{i(H)}$ (243.3) : Accroissement individuelle en surface terrière pour les hêtres.
θ_k (271.6) : Intensité de l'interaction avec les voisins situés dans la couronne $V_4(k)$.
λ (221.1) : Densité totale du peuplement.
λ_1, λ_2 (221.1) : Densité des arbres d'espèce e_1 et e_2.
$\lambda_M(m)$ (212.3) : Propriété de premier ordre de la marque M.

A12.2. Notations spécifiques aux modèles théoriques.

A_i, A_j (234.3) : Compartiment biomasse active de l'arbre n° i (respectivement j).
a_i (234.5) : Paramètre du modèle de production de biomasse, mesure de la capacité de l'arbre à utiliser la ressource de l'arbre A_i.
B_i (254.1) : Compartiment représentant le duramen.
b_i (234.5) : Paramètre du modèle de perte de ressource pour l'arbre A_i.
$c_{chêne}$ (242.1) : Valeur du paramètre c_i pour le chêne.
$c_{hêtre}$ (242.1) : Valeur du paramètre c_i pour le hêtre.
c_i (234.5) : Paramètre du modèle d'évolution de la biomasse active, mesure de la compétitivité de l'arbre A_i.
c_1 (253.4) : Valeur du paramètre c_i pour l'espèce compétitive e_1.
c_2 (253.4) : Valeur du paramètre c_i pour l'espèce moins compétitive e_2.
C_0 (234.3) : Une mesure de la fertilité du site.
C_0' (272.1) : Paramètre du modèle d'apport de ressource pour le compartiment S_p.
C_i^{bary} (252.3) : Paramètre de la condition de survie pour le modèle (252.e).
$\overline{C_1}^{bary}$ (253.4) : Valeur moyenne de C_1^{bary} pour les arbres morts d'espèce e_1.
$\overline{C_2}^{bary}$ (253.4) : Valeur moyenne de C_2^{bary} pour les arbres morts d'espèce e_2.
$C(Z)$ (234.4) : Concentration des ressources dans le compartiment Z.
$C^*(L_i)$ (251.5) : Etat d'équilibre de $C(L_i)$.
C^*_{seuil} (251.5) : Paramètre de la condition de survie pour le modèle (251.g).
$C^*(S_G)$ (234.7) : Etat d'équilibre de $C(S_G)$.
$d(i,j)$ (253.3) : Distance entre les arbres A_i et A_j.
e_{ij} (252.2) : Quantité de ressource reçue par le compartiment L_i en provenance du compartiment L_j.
f_i (272.1) : Paramètre du modèle de coopération entre chênes.
I_0 (254.7) : Intensité lumineuse au-dessus du couvert.
$I(L_i)$ (254.7) : Intensité lumineuse dans le compartiment L_i (dans le cas du modèle de compétition pour la lumière).
$I(z)$ (254.7) : Intensité lumineuse à la hauteur z.
i_0 (234.7) : Un indice particulier.
k (254.4) : Vitesse de transport de la ressource.
L_i, L_j (251.3) : Compartiment de sol local autour des racines de l'arbre A_i (respectivement A_j).

$N_{i.1}$	(253.4) : Nombre d'arbres d'espèce e_1 voisins de l'arbre A_i.
$\overline{N}_{i.1}$	(262.1) : Valeur moyenne de $N_{i.1}$.
$N_{i.1M}$	(253.4) : Nombre d'arbres d'espèce e_1, morts, voisins de l'arbre A_i.
$N_{i.1V}$	(253.4) : Nombre d'arbres d'espèce e_1, vivants, voisins de l'arbre A_i.
$N_{i.2M}$	(253.4) : Nombre d'arbres d'espèce e_2, morts, voisins de l'arbre A_i.
$\overline{N}_{i.2M}$	(262.1) : Valeur moyenne de $N_{i.2M}$.
$N_{i.2V}$	(253.4) : Nombre d'arbres d'espèce e_2, vivants, voisins de l'arbre A_i.
N_{max}	(253.4) : Paramètre de la condition de survie pour le modèle simplifié bispécifique : nombre maximal de voisins tolérés par l'espèce moins compétitive.
$N(Z)$	(234.4) : Quantité de ressource dans le compartiment Z.
$N^*(A_i)$	(234.7) : Etat d'équilibre de $N(A_i)$.
Q_{in}	(254.2) : Quantité de pluie ou de matière organique entrant dans le sol.
Q_{out}	(254.2) : Quantité de ressource quittant le sol par infiltration ou drainage.
q	(234.3) : Paramètre du modèle des échanges entre S_G et l'extérieur.
q_i	(251.4) : Paramètre du modèle évolution de la concentration en ressource dans le compartiment L_i.
qC_0	(234.3) : Apports de l'extérieur pour le compartiment S_G.
S_i	(254.4) : Surface d'interface entre L_i et S_G.
S_G	(234.3) : Compartiment de sol global.
S_M	(261.5) : Seuil de mortalité.
S_P	(272.1) : Compartiment de sol profond.
Sv_{ij}	(254.5) : Surface d'interaction entre les compartiments L_i et L_j.
V_i	(251.4) : Volume du compartiment L_i.
$V(Z)$	(234.4) : Volume du compartiment Z.
v	(253.3) : Valeur constante du coefficient de voisinage.
v_{ij}	(252.2) : Coefficient de voisinage entre i et j, paramètre du modèle d'échange de ressource entre les compartiments L_i et L_j.
w_{ij}	(254.5) : Paramètre du modèle d'échange de ressource entre les compartiments L_i et L_j.
Z	(234.4) : Variable muette pour représenter un compartiment.
z	(254.7) : Variable muette pour désigner la hauteur au-dessus du sol.
$\Delta^+N(A_i)$	(234.5) : Quantité de ressource reçue par le compartiment A_i, en provenance du sol.
$\Delta^-N(A_i)$	(234.5) : Quantité de ressource perdue par le compartiment A_i.
Δ^+N_{coop}	(272.1) : Quantité de ressource obtenue par le phénomène de coopération entre chênes.
$\Delta^+N(L_i)$	(251.4) : Quantité de ressource reçue par le compartiment L_i, échangée avec le compartiment S_G.
$\Delta^-N(L_i)$	(251.4) : Quantité de ressource perdue par le compartiment L_i au profit de l'arbre A_i.
$\Delta^+N(S_G)$	(234.5) : Quantité de ressource reçue par le compartiment S_G, échangée avec l'extérieur.
$\Delta^-N(S_G)$	(234.5) : Quantité de ressource perdue par le compartiment S_G au profit des compartiments A_i ou L_i (selon le modèle).
Δt	(261.4) : Pas de temps entre deux itérations du modèle simulé.

A13. Notations de la partie III.

A13.1. Notations générales.

A_i	(313.3) : Arbres n° i.
C_i	(313.3) : Circonférence à 1.30 m de l'arbre A_i.
D1, D2, D3	(313.2) : Domaines d'étude de différente taille.
dS	(311.1) : Région de l'espace élémentaire, et mesure de sa surface.
dS(x,y)	(311.1) : Région de l'espace élémentaire centrée en (x,y).
E	(313.3) : Variable muette pour représenter une échelle.
E1	(314.1) : Echelle d'étude de la structure du peuplement.
E2	(314.3) : Echelle d'échantillonnage.
E3	(314.3) : Echelle d'observation (taille caractéristique du domaine d'étude).
e_i	(313.3) : Espèce de l'arbre A_i.
F(x,y)	(313.3) : Fonction de fertilité locale.
$g((x_1,y_1),(x_2,y_2))$	(311.1) : Fonction densité de paires de points, dans le cas général.
L(r)	(313.3) : Fonction transformée construite à partir de la fonction de Ripley.
$L_{1.2}(r)$	(313.3) : Fonction intertype entre les espèces e_1 et e_2.
M	(311.1) : Variable muette pour désigner la marque d'un processus ponctuel marqué.
m	(311.1) : Variable muette pour désigner la valeur de la marque M.
$N_{réalisations}$	(311.3) : Nombre de réalisation d'un processus disponibles.
N(S)	(311.1) : Nombre de points dans la surface S.
$N_i(S)$	(311.3) : Nombre de points dans la surface S pour la réalisation i.
R	(311.3) : Rayon d'un cercle, d'un disque...
S	(311.1) : Région de l'espace quelconque, et mesure de sa surface.
(x,y)	(311.1) : Les coordonnées d'une position quelconque dans le domaine d'étude.
(x_i,y_i)	(313.1) : Les coordonnées de l'arbre A_i d'un peuplement.
□(x,y)	(311.1) : Densité (propriété de premier ordre) d'un processus ponctuel, cas général.
□dS(x,y)	(314.1) : Fonction densité locale d'un semis de points, calculée sur une fenêtre d'échantillonnage dS.
λ	(311.1) : Densité d'un processus ponctuel homogène.
$\lambda_M(x,y,m)$	(212.3) : Propriété de premier ordre de la marque M.

A13.2. Notations spécifiques aux modèles dendrométriques.

G_i	(322.1) : Surface terrière à 1.30 m de l'arbre A_i.
R^2	(223.4) : Coefficient de détermination des régressions.
α, β	(322.1) : Paramètres du modèle de croissance arbre (322.b).
ΔG_i	(322.1) : Accroissement en surface terrière de l'arbre A_i.

A13.2. Notations spécifiques aux modèles théoriques.

A_i, A_j	(322.3) : Compartiment biomasse active de l'arbre n° i (respectivement j).
a_i	(322.3) : Paramètre du modèle de production de biomasse, mesure de la capacité de l'arbre à utiliser la ressource de l'arbre A_i.
c_i	(322.3) : Paramètre du modèle d'évolution de la biomasse active, mesure de la compétitivité de l'arbre A_i.
c_1	(322.3) : Valeur du paramètre c_i pour l'espèce compétitive e_1.
c_2	(322.3) : Valeur du paramètre c_i pour l'espèce moins compétitive e_2.
C_0	(322.3) : Une mesure de la fertilité du site.
C_i^{bary}	(322.3) : Paramètre de la condition de survie pour le modèle (252.e).
$C(S_G)$	(322.3) : Concentration des ressources dans le compartiment S_G.
e_1	(322.3) : Espèce la plus compétitive.
e_2	(322.3) : Espèce la moins compétitive.
L_i, L_j	(322.3) : Compartiment de sol local autour des racines de l'arbre A_i (respectivement A_j).
$N(A_i)$	(234.4) : Quantité de ressource dans le compartiment A_i.
$N^*(A_i)$	(322.3) : Etat d'équilibre de $N(A_i)$.
P1	(322.3) : Peuplement virtuel bispécifique utilisé comme conditions initiales pour les simulations du modèle théorique.
q	(234.3) : Paramètre du modèle des échanges entre S_G et l'extérieur.
q_i	(251.4) : Paramètre du modèle évolution de la concentration en ressource dans le compartiment L_i.
qC_0	(234.3) : Apports de l'extérieur pour le compartiment S_G.
S_G	(234.3) : Compartiment de sol global.
v_{ij}	(252.2) : Coefficient de voisinage entre i et j, paramètre du modèle d'échange de ressource entre les compartiments L_i et L_j.

Annexe A2 : Lexique et Index.

J'ai regroupé dans cette annexe, par ordre alphabétique, les termes techniques, les mots clefs et les différentes expressions utilisés dans ce mémoire. Chaque entrée est suivie des principaux numéros de paragraphe où elle a été définie ou utilisée. Je propose ensuite une brève définition. Les expressions spécifiques à ce travail de thèse sont précédés d'un astérisque (*). Pour les autres termes, la définition est inspirée de la littérature, et en particulier de Delpech et al. (1985), Ramade (1993), Dubourdieu (1997).

Accroissement (d'une variable quantitative) : 211.3; 230; 231.1; 231.2; 231.3; 232.2; 233.3; 241.4; 243.3; 244; 254.2; 254.4; 261.1; 261.4; 271.2; 272.2; 321.6;
Mesure, sur une variable quantitative (par exemple la hauteur ou la surface terrière), de la croissance de l'arbre pour une période donnée.

Agrégat (en forêt) : 124.1; 131.2; 151.4; 153.5; 241.5; 242.2; 264; 312.3; 313.2;
Ensemble d'arbres très proches. Selon les auteurs et selon la taille de l'agrégat, on peut trouver d'autres termes, par exemple "bouquet", "agrégat" et "plaques" (Collinet, 1997) ou "groupes", "bouquets" et "parquets" (Bastien, 1997).

Agrégat (pour un semis de points) : 113.4; 113.5; 123.4; 132.3; 152.1; 152.3; 152.5; 153.4; 262.2; 262.6; 262.7; 262.8; 263.2; 311.3; 312.1; 312.2; 313.4; 314.1;
Ensemble de points très proches.

Ajustement (d'un modèle) : 133.3; 142.2; 142.3; 152.4; 153.1; 233.3; 236; 243.2; 243.3; 271.2; 272.2; 28; 322.1;
Opération qui consiste à estimer les paramètres d'un modèle à partir de données (par exemple par la méthode des moindres carrés).

Allométrie : 233.3; 235.3; 403.1;
Corrélation simple, de type $y = x^{\alpha}$, entre deux variables biologiques.

Aménagement : 001.3;
Etude et document sur lesquels s'appuie la gestion d'une forêt.

Analyse de tige : 232.1;
Analyse de l'accroissement des cernes pour différentes rondelles prélevées tout le long d'un tronc, de façon à décrire la dynamique des profils de tige au cours de la vie d'un arbre.

Anémochore : 131.2;
Une plante anémochore est une plante dont les graines sont dispersées par le vent.

Anisotropie (d'un processus ponctuel) : 112.2; 121.2; 143.5; 253.3;
Un processus est dit anisotrope si ses propriétés varient avec l'orientation de l'espace.

Apex : 232.1;
Bourgeon terminal de l'arbre.

Arbre d'avenir : 002.1; 111.1; 131.4; 141.1; 141.2; 142.1; 142.3; 142.4; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 222.4; 223.3; 401.5;

Dans un peuplement forestier géré, les arbres d'avenir (ou arbres objectif, ou arbres de place) sont des arbres choisis à un stade précoce, essentiellement selon des critères de vigueur et de qualité, qu'on souhaite améliorer et exploiter à la fin du cycle de gestion de la parcelle. La sylviculture est orientée à leur profit. Généralement ils sont identifiés par une marque de peinture visible.

(*) Arbre central (d'un agrégat) : 264.2; 264.3; 264.4;

Arbre situé au centre d'un agrégat, en contact seulement avec les autres arbres de l'agrégat.

(*) Arbre intermédiaire (d'un agrégat) : 264.2; 264.3; 264.4;

Arbre dont la position est intermédiaire entre un arbre central et un arbre périphérique.

(*) Arbre périphérique (d'un agrégat) : 264.2; 264.3; 264.4; 265; 28;

Arbre situé à la bordure d'un agrégat, en interface avec le reste du peuplement.

Attraction (pour deux sous-populations) : 121.2; 212.5

On dit qu'il y a attraction entre deux sous-populations SP_1 et SP_2 quand le nombre de points de la sous-population SP_2 autour des points de la sous-population SP_1 est plus élevé que sous l'hypothèse d'indépendance.

Attraction (pour deux valeurs d'une marque) : 121.2; 212.4; 213.4; 221.2; 222.3;

Pour un processus ponctuel marqué et une marque qualitative (comme l'espèce), on parle d'attraction lorsque deux valeurs différentes de la marque ont tendance à être plus proches en moyenne que dans le cas d'une répartition aléatoire.

Attraction (processus de Gibbs) : 113.5; 123.5; 213.4; 213.5; 221.4; 222.3;

Pour un processus de Gibbs, on parle d'attraction pour les valeurs négatives de la fonction de coût, qui entraînent généralement le regroupement de points en agrégats.

(*) Attraction interspécifique : 212.5; 213.4; 214; 221.2; 221.4; 262.2; 262.5; 262.7; 262.8; 28;

Attraction entre les sous-populations correspondant à des espèces différentes.

Aubier : 234.4; 235.3; 254.1; 255; 403.3;

Zone externe du bois, formée de cellules vivantes et actives.

Autochore : 131.2;

Une plante autochore est une plante dont les graines sont dispersées par la plante elle-même, le plus souvent par un système d'expulsion lié au dessèchement des fruits.

Autoéclaircie : 230; 232; 232.4; 233.1; 233.2; 234.9; 235.3; 254.1; 262.4; 403.2;

Phénomène de régulation de la densité des peuplements denses par mortalité naturelle.

Barochore : 131.2;

Une plante barochore est une plante dont les graines tombent à terre sous l'effet de la pesanteur.

Bas-fond : 321.3;

Zone topographique basse de faible déclivité, inondée ou saisonnièrement inondable.

Biogroupe : 232.7; 241.5; 243.3;
Petit groupe d'arbres proches les uns des autres et en interaction de coopération.

Biomasse (d'un arbre) : 211.1; 232.1; 232.2; 233.3; 234.3; 234.4; 234.7; 253.3; 254.1; 254.5; 403.3;
Ensemble de la matière vivante ou lignifiée contenue dans un arbre. Mesure de cette quantité.

(*) Biomasse active : 234.4; 234.5; 234.7; 234.9; 235.3; 244; 251.3; 251.4; 251.5; 251.7; 251.8; 252.2; 254.1; 254.2; 254.3; 254.6; 255; 261.1; 261.5; 262.3; 262.4; 262.7; 264.3; 264.4; 272.1; 322.3; 403.2; 403.3;
Partie de la biomasse qui contribue au développement de l'arbre, par exemple le feuillage, l'aubier, les racines, par opposition au duramen.

Biomasse foliaire : 211.1; 234.4; 254.1; 254.2;
Ensemble de la matière vivante contenue dans le feuillage. Mesure de cette quantité.

Bispécifique : 253.4; 255; 260; 261; 261.1; 261.4;
Qui concerne deux espèces.

Bouquet d'arbres : 131.2; 131.4
Petit agrégat d'arbres (de l'ordre de quelques mètres).

Brin de régénération : 111.2; 241.3;
Jeune arbre de taille inférieure à un seuil fixé (par exemple 10 cm de diamètre), appelé seuil de recrutement.

Brin de taillis : 111.1; 111.3; 221.5;
Tige issue d'un rejet de souche.

(*) Capacité de survie (d'un arbre) : 253.4;
Caractérisation des conditions écologiques dans lesquelles un arbre peut survivre.

Carotte : 232.1;
Echantillon cylindrique retiré de l'arbre, sur lequel on peut mesurer les cernes.

Carré gréco-latin : 124.1; 141.1
Plan expérimental permettant l'étude de deux facteurs comportant chacun n modalités. Le dispositif correspondant est constitué d'un carré de n*n placeaux, dont les propriétés sont définies de telle sorte que chaque ligne et chaque colonne contienne une et une seule fois chaque modalité des deux facteurs.

Cerne : 005.1; 005.3; 10; 122.3; 123.2; 142.3; 143.5; 143.6; 151.1; 211.4; 224; 232.1; 244; 251.3; 262.5; 401.1; 401.2;
Portion de bois correspondant à la croissance radiale d'une année.

Chablis : 131.3; 132.1; 151.2; 151.4; 261.5; 402.5; 403.3;
Arbre accidentellement renversé, déraciné ou cassé, le plus souvent sous l'effet d'agents climatiques, vent, neige, etc.

Chênaie :
Peuplement forestier constitué principalement de chênes.

(*) Clairière : 151.2; 151.4; 152.4; 152.5;
Ouverture dans un peuplement forestier, due à la mort d'arbres voisins dont les houppiers étaient connexes ou imbriqués.

Climacique : 241.1;
Qui correspond à l'état de climax.

Climax : 241.1;
Stade d'équilibre (relatif) d'un écosystème, conditionné par le climat et/ou le sol.

Codominant (arbre codominant) : 211.1; 223.3; 232.3;
Statut social des arbres légèrement plus petits que les arbres dominants. Ils sont en général également bien développés.

Coefficient de détermination : 271.1; 271.2; 271.3; 271.5; 271.6; 272.2; 314.3;
Le coefficient de détermination R^2 mesure la part de variance d'un jeu de données expliquée par un modèle. Il peut servir de critère d'évaluation.

Coefficient de détermination corrigé : 233.3; 233.4; 243.2; 243.3; 262.5; 271.2; 271.3; 271.4; 271.5; 272.2; 314.3;
Lorsque le coefficient de détermination est calculé sur les données qui ont servi à ajuster le modèle, le résultat est biaisé. Le coefficient corrigé est calculé pour corriger ce biais.

Compétition (mesurée sur la croissance) : 002.1; 002.2; 003.1; 122.4; 131.2; 131.3; 132.1; 132.4; 133.2; 133.3; 211.4; 222.6; 224; 230; 232; 232.1; 232.2; 232.3; 232.4; 232.5; 232.6; 232.7; 233; 233.3; 233.4; 233.5; 234.2; 234.3; 234.5; 234.7; 234.8; 234.9; 235.3; 236; 241.2; 241.4; 241.5; 242.1; 242.3; 243.1; 243.3; 243.4; 244; 250; 251.1; 251.3; 251.5; 251.7; 251.8; 252; 252.1; 252.4; 253.2; 253.3; 253.4; 254.1; 254.5; 254.6; 254.7; 255; 260; 261.2; 261.3; 262.1; 262.3; 262.8; 263.2; 263.4; 264.1; 264.3; 264.4; 265; 270; 271; 271.1; 271.2; 271.3; 271.5; 271.6; 272; 272.1; 272.2; 28; 313.1; 313.2; 313.3; 321.6; 322.2; 401.1; 401.3; 401.4; 401.7; 402.1; 402.4; 403.1; 403.3; 5;
Processus naturel par lequel la croissance d'un individu A_i est diminuée par la présence d'un individu A_j, par exemple lorsque A_j utilise une partie des ressources potentielles de A_i.

Compétition asymétrique : 003.3; 232.3; 233.3; 241.1; 254.7;
On dit que la compétition entre deux arbres A_i et A_j est asymétrique si l'effet de A_i sur A_j est très différent de l'effet de A_j sur A_i.

Compétition interspécifique : 232.5; 233.3; 241.5; 242.3; 243.1; 243.3; 244; 253.4; 254.6; 264.3; 264.4; 272.1; 313.1;
Compétition entre arbres d'espèces différentes.

Compétition intraspécifique : 232.3; 234.9; 254.1; 254.6; 272.2;
Compétition entre arbres de la même espèce.

Compétition symétrique : 003.3; 232.3; 254.5;
On dit que la compétition entre deux arbres A_i et A_j est symétrique si l'effet de A_i sur A_j est comparable à l'effet de A_j sur A_i.

Composition spécifique : 211.2; 231.3; 313.1; 322.1;
Liste (et éventuellement fréquence) des espèces présentes dans un peuplement.

(*) Condition de survie (d'une espèce moins compétitive) : 243.1; 250; 251.6; 251.7; 252.4; 253.1; 253.3; 253.4; 254.1; 254.5; 255; 260; 261.3; 262.1; 262.5; 262.6; 262.7; 262.8; 263.3; 264.2; 264.3; 264.4; 270; 28; 401.1;
Condition, portant sur le voisinage, qui doit être vérifiée pour qu'une espèce moins compétitive puisse survivre.

Coopération : 232.7; 270; 272; 272.1; 272.2; 28;
Processus naturel par lequel la croissance d'un individu A_i est augmentée par la présence d'un individu A_j.

Corrélation : 212.4; 214; 222; 222.1; 222.2; 222.3; 222.4; 222.5; 223.2; 231.2; 233.3; 243.3; 254.1; 262.5; 272.1; 272.2; 273; 322.2;
La corrélation entre deux variables aléatoire mesure le lien statistique entre les réalisations de ces variables.

Corrélogramme (ou autocorrélogramme) : 220; 222; 222.1; 222.2; 222.5; 222.6; 223.3; 224;
Le corrélogramme d'une variable quantitative Q caractérise, pour plusieurs distances r, la corrélation moyenne entre les mesures de cette variable pour deux points distants de r. Il décrit donc la répartition spatiale des valeurs de Q. Lorsque les valeurs de Q de points proches ont tendance à être plus proches entre elles, on parle de corrélation positive. Inversement, si les valeurs de Q de points proches ont tendance à avoir des valeurs très éloignées, on parle de corrélation négative

Coupe de régénération : 131.4**;**
Ouverture du peuplement par des éclaircies d'intensité et de forme variables pour diminuer le couvert et favoriser le développement de la régénération.

Couvert forestier : 111.1; 131.2; 151.2; 241.3; 241.4; 311.2
Proportion de la surface couverte par la projection verticale des feuilles des arbres.

Croissance : 001.3; 002.1; 002.2; 002.3; 003.2; 111.3; 113.1; 122.4; 130; 131; 131.6; 133.1; 134; 143.5; 211.1; 211.3; 211.4; 213.5; 222.6; 223.3; 230; 231.1; 231.2; 231.3; 232; 232.1; 232.2; 232.3; 232.7; 233; 233.1; 233.2; 233.3; 233.4; 234; 234.1; 234.4; 234.7; 235; 235.1; 235.2; 236; 241.4; 241.5; 242.1; 242.3; 243.1; 243.2; 243.3; 244; 251.1; 251.4; 251.6; 251.7; 251.8; 252.4; 254.1; 254.3; 254.6; 254.7; 255; 261.4; 262.3; 263.1; 263.2; 263.5; 264.1; 264.3; 270; 271; 271.1; 271.2; 271.3; 271.4; 271.6; 272.1; 272.2; 273; 28; 313.1; 313.2; 321.2; 321.6; 322; 322.1; 322.2; 322.3; 401.1; 401.2; 401.3; 401.4; 402.3; 402.4; 402.7; 403.1; 403.3; 403.4;
Processus naturel par lequel un arbre utilise des ressources pour augmenter sa biomasse. Par extension : mesure de ce processus par l'accroissement d'une variable particulière.

CSR (Complete Spatial Randomness) : 112.5;
Voir Hypothèse de répartition spatiale complètement aléatoire.

Cycles biogéochimiques : 234.2;
Caractérisation des stocks et des flux des différents éléments chimiques dans les compartiments de l'écosystème et du sol.

Dendrométricien : 002.1; 002.2; 003.2; 003.3; 111.2; 113.1; 211.4; 233.1; 233.3; 235.1; 401.1; 401.5; 403.4;
Chercheur en dendrométrie.

Dendrométrie : 001.3; 003; 003.2; 005; 111.3; 20; 210; 211.1; 230; 233.1; 235; 236; 251.8; 403.2;
Science de la mesure des arbres, qui s'occupe également de la prédiction du volume des peuplements et de l'accroissement des arbres (voir Pardé & Bouchon, 1988).

Densité (pour un peuplement ou un semis de points) : 002.1; 111.2; 113.1; 123.1; 124.1; 153.3; 213.2; 221.1; 232.4; 233.2; 261.2; 263.2; 264.2; 271.2; 313.2; 401.2; 403.4;
Nombre d'arbres par hectare.

Densité (pour un processus ponctuel) : 112.2; 112.3; 112.4; 113.2; 121.3; 122.1; 122.2; 123.2; 152.3; 152.5; 153.3; 311.1;
Espérance du nombre de points par unité de surface.

Densité locale ou valeur locale de la densité (d'un processus ponctuel) : 112.4; 311.1; 311.2; 311.3; 312.1; 312.2; 313.3; 401.2;
La valeur locale de la densité (ou densité locale) d'un processus ponctuel à la position (x,y), notée $\lambda(x, y)$, est égale à l'espérance du nombre de points par unité de surface dans une surface élémentaire centrée en (x,y) (équation 311.a).

(*) Densité locale (d'un semis de point ou d'un peuplement) : 132.1; 132.4; 134; 142.1; 142.3; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 253.3; 264.4; 311.2; 313.1; 313.2; 313.3; 313.4; 314.1; 314.2; 314.3; 314.4; 314.5; 315; 321.3; 321.4; 321.5; 321.6; 322.1; 322.2; 401.2; 401.7;
La densité locale d'un semis de points à la position (x,y), notée $\lambda_{dS}(x, y)$, est égale au nombre de points par unité de surface dans une fenêtre d'échantillonnage dS centrée en (x, y) (équation 314.a).

Déplétion :251.2; 251.3; 251.5; 251.6; 252.1; 252.3; 253.2; 253.4; 254.1; 254.3; 254.4; 254.5; 254.7; 261.1; 322.3;
Diminution.

Détourage (d'un arbre) : 002.1;
Eclaircie autour d'un arbre, réalisée dans l'objectif d'améliorer ses conditions de croissance.

Diagramme d'Ellenberg : 232.5; 241.2;
Représentation de la niche écologique d'une espèce sur les axes du niveau d'humidité et du niveau trophique (Ellenberg, 1996).

Dissémination des graines : 131.2;
Propagation des graines dans l'environnement par différents moyens spécifiques (pesanteur, vent, animaux).

Dominant (arbre dominant) : 141.1; 211.1; 223.1; 223.3; 232.3; 233.2; 234.9; 241.4; 271.3; 271.5;
Statut social des arbres les plus hauts d'un peuplement. La hauteur dominante H_0 est estimée sur les 100 plus gros arbres à l'hectare.

Dominé (arbre dominé) : 141.1; 143.6; 211.1; 223.1; 223.3; 232.3; 234.7; 241.4; 241.5; 243.2; 271.3; 271.5;
Statut social des arbres dont le houppier reste sous celui des arbres dominants, en général également les moins développés.

Duramen : 234.4; 254.1; 254.2;
Zone interne du bois, inactive, formée de cellules lignifiées.

Dynamique naturelle : 151.1; 241.1;
Evolution d'un peuplement sous l'effet des processus naturels, sans intervention de l'homme.

(*) Echelle : 003.2; 005.2; 005.3; 111.6; 112.5; 113.1; 123.6; 124.1; 125; 131.3; 131.6; 133.1; 134; 151.3; 152.5; 153.4; 153.5; 211.2; 211.3; 224; 231.1; 233.2; 233.3; 234.2; 234.3; 234.5; 234.7; 235.1; 235.2; 251.2; 251.7; 252.4; 253.3; 254.1; 254.6; 261.1; 262.3; 262.4; 262.5; 264; 264.4; 265; 271.1; 313.1; 313.2; 313.3; 314.1; 314.2; 314.3; 314.4; 314.5; 315; 321.5; 322.1; 323; 33; 401.2; 401.3; 401.6; 5;
Dans ce mémoire le terme échelle est utilisé au sens de "distance caractéristique" et pas au sens des géographes. Une grande échelle correspond donc à une grande distance caractéristique.

(*) Echelle d'échantillonnage : 314.1; 314.3; 314.4; 314.5; 323;
Taille caractéristique des fenêtres d'échantillonnage.

(*) Echelle d'étude : 314.2; 315;
Distance à laquelle on souhaite étudier la répartition spatiale d'un peuplement.

(*) Echelle d'observation : 112.5; 123.6; 153.5; 234.7; 313.2; 313.3; 314.2; 314.3; 314.4; 315; 33;
Taille caractéristique du domaine d'étude.

Eclaircie : 10; 111.1; 124.1; 124.3; 131.1; 131.4; 132.1; 132.2; 132.3; 133.3; 134; 14; 140; 141; 141.1; 141.2; 142; 142.1; 142.2; 142.3; 142.4; 143; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 151.1; 153.1; 153.2; 153.4; 154; 16; 211.4; 213.5; 222.4; 223.3; 230; 231.3; 232; 232.4; 232.7; 233.1; 233.2; 234.9; 235.3; 241.5; 242.1; 243.1; 243.2; 254.1; 262.4; 263.4; 263.5; 271.2; 28; 313.1; 321.6; 401.3; 401.4; 402.4; 402.5; 403.2; 403.4;
Coupe sélective de certains arbres du peuplement, réduisant la densité et s'accompagnant généralement de la vente des bois coupés. Elle permet d'agir sur le mélange des espèces, la vigueur et la stabilité des peuplements.

Eclaircie au profit d'arbres d'avenir : 111.1; 131.4; 141.1; 141.2; 142.1; 142.3; 142.4; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 222.4; 223.3; 401.5;
Eclaircie dans laquelle les arbres coupés sont choisis essentiellement parmi les arbres voisins et compétiteurs des arbres d'avenir, dont elle cherche à améliorer les conditions de croissance.

Eclaircie mixte classique : 141.1; 141.2; 142.1; 143.5;
Eclaircie dans laquelle les arbres coupés sont choisis dans l'ensemble du peuplement.

Eclaircie par le bas : 141.1; 142.1; 143.5; 144;
Eclaircie dans laquelle les arbres coupés sont choisis parmi les arbres dominés.

Eclaircie par le haut : 141.1; 142.1; 143.5; 144; 241.5; 242.1; 28;
Eclaircie dans laquelle les arbres coupés sont choisis parmi les arbres dominants.

Ecophysiologie : 235.2;
Partie de l'écologie traitant du fonctionnement des processus physiologiques des êtres vivants sous l'interaction de facteurs écologiques tels que la lumière ou la température.

(*) Effet de bord : 112.3; 122; 122.2; 122.3; 122.4; 221.1; 222.2; 261.4; 271.4; 321.2; 321.3; 321.5; 401.4; 5;
Biais dû au fait que les domaines d'étude des semis ou des peuplements sont bornés.

(*) Effet taille : 233.3; 233.4; 243.2; 254.2; 271.3;
Nom donné au fait que la croissance des arbres est d'autant plus forte que les arbres sont grands.

(*) Elément de structure : 123.5; 123.6; 125; 312.1; 312.3; 313.1; 313.2; 313.3; 314.1; 314.2; 314.3;
Notion subjective pour décrire toute partie facilement identifiable servant à décrire une structure spatiale : un agrégat, une trouée, une distance minimale, etc..

Ergodicité (d'un processus ponctuel) : 112.2; 112.6; 114; 212.2; 214; 312.3;
Un processus ponctuel est dit ergodique si la moyenne au sens probabiliste (portant sur les différentes réalisations) peut être remplacée par la moyenne spatiale sur le domaine d'étude.

Essence : 113.1; 232.5; 241.1; 241.2; 241.4; 243.2; 243.3;
Dans le vocabulaire forestier l'essence d'un arbre est son espèce.

Estimation des paramètres (d'un modèle) : 142.3; 152.3; 152.5; 271.1; 271.6; 401.7;
Utilisation d'une méthode statistique pour calculer les valeurs des paramètres d'un modèle, de façon à ce qu'il rende compte au mieux des données.

Etage principal : 232.3; 241.2; 241.3; 241.4; 241.5; 243.2; 321.6;
La strate la plus haute du peuplement.

Etat d'équilibre (d'un système dynamique) : 234.6; 234.7; 234.8; 234.9; 235.3; 251.5; 252.3; 254.1; 254.3; 254.4; 261.5; 262.3; 262.4; 262.5; 264.5;
Pour un système dynamique, un état d'équilibre est un ensemble de valeurs des différentes variables pour lesquelles le système n'évolue plus.

(*) Etat d'équilibre empirique : 262.3; 262.4; 262.5;
Valeur stable vers laquelle le modèle simulé semble converger après 10000 itérations.

Etat d'équilibre instable : 234.7;
Un état d'équilibre est dit instable si, après une petite fluctuation, la dynamique du système l'éloigne de l'équilibre.

Etat d'équilibre stable : 234.6; 234.7; 234.8; 251.5; 252.3; 254.1; 262.3; 262.4; 262.5;
Un état d'équilibre est dit stable si, après une petite fluctuation, la dynamique du système le ramène à l'équilibre.

Evaluation (d'un modèle) : 10; 133.3; 14; 140; 142.3; 143; 143.1; 144; 150; 153.3; 154; 255; 263.5; 28; 322.1; 401.3; 401.4; 402.1; 402.6; 5;
Utilisation de plusieurs critères et méthodes pour préciser les capacités d'un modèle à répondre à un objectif particulier.

Facilitation (au sens écologique) : 002.2; 131.2; 211.2; 232.7;
Processus par lequel une espèce, par son action sur l'écosystème, facilite l'installation et le développement d'autres espèces.

Fenêtre d'échantillonnage : 311.3; 312.1; 314.1; 314.2; 314.3;
Surface élémentaire utilisée pour estimer la propriété locale d'un processus ou d'un semis de points.

Fermeture du peuplement (ou du couvert) : 241.3; 241.4;
Diminution de la lumière au sol suite au développement naturel des houppiers des arbres après une éclaircie.

(*) Fertilité : 131.3; 224; 232.1; 233.1; 233.2; 234.7; 244; 254.6; 271.2; 313.2; 313.3; 321.6; 322.2; 322.3; 401.2; 403.1;
Capacité de production d'un sol ou d'un milieu.
Dans les modèles théoriques, j'ai séparé, peut être artificiellement, deux aspects de la fertilité : d'une part les conditions globales de croissance (sol, climat), qui influencent les valeurs des coefficients c_i, et pour lesquelles j'utilise le terme "station", et d'autre part la quantité de ressources disponibles, pour un site et une période donnés, qui correspond au coefficient C_0.

(*) Fonction de coût : 113.5; 123.5; 213.4;
Fonction utilisée pour définir un processus de Gibbs, souvent appelée potentiel d'interaction de paire, par analogie avec les interactions entre particules en physique. Je préfère éviter ce terme, qui ne doit pas être confondu avec le terme interaction dans son sens écologique.

Fonction de densité de paires de points : 112.4; 122.1; 152.2; 311.1;
La fonction densité de paires de points g(r) caractérise la probabilité de trouver, pour un semis donné, deux points à distance r.

(*) Fonction de fertilité locale : 313.3; 401.2;
Toute fonction F(x,y) permettant de représenter les variations de la fertilité locale.

Fonction de Ripley : 005.2; 10; 112.2; 121; 121.1; 121.2; 122; 221.1; 222; 222.2; 253.3; 261.4; 30; 401.2;
La fonction de Ripley K(r) caractérise, à plusieurs distances r simultanément, la structure spatiale d'un semis de points.

Fonction g(r) : 112.4; 122.1; 152.2; 221.7; 222.2;
voir Fonction de densité de paires de points.

Fonction intertype : 220; 221; 221.1; 221.2; 221.4; 221.5; 221.6; 221.7; 223; 223.1; 223.2; 223.3; 224; 231.2; 233.5; 262.1; 262.2; 263.1; 263.3; 263.5; 28; 321.5; 401.1; 401.2;
La fonction intertype $L_{1.2}(R)$ caractérise, à plusieurs distances r simultanément, la structure spatiale relative d'une sous-population « 1 » par rapport à une sous-population

« 2 ». C'est une version modifiée, plus simple à interpréter, de la fonction $K_{1.2}(R)$. On peut aussi la considérer comme une extension, pour les semis marqués, de la fonction L(R).

Fonction K(r) : 121.2; 121.3; 122; 122.1; 122.2; 122.3; 122.4; 122.5; 125; 152.2; 221.1; 221.2; 222.2; 233.5; 401.1; 401.2;
voir Fonction de Ripley.

(*) Fonction $K_{COR}(r)$: 222.3; 222.4;
La fonction $K_{COR}(r)$ caractérise, à plusieurs distances r simultanément, la corrélation moyenne entre les valeurs d'une marque quantitative pour deux arbres à distance inférieure à r. Elle décrit donc la structure spatiale de la marque.

Fonction $K_{1.2}(R)$: 221.1; 221.2; 233.5;
La fonction $K_{1.2}(R)$ caractérise, à plusieurs distances r simultanément, la structure spatiale relative d'une sous-population "1" par rapport à une sous-population "2". C'est une extension, pour les semis marqués, de la fonction de Ripley K(r).

Fonction L(r) : 121.3; 122; 122.5; 123; 123.1; 123.2; 123.3; 123.4; 123.5; 123.6; 124; 124.1; 124.2; 124.3; 125; 130; 131; 131.5; 131.6; 132.1; 132.2; 132.3; 132.4; 133.3; 134; 141; 141.2; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 151.3; 151.4; 152.1; 152.2; 152.3; 152.4; 152.5; 153.3; 153.4; 16; 220; 221; 221.2; 221.3; 221.4; 221.5; 221.6; 222.2; 222.3; 223.4; 224; 231.2; 233.5; 263.1; 263.2; 28; 312.3; 313.4; 314.2; 321.1; 321.2; 321.3; 321.5; 401.2; 401.3; 401.4; 401.7; 402.1; 402.2; 402.3; 402.6; 5;
La fonction L(r) est une version modifiée, plus simple à interpréter, de la fonction K(r). Elle caractérise, à plusieurs distances r simultanément, la structure spatiale d'un semis de points.

Fonction $L_{1.2}(R)$: 220; 221; 221.2; 221.3; 221.4; 221.6; 221.7; 222.2; 223; 223.1; 223.4; 224; 231.2; 233.5; 28; 312.3; 313.4; 321.1; 321.2; 321.5; 401.1; 401.2; 401.3; 401.7; 402.1; 402.3; 5;
Voir Fonction intertype.

Fonction logistique : 132.4; 142.3; 143.5
Une fonction adaptée aux modèles de survie.

Fonctionnement hydrodynamique des sols : 313.1; 321.3;
Influence de la nature des sols sur le drainage et la rétention de l'eau.

Forêt gérée : 124.3; 232.4; 243.1; 254.1;
Forêt soumise à une gestion humaine, avec différentes opérations sylvicoles et en particulier des éclaircies.

Forêt naturelle : 124.2; 151.1; 241.2;
Forêt qui n'a pas été sensiblement modifiée par l'homme.

Fourche : 111.1; 111.2; 111.3; 143.6
Partie d'un arbre où le tronc se divise en deux tiges de taille similaire.

Futaie :
Type de peuplement constitué d'arbres issus de graines, destinés à atteindre un plein développement avant d'être exploités.

Gap model : 131.3; 151.2; 151.4
Modèle de dynamique forestière basé sur l'ouverture de trouées.

Gélivure : 211.4; 221.7; 224;
Défaut sur un arbre, fente causée par le gel.

GPS : 403.3;
"Global Positioning System" : outil permettant de mesurer des positions géographiques à l'aide de signaux satellites.

Hauteur dominante : 233.2;
Hauteur moyenne des 100 plus gros arbres à l'hectare.

Herbivorie : 232.6; 234.3; 251.3; 254.1;
Consommation des végétaux par les herbivores.

Hétérogénéité (d'un peuplement forestier) : 0; 005.1; 112.3; 124.3; 125; 131.3; 153.5; 154; 16; 211.2; 221.5; 222.4; 222.5; 222.6; 224; 231.2; 232.6; 243.2; 243.4; 244; 254.6; 271.2; 273; 28; 30; 31; 310; 312; 312.3; 313; 313.1; 313.2; 313.3; 313.4; 314; 314.2; 314.3; 314.5; 315; 32; 320; 321.1; 321.2; 321.3; 321.4; 321.5; 321.6; 322; 322.1; 322.2; 322.3; 323; 33; 401.1; 401.2; 401.5; 401.7; 402.1; 402.2; 402.4; 403.1; 403.3; 5;
Un peuplement forestier, représenté par un semis de points unique, sera considéré hétérogène si il présente des variations des valeurs locales de ses propriétés (et en particulier de la densité) à des échelles supérieures à l'échelle d'observation.

Hétérogénéité (d'un processus ponctuel) : 112.2; 30; 31; 310; 311; 311.1; 311.3; 312; 312.3; 313.2; 314.2;
Un processus ponctuel est dit hétérogène s'il n'est pas homogène, c'est-à-dire si une au moins de ses propriétés varie avec la position (x,y).

Hétérogénéité (d'un semis de point) : 123.6; 312.2; 312.3; 313.3; 314.2; 314.3; 314.4; 315;
Un semis de points unique sera considéré hétérogène si il présente des variations des valeurs locales de ses propriétés (et en particulier de la densité) à des échelles supérieures à celle du domaine de définition.

(*) Hétérogénéité (d'un peuplement) d'origine endogène : 313.1; 321.1; 401.1;
Hétérogénéité due à des facteurs internes au système étudié.

(*) Hétérogénéité (d'un peuplement) d'origine exogène : 313.1; 321.1; 321.3; 322.2; 401.1;
Hétérogénéité due à des facteurs externes au système étudié.

Hêtraie : 002.1; 241.1;
Peuplement forestier constitué principalement de hêtres.

Homogénéité (d'un processus ponctuel) : 112.2; 112.3; 114; 123.6; 125; 16; 212.2; 212.3; 214; 221.1; 222.1; 30; 310; 311.1; 312.3; 313; 313.4; 314.2; 320; 321.2; 402.2; 402.3;

Un processus est dit homogène s'il est invariant par translation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas d'un point à l'autre de l'espace.

Houppier : 111.1; 111.3; 111.4; 111.5; 111.6; 151.4; 211.1; 211.4; 214; 222.5; 222.6; 232.1; 232.2; 232.7; 233.3; 235.2; 244; 253.3; 254.7; 255; 262.8; 28; 401.3; 403.3;

Partie supérieure d'un arbre, constituée des branches et du feuillage.

Hypothèse de répartition spatiale complètement aléatoire : 112.5; 113.3; 122.1; 122.5; 123; 123.1; 123.2; 132.2; 132.3; 132.4; 141.2; 151.3; 153.5; 212.2; 221.6; 223.4; 262.7; 262.8; 263.2; 401.2; 402.3;

Hypothèse selon laquelle la position des arbres est le pur fruit du hasard, et ne dépend d'aucune contrainte.

(*) Hypothèse de représentation (d'un peuplement) : 005.1; 10; 110; 111; 111.3; 111.5; 111.6; 113.2; 114; 120; 122.3; 131.1; 131.2; 132.1; 142.1; 144; 16; 20; 210; 211; 211.3; 211.4; 212; 213; 213.1; 213.4; 214; 220; 224; 230; 231.1; 231.3; 232; 28; 30; 313.3; 33; 400; 401.2; 5;

Formalisme retenu pour décrire un peuplement.

Indépendance (de deux sous-populations) : 121.2; 212.5; 213.3; 214; 221.2; 221.3; 221.4; 221.5; 221.6; 221.7; 223.1; 223.2; 223.3; 223.4; 231.2; 262.2; 262.5; 263.3; 271.2; 314.3; 314.4; 321.5; 323;

Deux sous-populations sont indépendantes si la position des points de l'une ne dépend pas de la position des points de l'autre.

Indice de compétition : 002.1; 002.2; 122.4; 222.6; 233.3; 233.4; 233.5; 243.3; 253.3; 254.5; 271.2; 271.3; 271.5; 271.6; 28; 322.2; 401.1; 401.3; 401.4; 401.7; 402.1; 402.4; 403.1; 5;

Représentation simplifiée des conditions de compétition autour d'un arbre, par une fonction mathématique faisant généralement appel aux variables caractérisant les arbres voisins et leur distances.

Induction : 133.1; 133.2; 134;

L'induction est l'inverse de la déduction : c'est la recherche des causes à partir des conséquences.

Inhibition (au sens écologique) : 131.2; 211.2;

Processus par lequel une espèce, par son action sur l'écosystème, gêne l'installation et le développement ultérieur d'autres espèces.

Intensité (d'une éclaircie ou d'une mortalité) : 132.1; 132.2; 132.3; 132.4; 141.1; 142.1; 271.2; 403.4;

Mesure du nombre d'arbres coupés par hectare lors d'une éclaircie, ou nombre d'arbres morts par hectare pendant une période donnée.

Intensité (d'un processus de Poisson) : 112.5; 113.3;

Espérance du nombre de points par hectare.

Interaction (entre arbres) : 002; 002.2; 003.1; 111.6; 113.5; 133.1; 20; 211.2; 213.4; 221.6; 223.2; 223.4; 232.2; 232.5; 232.6; 232.7; 234.2; 243.3; 252.2; 253.3; 254.5; 261.2; 262.7; 262.8; 270; 271; 271.1; 271.2; 271.3; 271.4; 271.6; 272; 272.1; 273; 28; 314.3; 401.2; 401.3; 401.4; 401.7; 403.1; 403.2; 403.3;
Effet positif ou négatif exercé, de façon directe ou indirecte par un arbre sur un autre arbre.

Interaction interspécifique : 211.2; 232.5; 232.6; 28; 401.3;
Interaction entre arbres d'espèces différentes.

Interaction intraspécifique : 232.5; 401.3;
Interaction entre arbres de même espèce.

Intervalle de confiance : 113.3; 123.1; 123.2; 123.3; 123.4; 123.5; 123.6; 124.3; 125; 132.2; 132.3; 132.4; 141.2; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 144; 151.3; 153.3; 153.4; 153.5; 154; 16; 212.5; 213.2; 213.3; 221.3; 221.4; 221.5; 221.6; 221.7; 222.2; 222.3; 222.4; 222.5; 223.2; 223.3; 223.4; 231.2; 262.2; 263.2; 263.3; 313.4; 321.3; 321.5; 401.2; 401.3; 402.3; 402.6;
L'intervalle de confiance d'une variable aléatoire est un intervalle [IC-,IC+] dont les bornes sont calculées de telle sorte que les valeurs de cette variable aléatoire n'en sortent qu'avec une probabilité α, généralement faible.

Inventaire : 213.2; 223.1; 233.1;
Mesure des circonférences approximatives de tous les arbres d'un peuplement.

Isotropie (d'un processus ponctuel) : 112.2; 112.3; 114; 121.2; 125; 143.5; 212.2; 212.3; 214; 221.1; 253.3; 30;
Un processus est dit isotrope s'il est invariant par rotation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas avec l'orientation de l'espace.

(*) Itération : 213.4; 262.3; 262.5; 262.6; 262.7; 263.1; 263.2; 263.3; 272.1; 322.3;
Lors d'une simulation, étape de calcul élémentaire de l'évolution du modèle discrétisé au cours d'un pas de temps.

Loi d'autoéclaircie : 230; 232; 232.4; 233.1; 233.2; 234.9; 235.3; 254.1; 262.4; 403.2;
Modèle dendrométrique qui exprime la densité maximale d'un peuplement en fonction de la surface terrière moyenne des arbres.

Loi de Poisson : 112.5; 113.3; 113.4; 132.2; 152.5;
Une loi de probabilité particulière.

(*) Macro structure : 125; 152.4; 152.5;
Structure à grande échelle, par exemple à l'échelle d'un hectare ou plus.

Maille (d'une grille) : 123.3; 314.3; 314.4; 314.5; 321.4;
Unité élémentaire d'une grille.

Marque : 212.1; 212.3; 212.4; 212.5; 213.2; 213.4; 214; 221.1; 221.2; 221.3; 221.7; 222.1; 222.2; 222.3; 222.4; 222.5; 223.2; 223.3; 224; 231.1; 231.2; 231.3; 311.1; 401.2; 401.4; 401.7;
Variable associée aux points d'un semis marqué ; elle peut être qualitative (comme l'espèce) ou quantitative (comme la circonférence).

(*) Mélange chêne et hêtre : 124.3; 221.5; 240; 241; 241.1; 241.2; 241.3; 242; 242.1; 242.2; 243.2; 243.3; 244; 251.1; 251.7; 254.7; 261.1; 265; 271.2; 272.1; 272.2; 28; 314.5; 321.5; 33; 402.7;
Peuplement forestier mélangé constitué de chênes et de hêtres.

Méthode de Monte Carlo : 123.1; 213.2; 213.3; 222.2; 401.2; 402.6;
La méthode de Monte Carlo consiste à estimer une variable à partir d'un grand nombre de simulations d'un processus stochastique.

Méthode des moindres carrés : 152.2; 152.3; 152.4; 152.5; 153.2;
Outil statistique classique permettant d'estimer les paramètres d'un modèle en minimisant la somme des carrés des écarts entre les données mesurées et les prédictions.

(*) Micro structure : 125; 151.4; 152.4; 152.5
Structure à petite échelle, par exemple à l'échelle de quelques mètres.

(*) Mode d'éclaircie : 124.1; 131.4; 141; 141.1; 141.2; 143.5; 143.6; 144; 16; 222.4;
Méthode retenue pour choisir les arbres à couper lors d'une éclaircie.

Modèle : 0; 001.3; 002.1; 002.2; 002.3; 003.1; 003.3; 004; 005.1; 005.2; 10; 111.1; 111.6; 113.1; 114; 122.4; 131.2; 131.6; 132.1; 132.2; 132.3; 132.4; 133.3; 134; 14; 140; 142.1; 142.2; 142.3; 142.4; 143; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 15; 150; 152; 152.1; 152.2; 152.3; 152.4; 152.5; 153; 153.1; 153.2; 153.3; 153.4; 153.5; 154; 16; 20; 211.1; 213.5; 214; 230; 231.3; 232.7; 233; 233.1; 233.2; 233.3; 233.4; 233.5; 234; 234.1; 234.2; 234.3; 234.5; 234.7; 234.8; 234.9; 235; 235.1; 235.2; 235.3; 236; 241.4; 242.3; 243; 243.1; 243.2; 243.3; 243.4; 244; 25; 250; 251; 251.1; 251.2; 251.3; 251.4; 251.5; 251.6; 251.7; 251.8; 252; 252.1; 252.2; 252.3; 252.4; 253; 253.1; 253.2; 254; 254.1; 254.2; 254.3; 254.4; 254.5; 254.6; 254.7; 255; 260; 261; 261.1; 261.4; 261.5; 262; 262.1; 262.2; 262.3; 262.4; 262.6; 262.7; 262.8; 263; 263.2; 263.4; 263.5; 264.1; 264.3; 264.5; 265; 27; 270; 271.1; 271.2; 271.3; 271.4; 271.5; 271.6; 272; 272.1; 272.2; 273; 28; 321.6; 322; 322.1; 322.2; 322.3; 323; 33; 400; 401.1; 401.3; 401.4; 401.5; 401.7; 402.1; 402.2; 402.4; 402.5; 402.6; 402.7; 403; 403.1; 403.2; 403.3; 403.4; 5;
Représentation d'un processus ou d'un système.

Modèle à compartiment : 234.2;
Modèle dans lequel les différents éléments de l'écosystème étudié sont représentés par des compartiments dont le fonctionnement interne est supposé inconnu.

(*) Modèle composé : 322.1;
Pour un peuplement hétérogène, modèle qui comporte à la fois la définition des zones homogènes et les différents modèles et jeux de paramètres correspondant à chaque zone.

Modèle d'éclaircie : 133.3; 14; 140; 142.1; 142.2; 142.3; 142.4; 143; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 401.3; 401.4; 403.4;
Modèle construit pour représenter ou prédire quels arbres sont coupés lors d'une éclaircie.

(*) Modèle d'éclaircie-mortalité : 10; 133.3; 14; 140; 142.1; 142.2; 142.3; 142.4; 143; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 401.3;
Modèle construit pour représenter ou prédire quels arbres meurent pendant une période donnée, que ce soit par la mortalité naturelle ou par des éclaircies.

Modèle de croissance : 001.3; 002.1; 002.2; 113.1; 122.4; 131.6; 213.5; 230; 231.3; 233.1; 233.3; 233.4; 235.2; 236; 241.4; 242.3; 243.1; 243.2; 251.8; 254.3; 263.5; 270; 271.1; 271.3; 272.1; 273; 28; 322; 322.1; 322.2; 401.1; 401.3; 401.4; 402.7; 403.1; 403.3;
Modèle construit pour représenter ou prédire la croissance d'un arbre ou d'un peuplement.

Modèle (de croissance) "arbres" : 002.1; 002.2; 005.1; 111.1; 111.6; 113.1; 121.2; 131.6; 233.1; 233.3; 234.3;
Modèle de croissance qui considère l'évolution de chaque arbre du peuplement.

Modèle (de croissance) "arbres dépendant des distances" : 003.3; 233.4; 233.5; 243.3; 243.4; 244; 271.1; 271.3; 272.1; 28; 401.1; 401.3; 401.4; 401.5; 402.2; 402.4; 403.1; 5;
Modèle de croissance "arbres" pour lequel il est nécessaire de connaître la position des arbres, en particulier pour le calcul des indices de compétition.

Modèle (de croissance) "arbres indépendant des distances" : 243.2; 243.3; 244; 28;
Modèle de croissance "arbres" ne nécessitant pas la connaissance de la position des arbres.

Modèle (de croissance) "peuplement" : 001.3; 002.1; 233.1; 233.2; 233.3;
Modèle de croissance qui porte sur l'ensemble du peuplement, généralement représenté par des valeurs moyennes.

Modèle de mortalité : 10; 132.1; 132.2; 132.4; 134; 142.1; 142.4; 143.5; 144; 15; 150; 153; 153.1; 153.3; 153.4; 154; 231.3; 263.5; 402.7;
Modèle construit pour représenter ou prédire quels arbres meurent pendant une période donnée.

Modèle de régénération : 140; 401.4; 403.4;
Modèle construit pour représenter ou prédire où et en quelle quantité une régénération peut se développer pendant une période donnée.

Modèle de structure spatiale : 152.1; 152.2; 152.3; 152.4; 152.5; 402.5;
Modèle construit pour représenter et simuler la structure spatiale du peuplement.

Modèle dendrométrique : 0; 003.3; 004; 005.2; 20; 230; 233; 233.3; 234; 235.1; 235.2; 235.3; 236; 242.3; 243; 243.1; 243.2; 243.4; 244; 250; 251.1; 251.8; 255; 265; 27; 270; 272; 273; 28; 322.1; 322.2; 323; 33; 400; 401.3; 401.5; 403; 403.1; 403.2; 403.3; 5;
Modèle construit à partir de données de mesures d'arbres.

Modèle dynamique : 131.6; 133.3
Modèle construit pour représenter ou prédire l'évolution dans le temps de grandeurs caractéristiques d'un arbre ou d'un peuplement.

(*) Modèle hybride : 235.2; 403.2;
Modèle comportant à la fois des sous-modèles théoriques ou mécanistes, et des sous-modèles plus empiriques.

Modèle mécaniste : 002.2; 003.1; 131.6; 234.1; 235.2; 322.1; 322.2; 322.3; 403.1; 403.2;
Modèle construit à partir de connaissances ou d'hypothèses sur le fonctionnement du système.

Modèle spatialisé : 002.1; 002.2; 003.3; 234.3; 250; 254.1; 254.3; 254.5; 270; 28; 322.2; 401.4; 401.5; 402.4;
Modèle qui intègre le caractère localisé des objets qu'il représente.

Modèle spatialement explicite : 20; 250; 251.7; 252; 252.1; 252.4; 254.1; 254.3; 254.6; 254.7; 255; 260; 28; 322.3;
Modèle qui utilise explicitement la position ou les relations de voisinage entre les éléments du système.

Modèle statistique : 131.6; 233.3; 234.1;
Modèle construit à partir de l'analyse statistique de données.

(*) Modèle théorique : 0; 003.3; 004; 005.2; 131.2; 131.6; 142.1; 20; 230; 234; 234.1; 234.2; 234.7; 234.9; 235; 235.1; 235.2; 235.3; 236; 242.3; 25; 250; 251.1; 251.3; 251.7; 251.8; 252; 253; 254; 254.7; 255; 260; 261; 262; 262.6; 263.2; 264.1; 265; 270; 271.3; 272.1; 273; 28; 322.3; 323; 33; 401.1; 401.3; 401.4; 401.5; 402.7; 403.2; 403.3; 5;
Modèle construit à partir de raisonnements théoriques simples.
Dans ce mémoire, j'ai utilisé l'expression "modèle théorique" pour désigner plus précisément des modèles à compartiments dont on étudie la dynamique à l'aide d'équations différentielles.

Monospécifique : 003.1; 232.3; 241.1; 254.6;
Qui concerne une seule espèce.

Mortalité : 001.3; 002.3; 10; 124.2; 130; 131; 131.1; 131.2; 131.3; 131.4; 131.6; 132; 132.1; 132.2; 132.3; 132.4; 133.1; 133.3; 134; 14; 140; 142; 142.1; 142.2; 142.3; 142.4; 143; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 15; 150; 151; 151.1; 151.2; 151.3; 151.4; 152; 152.1; 152.2; 152.4; 152.5; 153; 153.1; 153.2; 153.3; 153.4; 153.5; 154; 16; 211.4; 221.7; 230; 231.1; 231.3; 232.1; 232.4; 233.2; 234.3; 234.5; 234.9; 235.3; 236; 241.4; 243.1; 244; 251.4; 254.2; 254.6; 261.5; 262.3; 262.4; 262.7; 263.1; 263.2; 263.3; 263.4; 263.5; 264.5; 28; 313.1; 322.1; 401.1; 401.2; 401.3; 401.4; 402.4; 402.7; 403.4;
Différents processus qui entraînent la mort des arbres.

Mortalité complètement aléatoire : 132.1; 132.2; 132.3; 143.2;
Processus de mortalité théorique pour lequel la probabilité de survie de chaque arbre est identique quelles que soient ses caractéristiques.

(*) Mortalité dépendant de la densité : 132.1; 132.4; 142.1; 142.3; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144;
Processus de mortalité pour lequel la probabilité de survie d'un arbre dépend de la densité locale du peuplement autour de cet arbre.

Mortalité naturelle : 131.3; 131.4; 142; 142.1; 142.2; 142.4; 143.5; 151.1; 16; 232.4; 233.2; 241.4;
Différents processus de mortalité sans intervention humaine.

Mortalité par trouées : 132.1; 132.3; 142.1; 142.4; 143.5;
Processus de mortalité théorique dans lequel les arbres morts sont regroupés et entraînent l'ouverture de trouées.

Mycorhize : 111.1; 253.2; 403.1; 403.3;
Association symbiotique entre champignons et racines.

Niche écologique : 003.1; 232.5; 241.2; 242.1;
Ensemble des conditions écologiques (pH, sol, humidité, température) dans lesquelles une espèce peut survivre.

(*) Niveau de contrainte (de compétition) : 261.3; 262.6; 264.4;
Mesure de l'intensité de la compétition.

ONF : 003.2;
Office National des Forêts, organisme chargé de la gestion des forêts domaniales.

Opération sylvicole : 131.4;
Toute opération faite par le forestier sur le peuplement.

Ouverture (dans un peuplement) : 131.2; 131.3; 131.4; 132.3; 151.2; 151.4; 152.4; 152.5; 241.3; 241.5;
Voir trouée.

Ouverture du peuplement (ou du couvert) : 131.4; 211.4; 241.3;
Eclaircie destinée à augmenter la lumière au sol.

Paradigme : 232.7; 234.8;
Ensemble des concepts et des hypothèses reconnus par une communauté.

Parcelle : 001.3; 133.2; 143.6; 153.3; 241.3; 242.1; 311.3; 312.3; 313.2; 321.3; 322.2; IV;

Division de la forêt utilisée comme cadre de référence géographique, et comme unité de gestion.

Pédologie : 321.2;
Branche de la géologie appliquée qui étudie les caractères chimiques, physiques et biologiques, l'évolution et la répartition des sols.

Pessière : 002.1; 213.5;
Peuplement d'épicéa.

Peuplement (forestier) :
Dans le vocabulaire forestier : ensemble des végétaux ligneux (essentiellement les arbres, mais aussi les arbustes) vivant en un même lieu.

(*) Peuplement (forestier) complexe : 0; 001; 001.3; 002.1; 002.3; 003.1; 004; 005; 005.2; 005.3; 10; 111.2; 16; 20; 210; 211; 211.1; 211.3; 211.4; 212; 212.1; 212.3; 213; 214; 220; 222.6; 223.4; 230; 231.3; 233.3; 236; 240; 28; 320; 400; 401; 401.2; 401.7; 402; 403.1; 403.3; 5;
Peuplement présentant un mélange d'espèces, une irrégularité en taille ou en âge, ou une hétérogénéité.

Peuplement (forestier) géré : 124.3; 131.4; 233.2; 244;
voir Forêt gérée.

Peuplement (forestier) hétérogène : 30; 310; 311; 313.4; 314.3; 315; 321; 321.1; 322; 322.1; 322.3; 323; 33; 401.2; 401.7;
Un peuplement forestier, représenté par un semis de points unique, sera considéré hétérogène si il présente des variations des valeurs locales de ses propriétés (et en particulier de la densité) à des échelles supérieures à l'échelle d'observation.

Peuplement (forestier) irrégulier : 001.2; 20; 212.3; 213.4; 223.1; 241.1;
Peuplement constitué d'arbres d'âge ou de taille très variés.

Peuplement (forestier) jardiné : 212.3; 213.2; 213.5; 223.4;
Peuplement dans lequel la gestion s’efforce de maintenir un mélange pied à pied et convenablement dosé d’arbres de tous âges et de tous diamètres.

Peuplement (forestier) mélangé : 124.3; 20; 211.2; 212.3; 212.5; 213.3; 213.4; 221.1; 221.2; 221.6; 223.4; 233.3; 240; 241; 241.1; 241.3; 241.4; 242; 242.2; 243; 243.2; 244; 254.6; 260; 262.2; 263.1; 263.5; 264.1; 272.1; 28; 313.1; 314.5; 321.5; 321.6; 401.1;
Peuplement contenant plusieurs espèces d'arbres.

Peuplement (forestier) monospécifique : 254.6;
Voir peuplement (forestier) pur.

Peuplement (forestier) pur : 001.2; 001.3; 002.1; 20; 213.2; 233.2; 241.1; 241.4; 401.2;
Peuplement constitué d'une seule espèce d'arbres.

(*) Peuplement (forestier) réel : 110; 112.1; 112.2; 113.1; 113.2; 113.3; 120; 124; 125; 140; 142.2; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 153.4; 212.1; 222.4; 224; 262.3; 264.5; 271.1; 271.6; 30; 31; 310; 312; 312.1; 313; 314; 314.5; 315; 321.1; 321.5; 33; 401.2; 401.4; 401.6; 402.5;
Peuplement qui existe vraiment, par opposition à un peuplement virtuel.

Peuplement (forestier) régulier : 111.2; 132.3; 132.4; 16; 211; 211.1; 223.1; 233.3; 241.1;
Peuplement dont les arbres ont sensiblement le même âge et la même taille.

(*) Peuplement (forestier) virtuel : 110; 113; 113.1; 113.2; 113.3; 114; 120; 123.6; 125; 132.1; 132.3; 134; 141.2; 153.3; 153.4; 16; 210; 213; 213.1; 213.2; 213.3; 213.4; 213.5; 214; 221.4; 222.3; 223.2; 223.4; 224; 261.1; 262; 262.2; 262.3; 262.5; 262.6; 262.7; 262.8; 272.1; 310; 311.2; 313.2; 314.4; 322.3; 401.4; 402.1; 402.5; 402.7; 5;
Peuplement imaginaire, construit à partir de relations entre variables et de nombres pseudo-aléatoires.

Phénoménologique : 003.2; 003.3; 211.1;
L'approche phénoménologique privilégie les phénomènes facilement mesurables.

Phytosociologie : 321.2;
Science de l'étude des associations végétales.

Pinotière : 321.3;
Bas-fond de grand taille colonisé par le palmier pinot (*Euterpe oleraceae*).

Placeau : 124.1; 125; 131.5; 140; 141; 141.1; 141.2; 142; 142.1; 142.2; 142.3; 142.4; 143; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 143.6; 144; 16; 222.4; 223.3; 224; 231.1; 231.2; 232.1; 271.2;
Petite placette, élément d'un dispositif expérimental, correspondant à un traitement.

Placette (expérimentale) : 121.2; 124.2; 124.3; 131.5; 142.4; 222.5; 223.3; 231.2; 232.3; 232.5; 233.2; 241.2; 241.3; 241.4; 241.5; 242.1; 242.2; 243; 243.2; 243.3; 244; 250; 251.1; 262.2; 263.5; 271.1; 271.4; 272.1; 273; 28; 311.3; 313.1; 313.2; 314.1; 314.5; 321.1; 321.2; 321.3; 321.4; 321.5; 321.6; 322.1; 33; 401.1; 402.7;
Zone délimitée de petite taille (la plupart du temps moins d'un ha) destinée à la recherche, dans laquelle les opérations sylvicoles sont définies par un protocole expérimental, et l'état du peuplement décrit et suivi régulièrement.

Podzols ou sols podzoliques : 241.2; 313.1;
Sols pauvres, dont humus très acide entraîne l'altération des couches supérieures et la formation de trois horizons caractéristiques : A_0 brun ou noir, A_2 cendreux et B très coloré, horizon d'accumulation des composés organiques et minéraux amorphes.

Poils absorbants : 251.2;
Eléments des racines par lesquels se produit l'absorption des ressources.

Portée des interactions : 002.2; 113.5; 20; 221.4; 222.3; 223.2; 233.4; 235.3; 243.3; 253.3; 254.2; 254.7; 262.7; 270; 271; 271.1; 271.2; 271.3; 271.4; 271.5; 271.6; 272; 273; 28; 312.2; 401.3; 401.7; 403.3;
Distance maximale à laquelle un arbre peut avoir un effet sur un arbre voisin.

Pousse annuelle : 232.1;
Segment de tronc ou de branche correspondant à l'élongation annuelle, et pouvant comporter une ou plusieurs unités de croissance.

Pratiques sylvicoles : 001.2; 111.1; 241.1; 264.1;
Succession d'opérations sylvicoles destinées à gérer un peuplement suivant un objectif particulier.

Principe d'exclusion compétitive : 003.1; 230; 232.5; 232.6; 234.8; 242.1; 251; 251.1; 251.2; 252.4; 254.1; 28;
Principe d'écologie selon lequel, lorsque plusieurs espèces sont en compétition pour une seule ressource, seule l'espèce la plus compétitive peut survivre à long terme.

Processus d'allocation : 232.1; 235.2; 403.2;
Répartition de la biomasse créée dans les feuilles vers les différents compartiments de l'arbre.

Processus naturel : 002.3; 130; 131; 132; 133; 133.1; 134; 140; 16; 230; 236; 263.1; 28; 313.1; 322.2; 401.1; 401.3; 401.6; 402.3;
Phénomènes naturels qui affectent l'évolution d'un arbre ou d'un peuplement : mortalité, régénération, croissance...

Processus ponctuel : 10; 11; 110; 112; 112.2; 112.4; 112.5; 112.6; 113; 113.2; 113.3; 113.4; 114; 122.1; 123; 130; 131.6; 132; 132.1; 132.2; 132.3; 134; 142; 142.2; 152.1; 153.1; 153.2; 153.4; 153.5; 154; 16; 210; 212; 212.2; 212.4; 213; 213.1; 214; 221.3; 231.3; 233.5; 236; 263.4; 28; 30; 31; 310; 311; 311.1; 311.2; 311.3; 312; 312.1; 312.2; 312.3; 313; 313.4; 314.2; 315; 321.1; 321.2; 33; 401.2; 401.4; 401.6; 401.7; 402.2; 402.4; 402.5; 402.7; 5;

Objet mathématique stochastique dont les réalisations sont des semis de points.

Processus ponctuel anisotrope : 112.3; 253.3;

Un processus est dit anisotrope si ses propriétés varient avec l'orientation de l'espace.

Processus ponctuel d'éclaircie : 132.1; 132.2; 132.3; 142.2; 153.1; 153.2; 153.4; 154; 16; 231.3;

Cas particulier de processus ponctuel, dont les réalisations sont définies par suppression d'un certain nombre de points à partir d'un été initial.

Processus (ponctuel) de Cox : 312.2; 313.4; 321.1; 321.4;

Processus de Poisson doublement stochastique pour lequel, pour chaque réalisation, on tire dans un premier temps de façon aléatoire les valeurs de la densité locale sur le domaine, et dans un deuxième temps la position des points en fonction de cette densité locale.

Processus (ponctuel) de Gibbs : 113.5; 123.3; 123.5; 154; 213.4; 213.5; 221.4; 222.3; 223.2; 223.4; 262.2;

Famille de processus ponctuels définis par une fonction de coût, qui permet de simuler des semis complexes.

Processus (ponctuel) de Neyman-Scott : 113.4; 123.4; 132.3; 152.1; 152.2; 152.3; 152.4; 152.5; 153.2; 153.4; 153.5; 154; 262.2; 311.3; 312.1; 312.2; 312.3; 313.2; 314.1;

Famille de processus ponctuels qui permettent de simuler des semis agrégés.

Processus (ponctuel) de Poisson : 112.5; 113.3; 113.4; 121.2; 122.1; 122.5; 123.1; 123.2; 131.2; 132.2; 132.3; 152.5; 153.2; 153.3; 153.5; 154; 212.2; 213.2; 311.2; 311.3; 312.2; 312.3; 313.2;

Processus ponctuel particulier, correspondant à l'hypothèse nulle de répartition complètement aléatoire des points dans le domaine d'étude.

Processus (ponctuel) de Poisson hétérogène : 131.2; 153.5; 154; 311.2; 311.3; 312.2; 312.3;

Processus ponctuel pour lequel la position des points est complètement aléatoire, mais suit une densité locale hétérogène.

Processus ponctuel hétérogène : 153.5; 311; 311.1; 311.2; 311.3; 312; 312.2; 312.3; 314.1; 321.1; 33; 401.2;

Un processus ponctuel est dit hétérogène s'il n'est pas homogène, c'est-à-dire si une au moins de ses propriétés varie avec la position (x,y). Dans la communauté des statisticiens un tel processus est dit non stationnaire.

Processus ponctuel homogène : 112.3; 112.4; 112.5; 112.6; 122.1; 311.1; 311.3; 312.1; 312.2; 312.3; 321.3; 321.5;

Un processus est dit homogène s'il est invariant par translation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas d'un point à l'autre de l'espace. Dans la communauté des statisticiens un tel processus est dit stationnaire.

Processus ponctuel isotrope : 112.3; 112.4; 112.5; 122.1; 212.5; 253.3; 30;

Un processus est dit isotrope s'il est invariant par rotation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas avec l'orientation de l'espace.

Processus ponctuel marqué : 212; 212.2; 212.4; 213; 213.1; 213.2; 214; 221.3; 231.3; 263.4; 28; 311; 311.1; 401.2; 402.2;

Objet mathématique stochastique dont les réalisations sont des semis de points marqués.

Processus ponctuel non stationnaire :

Un processus ponctuel est dit hétérogène s'il n'est pas homogène, c'est-à-dire si une au moins de ses propriétés varie avec la position (x,y). Dans ce mémoire j'ai préféré utiliser, comme les forestiers et les écologues, le terme hétérogène.

(*) Processus ponctuel sous-jacent (d'un semis de point) : 112.2; 310; 312.1; 312.2; 312.3; 313.2; 313.4; 321.1; 321.4;

Processus ponctuel supposé être à l'origine d'un semis de points particulier. En réalité il existe une infinité de processus ponctuels dont ce semis pourrait être une réalisation, et on cherche généralement à déterminer le plus probable dans une famille de processus de forme particulière.

Processus ponctuel stationnaire :

Un processus est dit stationnaire s'il est invariant par translation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas d'un point à l'autre de l'espace. Dans ce mémoire j'ai préféré utiliser, comme les forestiers et les écologues, le terme homogène.

Profil de cerne : 232.1;

Description de l'épaisseur moyenne du cerne annuel en fonction de la hauteur.

Profil de tige : 211.1; 232.1; 235.2;

Description de la circonférence de l'arbre en fonction de la hauteur.

Programme Biologique International : 234.2;

Programme de recherche international, lancé en 1964 par le "International Concil Scientific Union", pour "étudier les bases biologiques de la production et du bien être humain".

Propriétés d'un processus ponctuel : 112.2; 112.3; 112.4; 112.5; 112.6; 113.2; 120; 121.3; 122.1; 132.1; 212.2; 212.3; 212.4; 213.2; 221.1; 222.1; 233.5; 311.1; 311.2; 311.3; 312.1; 312.2;

Toute mesure qui caractérise un processus ponctuel. La propriété de premier ordre correspond à la densité, la propriété de second ordre aux relations de voisinages.

Pseudo-aléatoire : 113.2; 113.3; 113.4; 114; 132.2; 16; 213.2; 214; 311.2;

Un nombre pseudo-aléatoire est le résultat d'une routine informatique, qui simule un tirage aléatoire dans une loi particulière.

(*) Question (écologique) spécifique : 20; 231.3; 240; 242; 242.2; 242.3; 243; 243.1; 243.3; 243.4; 244; 251.1; 251.7; 252.4; 253; 253.4; 254.1; 254.6; 255; 261.1; 265; 271.1; 271.2; 271.4; 28;

Dans ce travail de thèse, j'étudie une question écologique spécifique aux peuplements mélangés : "Comment la structure spatiale peut-elle favoriser la survie en mélange d'une espèce moins compétitive ?".

Réalisation d'un processus ponctuel : 112.2; 112.5; 112.6; 113.2; 113.3; 113.4; 113.5; 114; 122.2; 123.1; 132.1; 142.2; 153.3; 153.4; 153.5; 212.2; 213.2; 213.4; 221.1; 221.3; 310; 311.1; 311.2; 311.3; 312.1; 312.2; 312.3; 313.2; 313.3; 313.4; 314.1; 315; 321.1; 321.2; 321.4; 33; 401.2; 402.7;

Une réalisation d'un processus ponctuel est un semis de points qui vérifie certaines contraintes de structure correspondant aux propriétés du processus.

Recrutement : 111.2; 111.3; 131.1; 153.3;

Ensemble des jeunes arbres ayant atteint, dans une période donnée, le seuil de recrutement. Par extension : processus à l'origine de ce passage.

Recyclage : 232.6; 234.3; 251.3; 251.4; 254.1; 272.1;

Processus par lequel la biomasse perdue par par mortalité peut être réutilisée par un autre compartiment vivant.

Réductionnisme : 111.6;

Théorie selon laquelle le fonctionnement d'un système peut être compris si on connaît le fonctionnement des toutes ses sous-parties (en simplifiant : le tout est la somme des parties).

Régénération : 001.3; 002.3; 111.2; 121.2; 130; 131; 131.1; 131.2; 131.3; 131.4; 133.1; 134; 140; 142.1; 150; 151.1; 151.4; 16; 211.2; 212.5; 213.5; 221.5; 223.3; 230; 231.1; 231.3; 232.7; 234.3; 234.5; 236; 241.3; 241.5; 254.1; 262.2; 272.2; 28; 311.2; 312.3; 313.1; 313.2; 313.3; 401.1; 401.3; 401.4; 402.4; 402.5; 403.4;

Ensemble des jeunes plants en dessous du seuil de recrutement. Par extension : processus à l'origine de la germination et de l'installation de ces plants.

(*) Répartition horizontale (des arbres) : 005.1; 110; 111.3; 121.1; 231.2;

La façon dont les arbres sont localisés dans le plan horizontal.

(*) Répétition : 132.3; 132.4; 141.1; 153.3; 153.4;

Lors de la simulation d'un modèle stochastique, les résultats dépendent des valeurs particulières fournies par le générateur de nombres pseudo-aléatoires. On répète donc plusieurs fois le même calcul avec des valeurs différentes de façon à caractériser la variabilité du modèle. Chaque calcul particulier est une répétition.

Répulsion (pour deux sous-populations) : 121.2; 212.5; 223.2; 223.4;

On dit qu'il y a répulsion entre deux sous-populations SP_1 et SP_2 quand le nombre de points de la sous-population SP_2 autour des points de la sous-population SP_1 est moins élevé que sous l'hypothèse d'indépendance.

Répulsion (pour deux valeurs d'une marque) : 121.2; 212.4; 213.4; 221.2; 221.7; 222.3;

Pour un processus ponctuel marqué et une marque qualitative (comme l'espèce), on parle de répulsion lorsque deux valeurs différentes de la marque ont tendance à être plus éloignées en moyenne que dans le cas d'une répartition aléatoire.

Répulsion (processus de Gibbs) : 113.5; 123.5; 213.5; 221.4; 222.3;
Pour un processus de Gibbs, on parle de répulsion pour les valeurs positives de la fonction de coût, qui entraînent généralement la mise à distance des points et l'apparition d'une structure régulière.

(*) Répulsion interspécifique : 212.5; 213.4; 214; 221.2; 221.4; 221.5; 262.1; 262.2; 262.5; 262.7; 262.8; 263.3; 263.4; 264.1; 265; 272.2; 28;
Répulsion entre les sous-populations correspondant à des espèces différentes.

Réserve (biologique) intégrale : 10; 124.2; 125; 150; 151; 151.1; 151.4; 152; 152.1; 152.4; 153.3; 153.4; 153.5; 154; 16; 221.7; 223.3; 232.5; 241.1; 241.2; 241.3; 241.5; 313.1; 322.1; 401.1; 402.7;
Territoire voué à la conservation et à l'étude des processus naturels, des milieux et des espèces qui leur sont associés, dans lequel toute intervention et toute exploitation sont exclues.

Ressource : 002.2; 003.1; 111.6; 131.3; 20; 224; 232.1; 232.2; 232.3; 232.4; 232.5; 232.6; 234.3; 234.4; 234.5; 234.6; 234.7; 234.8; 234.9; 235.3; 236; 241.2; 242.1; 242.3; 243.4; 244; 250; 251; 251.1; 251.2; 251.3; 251.4; 251.5; 251.6; 251.7; 251.8; 252.1; 252.2; 252.3; 252.4; 253.1; 253.2; 253.3; 253.4; 254.1; 254.2; 254.3; 254.4; 254.5; 254.6; 254.7; 255; 260; 261.1; 261.2; 261.3; 261.4; 262.3; 262.6; 262.7; 262.8; 263.2; 263.4; 264.1; 265; 270; 271.6; 272.1; 28; 321.6; 322.2; 322.3; 401.1; 401.3; 401.7; 403.3;
Tout élément pouvant servir à la production de biomasse : lumière, eau, éléments nutritifs du sol.

Risque de première espèce : 123.1; 123.2; 222.2;
Lors d'un test statistique, le risque de première espèce α est le risque de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vérifiée.

(*) Scénario sylvicole : 113.1; 124.1; 213.5; 403.4;
Suite d'opérations sylvicoles destinées à contrôler l'évolution d'un peuplement.

Semis de points : 112.1; 112.2; 112.3; 112.6; 113.2; 113.5; 120; 121.1; 121.3; 122.1; 122.2; 123; 123.2; 123.5; 124.1; 130; 131.1; 151.3; 152.1; 152.2; 212.1; 212.2; 213.2; 231; 30; 312.1; 312.2; 312.3; 313.2; 313.3; 313.4; 314; 314.1; 314.2; 314.3; 33; 401.2; 401.3; 401.7;
Ensemble de points définis par leur position (x,y) dans un domaine d'étude.

Semis de points hétérogène : 112.3; 30; 313.4; 314; 314.1; 321.4;
Un semis de points unique sera considéré hétérogène si il présente des variations des valeurs locales de ses propriétés (et en particulier de la densité) à des échelles supérieures à celle du domaine de définition.

Semis de points marqué : 212.1; 212.2; 212.3; 213.2; 221.3; 222.1; 222.2; 231; 231.1; 231.2; 231.3;
Ensemble de points définis par leur position (x, y) dans un domaine d'étude, et une ou plusieurs variables, quantitatives ou qualitatives, appelées Marques.

Sénescence : 254.1;
Processus de vieillissement.

(*) Seuil de mortalité : 261.5; 262.3; 262.4; 262.7;
Dans les simulations du modèle théorique de compétition pour une ressource du sol, valeur minimale de $N(A_i)$ sous laquelle l'arbre A_i ne peut survivre.

Seuil de recrutement : 111.2; 111.3; 131.1; 153.3;
Valeur (de la circonférence, de la hauteur, ou d'une autre variable) à partir de laquelle un jeune plant est considéré comme un arbre.

(*) Simulation : 10; 113; 113.3; 113.4; 113.5; 114; 123.1; 123.2; 132.1; 132.2; 132.3; 132.4; 140; 141.2; 142.1; 142.4; 143.1; 143.2; 143.3; 143.4; 143.5; 16; 20; 210; 213.1; 213.2; 213.4; 213.5; 214; 221.3; 222.2; 234.6; 255; 260; 261; 261.1; 261.2; 261.3; 261.4; 261.5; 262.3; 262.4; 262.6; 262.7; 262.8; 263.1; 263.2; 263.3; 264.2; 264.3; 265; 28; 311.2; 311.3; 322.3; 401.4; 402.5; 402.6; 403.4; 5;
Calcul du résultat d'un ou plusieurs modèle d'évolution pour un jeu de paramètres fixés. On parle généralement de simulation pour des modèles complexes implémentés par des routines informatiques, pour lesquels le calcul d'une solution analytique n'est pas simple ou est même impossible.
Par extension : résultat de ce calcul.

Sol hydromorphe : 321.3;
Sol dont la structure physico-chimique résulte d'un engorgement hydrique permanent ou saisonnier.

Souche : 111.1; 111.4; 124.1; 221.5; 253.3; 272.2;
Base du tronc.

Sous-détermination : 133.2; 133.3; 153.5; 312.3; 313.1; 314.3;
Cas où il manque des données pour déterminer la cause d'un phénomène.

Sous-étage : 232.3; 241.2; 241.3; 241.5; 243.2; 272.1;
Strate basse d'un peuplement forestier, contenant par exemple des brins de régénération ou des arbres fortement dominés.

Sous-population : 124.2; 212.5; 213.1; 213.3; 213.4; 213.5; 214; 221.2; 221.3; 221.4; 221.5; 221.6; 221.7; 223.1; 223.2; 223.3; 223.4; 231.2; 262.2; 263.2; 263.3; 271.3; 271.5; 272.2; 28; 321.5; 402.5;
Sous-ensemble d'un peuplement défini par une variable comme l'espèce, l'âge, etc.

Stade juvénile : 111.2; 253.2;
Première phase du développement d'un arbre.

Station (forestière) : 002.1; 113.1; 232.5; 233.2; 234.7; 235.3; 241.1; 241.2; 241.4; 242.1; 254.4; 265; 313.2; 321.3; 321.6; 401.5; 402.4; 402.7; 403.2;
Etendue de terrain homogène dans ses conditions physiques (climat, topographie, sol) et biologiques (composition floristique et structure de la végétation spontanée).
Par extension : caractérisation des potentialités de cette étendue.

Statut social : 002.2; 111.1; 211.1; 223.1; 224; 231.3; 232.3; 271.3; 403.1;
Critère permettant de classer les arbres selon leur position verticale dans le peuplement : arbres dominants (les plus grands, avec un houppier bien développé), arbres codominants (les arbres immédiatement plus petits), arbres dominés (les plus petits de l'étage principal), etc.

STIR :
Sections Techniques Inter-Régionales de l'ONF, chargées des activités de recherche appliquée et de transfert.

(*) Structure spatiale (d'un peuplement) :
De façon générale : organisation dans l'espace des arbres.
Dans ce mémoire, je me suis plus particulièrement intéressé à la structure horizontale, c'est-à-dire à la répartition horizontale des arbres sur domaine d'étude.

Structure spatiale (d'un semis de points) :
Répartition horizontale des points sur le domaine d'étude.

Structure (spatiale) agrégée : 114; 124.1; 124.2; 131.4; 132.3; 132.4; 143.5; 151.3; 151.4; 152.4; 152.5; 153.3; 241.5; 262.2; 262.5; 262.7; 263.2; 263.3; 263.4; 264.1; 265; 28; 313.2; 401.3;
Un peuplement ou un semis de points présente une structure agrégée lorsqu'un arbre ou un point a plus de voisins, en moyenne, que sous l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire. Une telle structure se traduit généralement par l'existence d'agrégat.

Structure (spatiale) complètement aléatoire : 112.5; 113.3; 123; 123.2; 132.2; 132.3; 132.4; 141.2; 223.4; 262.6; 262.7; 262.8; 263.2;
Un peuplement ou un semis de points présente une structure complètement aléatoire lorsque la position des arbres ou des points est complètement aléatoire. Cette structure correspond à un processus de Poisson, et sert d'hypothèse nulle pour la structure spatiale.

(*) Structure (spatiale) du mélange (d'un peuplement mélangé) : 211.2; 213.4; 221; 221.2; 221.3; 221.5; 224; 231.2; 241.5; 243.3; 262.2; 262.5; 262.6; 262.8; 263.1; 263.3; 263.4; 264.1; 265; 28; 321.5; 401.1; 401.2; 401.3;
Répartition horizontale des différentes espèces les unes par rapport aux autres.

Structure (spatiale) régulière : 114; 123.3; 125; 131.4; 213.3; 223.4;
Un peuplement ou un semis de points présente une structure régulière lorsque qu'un arbre ou un point a moins de voisins, en moyenne, que sous l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire. Une telle structure se traduit généralement par la mise à distance des arbres ou des points.

Surface de houppier : 211.4; 214; 222.5; 244;
Surface du volume occupé par le feuillage.

Surface foliaire : 235.3;
Somme des surfaces des feuilles d'un arbre.

Surface terrière (pour un arbre) : 211.3; 222.5; 231.1; 231.2; 232.1; 232.2; 232.7; 233.1; 233.2; 233.3; 233.4; 233.5; 235.3; 241.4; 243.1; 243.2; 243.3; 254.2; 271.1; 271.2; 272.2; 321.6; 322.1;
Surface de la section du tronc à 1.30 m.

Surface terrière (pour un peuplement) : 002.1; 233.5; 243.3; 321.6;
Somme des surfaces terrières individuelles (par hectare).

Sylviculture : 001.2; 001.3; 124.3; 131.4; 133.2; 133.3; 223.3; 232.7; 233.2; 241.2; 251.7; 262.2; 28; 321.6; 401.5;
Ensemble des connaissances et des pratiques de la gestion des forêts.

Sylviculture proche de la nature : 001.2; 131.4;
Branche de la sylviculture qui cherche à se rapprocher de la dynamique naturelle de la forêt.

Tables de production : 233.1; 233.2; 403.4;
Tableaux qui condensent en données chiffrées l'évolution probable dans le temps de peuplements réguliers classés par essences et par degrés de fertilité du sol.

Taillis : 111.1; 111.2; 111.3; 124.1; 221.5; 222.6; 272.1; 273; 322.2;
Type de peuplement constitué de tiges issues de rejets de souches. Le taillis doit être périodiquement recépé, c'est-à-dire qu'une partie des tiges doit être coupée pour permettre l'apparition de nouveaux rejets.

Taillis sous futaie :
Type de peuplement constitué de la superposition d'un taillis, et d'une réserve d'arbres feuillus d'âges divers en futaie.

Tarif de cubage : 211.1; 233.1;
Relation permettant d'estimer le volume de bois d'un arbre en fonction de son diamètre, et éventuellement de sa hauteur.

Taux de mélange : 153.5; 211.2; 212.3; 212.4; 231.1; 403.4;
Dans un peuplement mélangé, le taux de mélange correspond au pourcentage des différentes espèces.

Tempérament d'une essence : 241.3;
Sensibilité d'une espèce à la lumière, et au microclimat en général.

Tige : 111.2; 111.3; 111.5; 211.1; 211.3; 222.6; 232.1; 233.2; 235.2;
Autre terme pour désigner le tronc d'un arbre.

Trouée : 131.2; 131.3; 131.4; 132.1; 132.3; 132.4; 134; 142.1; 142.4; 143.5; 151.2; 153.5; 262.7; 403.4;
Ouverture dans le couvert forestier, généralement due à la mort d'un ou plusieurs arbres.

Unité de croissance : 211.1; 232.1;
Segment de tronc ou de branche correspondant à une période d'élongation.

(*) Voisinage (d'un arbre) : 112.2; 112.3; 112.4; 121.2; 121.3; 122.4; 132.4; 143.5; 212.3; 212.4; 231.3; 233.3; 243.2; 243.3; 243.4; 244; 251.7; 252.2; 252.3; 252.4; 253.1; 253.2; 253.3; 253.4; 254.5; 254.7; 255; 261.2; 261.3; 261.4; 262.1; 262.3; 262.4; 262.6; 262.7; 262.8; 264.1; 264.2; 264.3; 264.4; 264.5; 265; 271; 271.1; 271.2; 271.3; 271.4; 271.5; 271.6; 272.1; 28; 314.3; 322.2; 401.1; 401.3; 401.5; 402.7; 403.1; 403.3; 5;
Ensemble des arbres en interaction avec un arbre donné, et nature de ces interactions.

Volis : 131.3; 151.2;
Partie supérieure d'un arbre dont la tige a été cassée sous l'effet d'agents climatiques.

(*) Zone d'éclaircie : 142.4; 143.5; 143.6; 223.3;
Partie d'un peuplement dans laquelle seront choisis les arbres coupés lors de l'éclaircie.

Zone de déplétion des ressources : 251.2; 251.3; 251.5; 252.1; 252.3; 253.2; 253.4; 254.1; 254.3; 254.4; 254.5; 254.7; 261.1; 322.3;
Zone de sol située à proximité immédiate des racines d'un arbre, et dans laquelle se font les échanges entre le sol et les racines.

(*) Zone de forte mortalité : 152.1; 152.4; 152.5; 153.4; 153.5; 154; 16;
Lors d'une tempête, partie du peuplement susceptible de subir une mortalité élevée.

(*) Zone de transition : 321.4; 321.6; 323; 33;
Partie du peuplement située entre deux zones homogènes, qui peut présenter de fortes variations des conditions locales (par exemple gradient de fertilité) ou de la structure du peuplement (gradient de densité).

(*) Zone (relativement) homogène : 314.4; 314.5; 321.2; 321.3; 321.4; 321.5; 322.1; 323; 33; 401.2; 401.6; 401.7; 402.1; 402.3; 402.4; 5;
Partie du peuplement pour laquelle les conditions de croissance (par exemple le type de sol, la pente, etc.) sont relativement constantes, et la structure semble homogène.

(*) Zone tampon : 122.3; 321.4; 321.5;
Partie du peuplement qui n'est pas prise en compte dans un calcul, par exemple parce que ses propriétés sont mal connues.

Annexes B : Dispositifs expérimentaux.

- Le vent tourne, dit Merry. Il est revenu à l'est. Il fait frais ici.
- Oui, dit Pippin ; je crains que ce ne soit qu'un rayon passager et que tout ne redevienne gris. Quel dommage ! Cette vieille forêt hirsute semblait si différente au soleil ! J'ai presque eu l'impression d'aimer cet endroit.

Tolkien, 1966.

Une vieille forêt hirsute : campagne de mesure dans la réserve intégrale de la Tillaie, juin 1997.

Annexe B1 : Dispositif du Beau Poirier.

B1.1. Le dispositif du Beau Poirier est une placette de 1ha installée dans un peuplement mélangé de chênes et de hêtres de la forêt de Haye.

La forêt de Haye est un vaste massif forestier (12000ha) installé sur plateaux calcaires (altitude 340 à 420m) dans une boucle de la Moselle entre Nancy et Toul (figure B1.a). Le climat « lorrain », peu ensoleillé, froid, humide, présente une forte amplitude de températures et des précipitations importantes (Gury, 1973). Le peuplement forestier, profondément marqué par l'histoire sylvicole, est principalement constitué de hêtres (dominants), de chênes (sessiles, pédonculés ou pubescents selon les endroits) et de charmes (Venet, 1975). Becker (1978) a déterminé dix types de stations écologiques sur le massif.

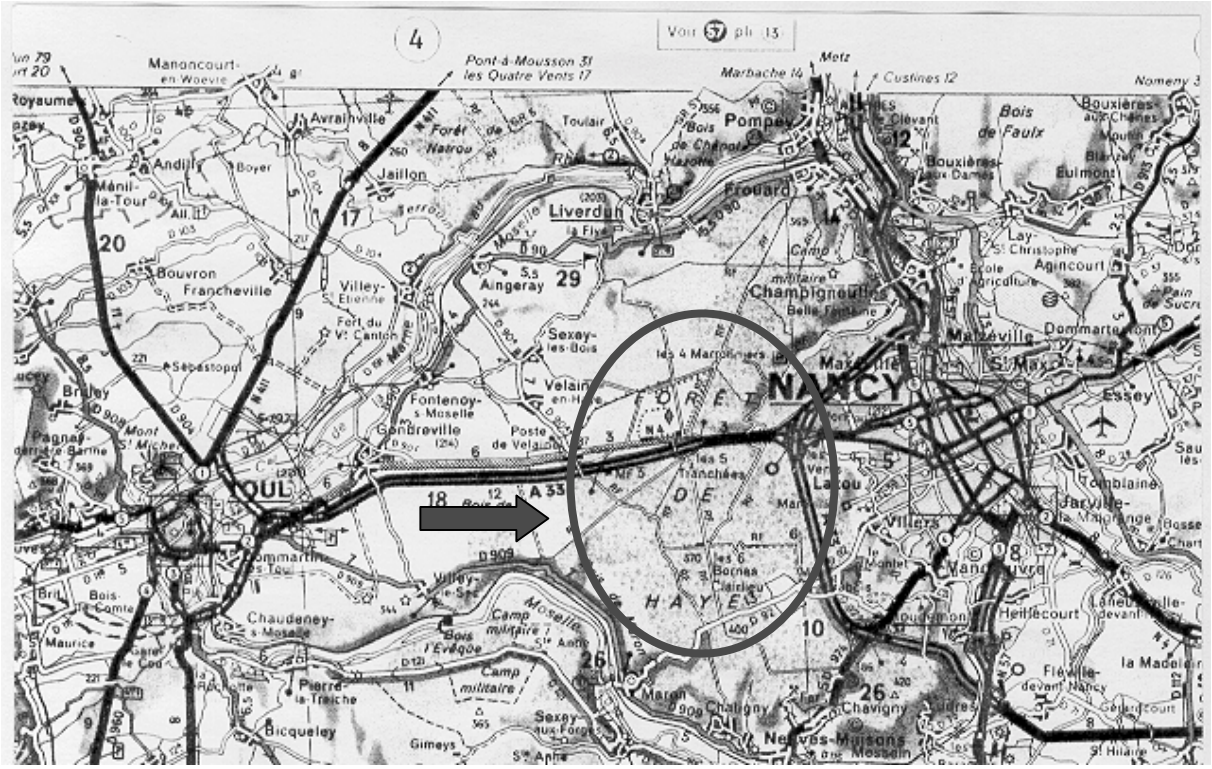


Figure B1.a : Position du massif de Haye (carte Michelin n°62, 1/200000).

A sa création en 1882 la station de recherches forestières a installé un dispositif de 10 placettes permanentes dans le sud du massif, à l'Ouest de Nancy, entre les routes forestières Nanquette et Charlemagne (figure B1.b). Ces placettes, qui dépendent maintenant de l'Unité Expérimentale Croissance de l'INRA, ont été suivies régulièrement depuis leur installation. Pardé (1981) a décrit en détail les modalités du dispositif et les principaux résultats en terme de production. L'objet principal du dispositif était l'étude comparative de différentes méthodes d'éclaircies. Dans ce but il a été structuré en groupes de 3 placettes de 25a, soit éclaircies "par le haut", soit éclaircies "par le bas", soit sans éclaircies.

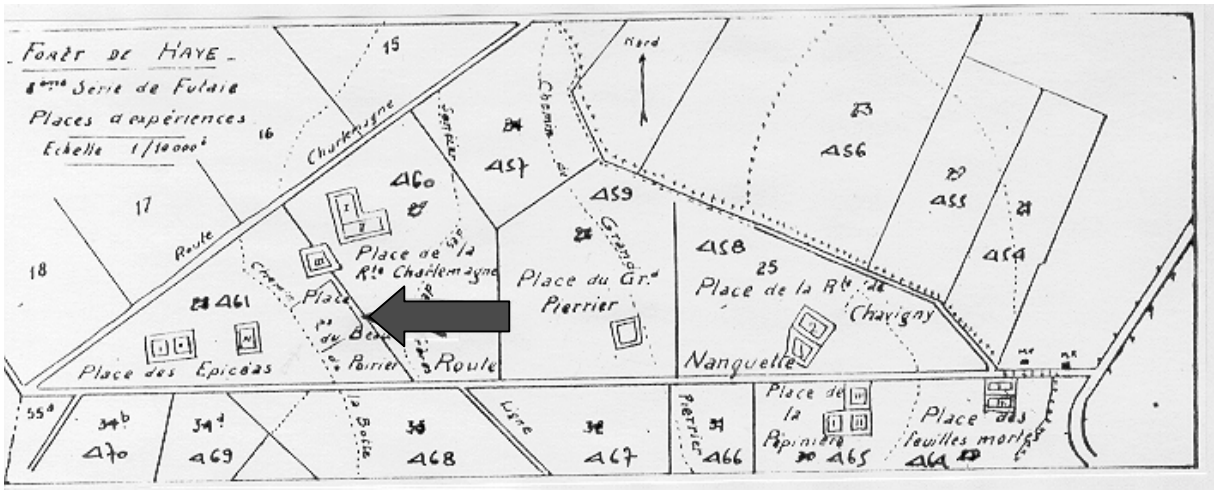


Figure B1.b : Le dispositif expérimental et la placette du Beau Poirier (1cm # 143m).

La placette du Beau Poirier est située en limite NE de la parcelle 461, au milieu du dispositif, à une altitude d'environ 400m. D'après la cartographie de Gury (1973), dans cette zone du dispositif la roche mère calcaire est recouverte d'une couche d'alluvions anciennes formées de terra fusca (une argile de décarbonatation rougeâtre) et de galets, formant un sol brun lessivé. Becker (1978) classe la station en type « I »: hêtraie-chênaie méso-acidiphile, favorable à la croissance du hêtre et du chêne. Dans ce type de station le climax serait une hêtraie pure, mais la présence du chêne est héritée de la pratique sylvicole (Venet 1975).

Contrairement aux autres composantes du dispositif la placette du Beau Poirier est une placette unique, de 1ha, destinée à suivre l'évolution des peuplements réguliers mélangés de chênes et de hêtres (Pardé, 1981). Elle a été installée en octobre 1882 dans un "gaulis très serré et vigoureux de 28 ans, issu de semences naturelles, avec 70% de hêtres, 20% de chênes irrégulièrement répartis et 10% de charmes". Dans ce peuplement géré, le forestier a essayé, par des éclaircies successives, de préserver le chêne qui tend naturellement à être éliminé par le hêtre. Les éclaircies ont été réalisées au profit d'arbres d'avenir (chênes). Le peuplement actuel est une futaie mélangée de hêtres et de chênes sessiles d'environ 145 ans, avec un sous-étage de hêtres et de charmes.

B1.2. Le suivi de la placette de 1884 à nos jours concerne essentiellement la croissance en circonférence.

De 1884 à 1904 des mesures d'effectifs par classe de diamètre ont été réalisées dans le jeune peuplement. Depuis 1904 les arbres de plus de 25cm de circonférence sont suivis individuellement : numérotation, mesure de la circonférence à 1.30m lors du passage en éclaircie (tous les 5 à 10 ans), type de mortalité. Si on considère le grand nombre d'arbres suivis dans le dispositif, il n'est pas étonnant de rencontrer quelques problèmes de numérotation, que j'ai contribué à clarifier lors de mon stage de DEA pour faciliter l'utilisation des données.

Quelques mesures supplémentaires ont été effectuées ponctuellement sur la placette : la hauteur de certains arbres a été mesurée pour calculer la hauteur moyenne ou la hauteur dominante, et un "croquis de position des arbres numérotés", réalisé en 1950 par estimation des positions relatives des arbres, permet de situer grossièrement chaque arbre dans la placette.

L'évolution générale du peuplement correspond à la disparition progressive de nombreux chênes, malgré la sylviculture à leur profit.

B1.3. En juin 1995 nous avons cartographié l'ensemble du dispositif.

Lors de mon stage de DEA, j'ai organisé une campagne de mesures sur le dispositif avec l'aide de Daniel Rittié et de deux stagiaires. Nous avons principalement mesuré la position de tous les arbres de la placette (figure B1.c.(ii)), ce qui a rendu possible les études de structure spatiale. Nous avons également complété l'inventaire des arbres du dispositif (en particulier le sous-étage) en mesurant les circonférences à 1.30m, mais aussi les hauteurs de chaque arbre. Le détail des protocoles de mesures peut être consulté dans Goreaud (1995a).
J'ai de plus utilisé la cartographie de 1995 (240 arbres) pour corriger la cartographie de 1950 (475 arbres), de façon à obtenir des données utilisables pour des analyses de structure spatiale (figure B1.c.(i)).

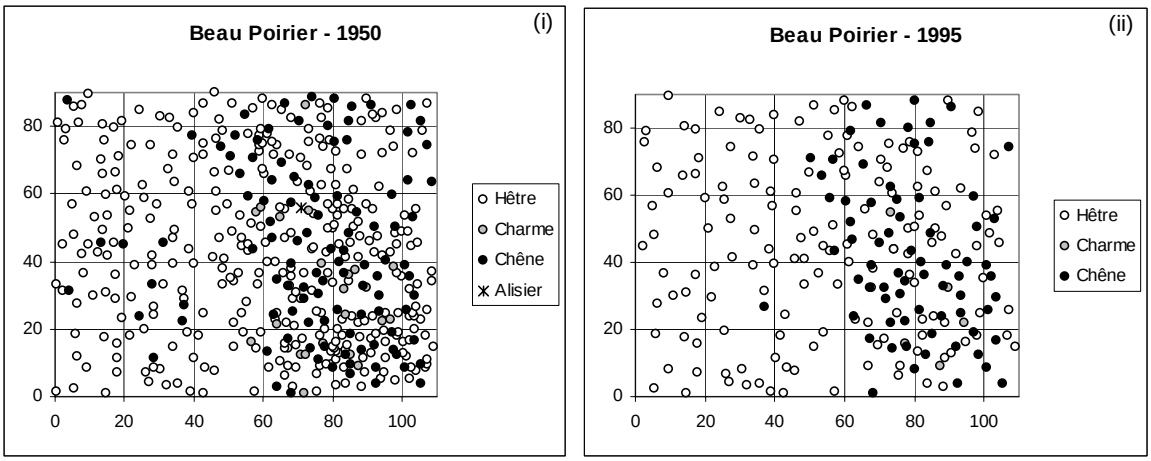


Figure B1.c : Carte de la position des arbres de la placette du Beau Poirier en 1950 (i) et 1995 (ii).

B1.4. L’erreur relative sur les positions des arbres est de l’ordre de 70 cm.

Pour estimer cette erreur (cf. 111.4), j'ai comparé la distance inter-arbres calculée sur la carte à la distance inter-arbres mesurée directement sur le terrain. Pour 3 arbres choisis au hasard dans le dispositif, j'ai mesuré en 1996 les distances à une vingtaine de voisins à l'aide d'un double décamètre, avec une précision de l'ordre du centimètre. Pour chaque couple d'arbres, j'ai également calculé la distance à partir des coordonnées sur la carte, puis la différence entre ces deux distances, qui correspond à l'erreur relative de position des arbres sur la carte. La figure (B1.d) présente l'histogramme de ces différences. L'écart type sur ces valeurs est de 0.73 m, et donne une bonne idée de l'ordre de grandeur de l'erreur relative sur les positions des arbres. Pour les arbres qui étaient dans le même quadrat lors de la cartographie, l'écart type n'est plus que de 0.43 m, si bien qu'on peut considérer que l'erreur relative est en général plus faible pour des arbres proches que pour des arbres éloignés.

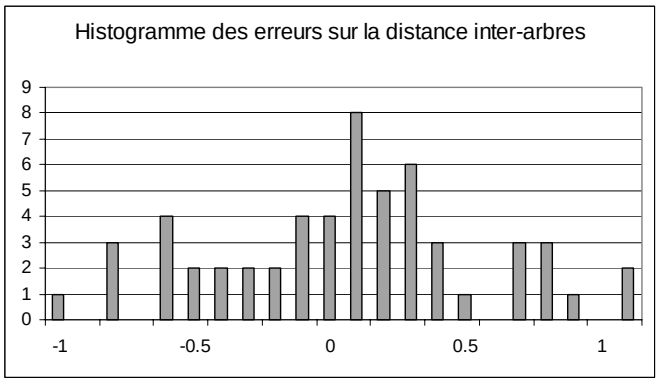


Figure B1.d : Histogramme des écarts entre la distance inter arbres calculée à partir de la carte et la distance mesurée.

Avec une telle erreur relative, on peut considérer que les résultats d'analyse de la structure spatiale sont pertinents à partir de 2m.

B1.5. Le dispositif est marqué par l'existence d'une hétérogénéité entre les moitiés NE et SW.

- Lors de mon travail de DEA (Goreaud, 1995a), j'ai mis en évidence une hétérogénéité assez marquée entre les moitiés NE et SW de la placette, qui touche les différentes composantes de la structure du peuplement : densité, hauteur, composition spécifique et circonférence. Ainsi, l'extrémité NE correspond, en 1995, a un peuplement pur de hêtres, haut et ouvert, avec une faible régénération, alors que l'extrémité SW correspond à un peuplement mélangé de chênes et de hêtres plus dense, moins haut, avec quelques charmes et quelques hêtres en sous-étage, et une bonne régénération de hêtres.

- Sur la carte pédologique de Gury (1973), le dispositif est situé à l'intérieur d'une zone de sol homogène (terra fusca, cf. B1.1), toutefois plusieurs indices m'amènent à penser que l'hétérogénéité de la structure reflète une hétérogénéité de composition du sol. Les quelques relevés floristiques et pédologiques effectués lors de mon stage de DEA (Goreaud, 1995a) indiquent la présence de lentilles de limons dans la moitié NE de la placette. Sur la carte de Gury, ce type de sol est situé à 250m plus au NE, mais la précision de la carte est *a priori* insuffisante pour conclure sur la composition précise des sols dans la placette du Beau Poirier. On peut donc faire l'hypothèse que la placette du Beau Poirier est sur une zone de transition entre les deux types de sol.[334]

- Cette hypothèse est corroborée par les mesures de croissance obtenues sur les placettes voisines (Dhôte, com. pers.) : les placettes des épicéas ont une croissance proche de celle de la moitié SW du Beau Poirier, alors que les placettes de la route de Charlemagne s'apparentent à la moitié NE du Beau Poirier. Une étude plus précise de cette hétérogénéité est proposée aux paragraphes (321.5) et (321.6).

[334] Il serait nécessaire d'effectuer des relevés pédologiques supplémentaires pour conclure.

Annexe B2 : Dispositif de Lamotte-Beuvron.

B2.1. Le dispositif de Lamotte-Beuvron est constitué d'un carré latin de 4.1 ha, et de deux clinaux de 1 ha chacun, installés dans une plantation de pin sylvestre de la forêt de Lamotte-Beuvron.

La forêt domaniale de Lamotte-Beuvron est un ensemble de 7 massifs répartis sur un peu plus de 2000 ha au nord du village de Lamotte-Beuvron[335], au plein coeur de la région naturelle de Grande Sologne, entre la vallée du Cosson au Nord et celle du Beuvron au Sud (Figure B2.a). Le sol très pauvre est constitué par les sables et argiles de Sologne, formation tertiaire de l'étage Budigalien provenant de l'érosion du Massif Central, caractérisé par l'absence totale de calcaire. Le climat de type ligérien à tendance continentale correspond à une température moyenne annuelle de 11.2°C, et une pluviométrie annuelle de 650 mm avec des étés souvent assez secs (Soulier, 1995).

Figure B2.a : Position de la forêt domaniale de Lamotte-Beuvron.

La forêt de Lamotte-Beuvron, installée au 18ème et 19ème siècle sur des pâturages et cultures abandonnés, a été profondément marquée par l'action de l'homme. Les sols ont été appauvris par l'exploitation de taillis à courte rotation puis l'enrésinement. Le peuplement actuel est constitué d'environ 40% de résineux, essentiellement des pins sylvestres et des pins laricio, et 60% de feuillus sous forme de taillis sous futaie et de taillis, notamment de châtaignier. La vocation principale du massif est typiquement cynégétique.

Le dispositif expérimental de Lamotte-Beuvron a été installé en 1965 dans l'actuelle parcelle 72 de la forêt (figure B2.b), dans une jeune plantation de pins sylvestres plantés avec une distance inter arbres de 1.5m (Bouchon, 1977). Son objectif est de comparer l'effet de différents scénarios d'éclaircie. Il est constitué d'un carré gréco-latin de 4.1 ha, et de deux clinaux de 1 ha chacun.

[335] Connu pour sa tarte Tatin...

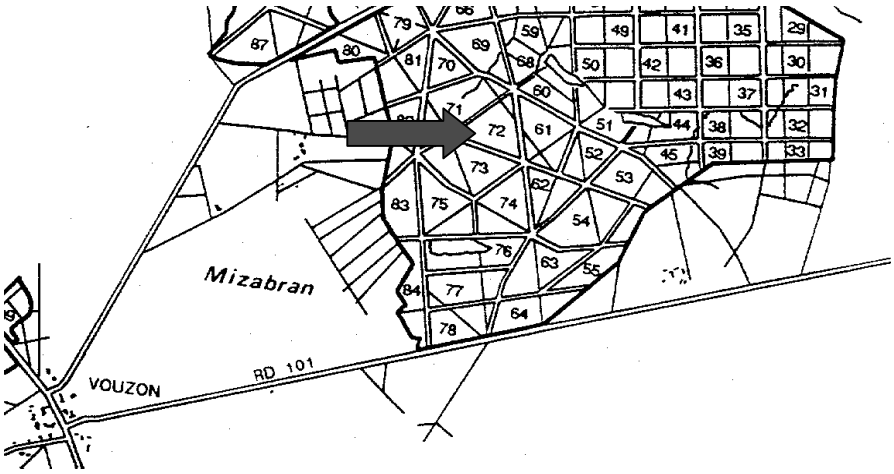


Figure B2.a : Position du dispositif en forêt de Lamotte-Beuvron.

- Le carré gréco latin est la partie principale du dispositif. Il croise 5 modes et 5 intensités d'éclaircie, avec une seule répétition, et comporte donc 25 placeaux de 0.1 ha. Dans chaque placeau, 25 arbres d'avenir ont été désignés[336]. La figure (B2.c) précise le plan du dispositif. Les différents placeaux sont repérés par une lettre, qui correspond au mode d'éclaircie, et un chiffre qui correspond à une intensité. Les cinq modes d'éclaircie se répartissent comme suit : A : éclaircie par le bas (les arbres dominés) ; B : éclaircie par le haut (les arbres dominant, sauf les arbres d'avenir) ; C : éclaircie au profit des arbres d'avenir ; D : éclaircie mixte classique ; E : éclaircie par rangées aléatoires (sauf les arbres d'avenir). L'intensité 3 suit la table de production de Décourt (1965) ; les intensités 2, 4 et 5 correspondent respectivement à des éclaircies qui laissent 1.2, 0.8 et 0.7 fois la surface terrière de référence. L'intensité 1, initialement témoin, a été éclaircie à partir de 1983 de façon à laisser 1.3 fois la surface terrière de référence.

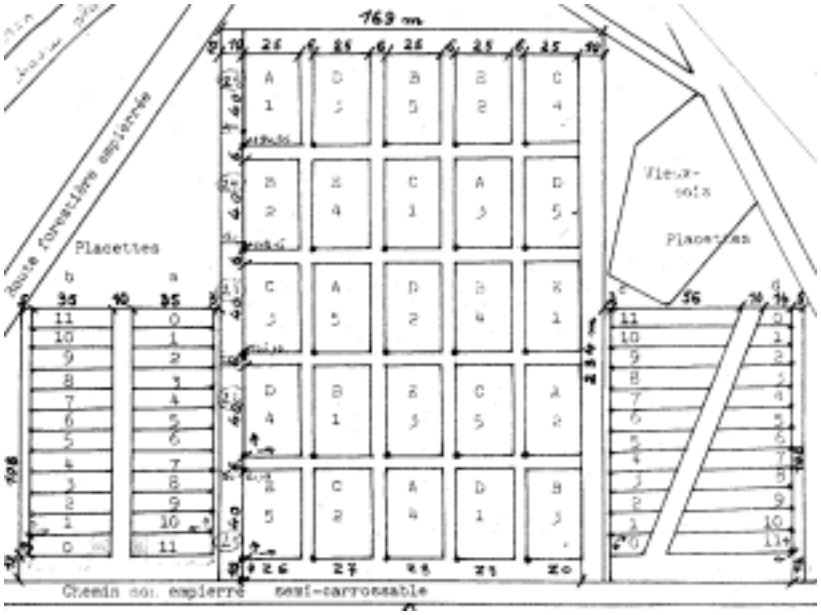


Figure B2.c : Plan du dispositif de Lamotte-Beuvron, in Bouchon (1977).

- Les deux clinaux, placés de part et d'autre du carré gréco-latin, sont chacun formés de 2 fois 12 placeaux, notés respectivement a_0 à a_{11} et b_0 à b_{11} d'une part, puis c_0 à c_{11} et d_0 à d_{11} d'autre part. Les différents placeaux correspondent à 12 niveaux d'intensité d'éclaircie, la

[336] En réalité 30 arbres d'avenir avaient été choisis en 1964 dans chaque placeau, mais ce chiffre a été diminué à 25 suite à des chablis et des attaques d'insectes.

forme des placeaux étant calculée de façon à garder une surface constante dans un cas et un nombre de tiges constant dans l'autre cas.

B2.2. Le suivi du dispositif concerne essentiellement les circonférences de tous les arbres, et l'évolution des arbres d'avenir.

Le suivi et la gestion du dispositif est réalisé par l'Unité Expérimentale Croissance de l'INRA. Depuis 1966, les circonférences de tous les arbres, et les hauteurs des arbres d'avenir ont été mesurées régulièrement avant le passage en éclaircie. Une cartographie précise du dispositif a été réalisée en 1979, sans toutefois que les données de position des arbres aient été mises en relation avec les mesures de circonférence.

Un taillis de châtaignier s'est progressivement installé dans le dispositif, à partir des vieilles souches et d'une faible régénération naturelle. Ce taillis a été régulièrement coupé pour éviter qu'il n'atteigne l'étage principal, toutefois aucune étude n'a été réalisée à son sujet.

B2.3. En octobre 1997 nous avons complété l'inventaire et cartographié le taillis de châtaignier.

Pendant mon travail de thèse, j'ai organisé une campagne de mesure sur le dispositif à l'aide de M. Ravart, D. Rittié, C. Sindou, M. Bedeneau, quelques techniciens de l'INRA et 3 stagiaires de la FIF.

- L'objectif principal de cette campagne de mesure était d'obtenir des données pour étudier les interactions entre le pin sylvestre et le taillis de châtaignier. Pour cela, nous avons établi une cartographie grossière du châtaignier, en repérant les cépées sur la carte d'après leur position relative par rapport aux pin sylvestres (facilement identifiables), et en mesurant le diamètre à 1.30 m de chaque brin de châtaignier. J'ai ensuite digitalisé ces cartes, avec l'aide de C.H. Choi, sous le logiciel Géoconcept. La figure (B2.c) présente la carte de position des cépées de châtaignier ainsi obtenue (points noirs) par rapport à la position des pins sylvestres (ronds gris) en 1997. La précision absolue des positions est d'environ 1m, mais la précision relative sur la distance entre arbres voisins est meilleure, environ 50 cm.
  Les premiers résultats de l'étude des interactions entre le pin sylvestre et le châtaignier sont présentés aux paragraphes (221.5) et (272.2).

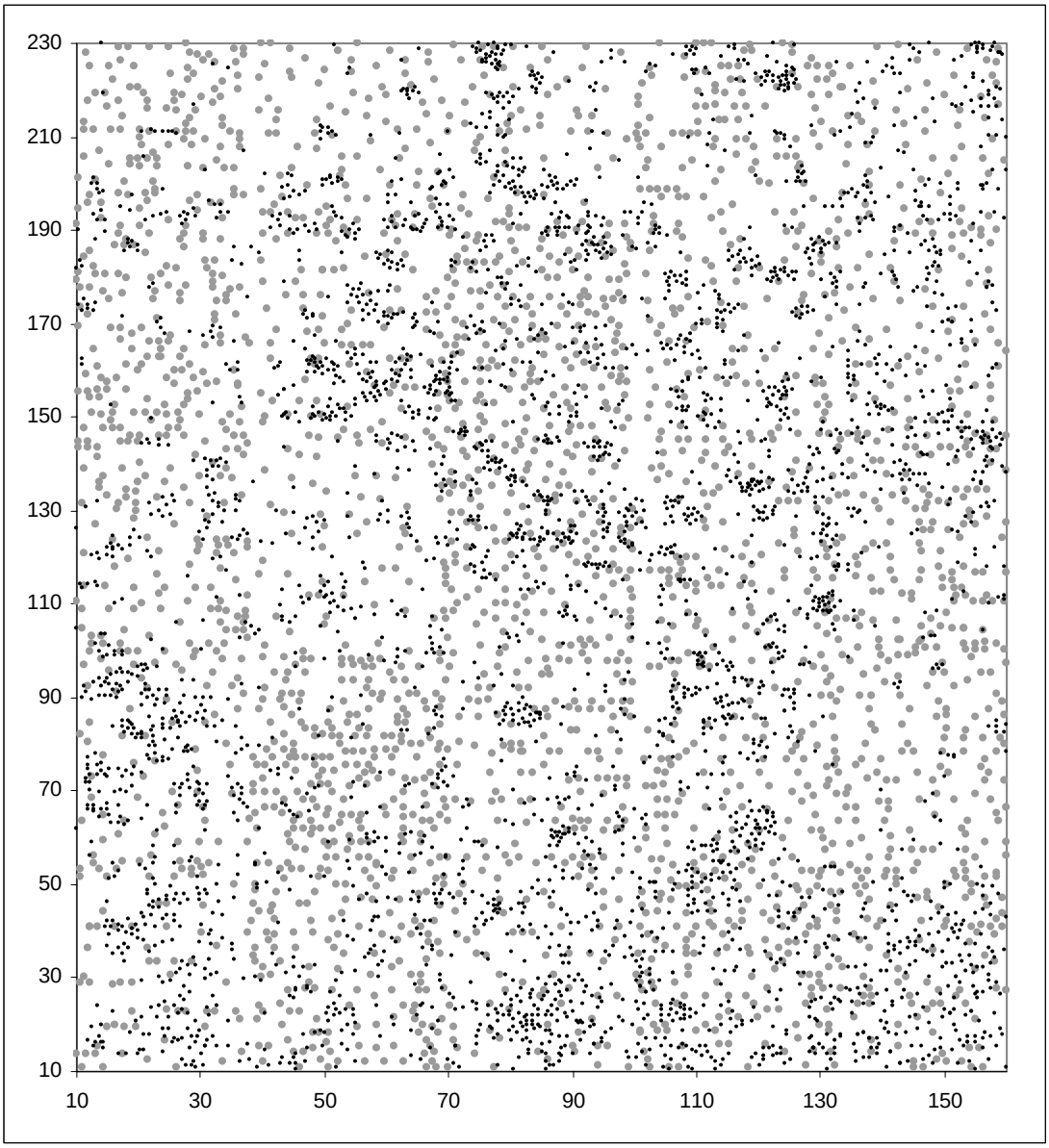


Figure B2.c : Position grossière des cépées de châtaignier (points noirs) par rapport aux pins sylvestres (ronds gris) sur le dispositif de Lamotte-Beuvron en 1997.

- Nous avons profité de cette campagne de mesure pour obtenir une mesure de circonférence supplémentaire sur tous les arbres du dispositif.

B2.4. Hormis les différences de traitement entre placeaux, le dispositif semble relativement homogène.

Lors de l'installation du dispositif, Bouchon (1977) avait noté une légère hétérogénéité de fertilité : les mesures de hauteurs des arbres semblaient montrer que la fertilité était plus faible au centre du dispositif. Depuis, la réalisation des différents traitements a naturellement entraîné une forte différence de densité et de structure entre placeaux. Toutefois, ni les quelques mesures pédologiques et floristiques effectuées pendant la dernière campagne de mesure, ni l'analyse des valeurs locales des propriétés du peuplement ne m'ont permis de mettre en évidence une autre source d'hétérogénéité, qui pourrait être reliée à une différence de fertilité.

Annexe B3 : Réserve intégrale de la Tillaie.

B3.1. La réserve intégrale de la Tillaie (annexe B3) est une portion de 25ha de la forêt de Fontainebleau qui depuis longtemps n'a subi que très peu d'interventions humaines.

La forêt de Fontainebleau est un vaste massif domanial de 20000 ha situé à 60 km au sud-est de Paris, et proche des villes nouvelles, ce qui lui vaut d'être gérée comme une forêt périurbaine. Elle est aussi considérée comme un patrimoine historique, culturel et écologique.

Figure B3.a : Position de la forêt domaniale de Fontainebleau.

La réserve intégrale de la Tillaie est une portion de 25 ha de la forêt située à 3km au Nord-Ouest de Fontainebleau (figure B3.b), sur un plateau d'altitude comprise entre 133 et 139m. Dans cette zone le sol est constitué d'un plateau calcaire recouvert par le "limon des plateaux" d'origine éolienne, dont l'épaisseur varie de 0.5m à 2 m. C'est un sol globalement pauvre, podzolisé par endroits. Le climat océanic est caractérisé par une température moyenne de 10.2°C et une pluviosité de 715 mm (Bouchon *et al.*, 1973; Pontailler *et al.*, 1997).
La particularité de la réserve est qu'elle a subi très peu d'actions sylvicoles depuis au moins 400 ans (Guinier, 1950). En 1953 elle a été classée réserve naturelle intégrale, et depuis plus aucune éclaircie n'y est pratiquée. C'est donc un site presque unique[337] en France dans lequel la dynamique de la forêt s'approche d'une dynamique naturelle (Faille *et al.*, 1984; Lemée, 1990).

Figure B3.b : Carte de situation de la réserve intégrale de la Tillaie, carte IGN 1/25000 "forêt de Fontainebleau".

[337] Il existe seulement une deuxième réserve intégrale similaire, toujours en forêt de Fontainebleau : la réserve intégrale du Gros Fouteau.

Le peuplement de la réserve, à l'origine composé essentiellement de chênes et de hêtres, évolue maintenant vers un peuplement pur de hêtre (Lemée, 1990) : les chênes sont progressivement éliminés par la compétition, et ne peuvent pas se régénérer sous le couvert de hêtre. Seuls quelques gros chênes ont survécu jusqu'à nos jours, principalement sur les sols podzoliques (Lemée, 1987).

La dynamique naturelle, principalement influencée par les tempêtes (Pontailler *et al.*, 1997) a donné au peuplement une structure très irrégulière en âge et en densité.

B3.2. Plusieurs études se sont intéressées à la réserve de la Tillaie

Parce qu'il s'agit d'un site rare dont la dynamique s'approche d'une dynamique naturelle, la réserve de la Tillaie a fait l'objet de nombreuses études, à la fois sur le peuplement forestier (Grand-Mesnil, 1982; Vivien, 1984; Lemée, 1987; Lemée, 1990) et sa dynamique (Faille *et al.*, 1984; Van Baren & Hilgen, 1984; Pontailler *et al.*, 1997; Zobi, 1997), la flore et la faune (Guinier, 1950; Lemée, 1966), etc..

En 1973, Bouchon *et al.* (1973) ont réalisé une cartographie assez complète de la réserve, comportant les cartes des sols, des peuplements forestiers et des groupements végétaux. Toutefois, les données de position des arbres n'ont pas été conservées.

Plus récemment, Pontailler *et al.* (1997) ont étudié les causes de mortalité dans la réserve et le rôle primordial joué par les tempêtes.

Finalement, malgrè ces différentes études les données forestières disponibles sur la réserve sont assez faibles, et concernent surtout les arbres morts. Pour les arbres vivants, on ne connaît ni la position ni la circonférence.

Le site de la réserve de la Tillaie est exceptionnel en France et même en Europe, il me semblerait donc intéressant de mettre en place une base de données commune et une concertation entre les différents organismes amenés à l'étudier, en suivant par exemple les méthodes développées par nos collègues alleamnds (Griese, 1991). Une nouvelle carte du peuplement, avec relevé des positions des arbres et suivi des circonférences me semble prioritaire, et on peut se réjouir du projet de cartographie programmé par l'INRA d'Orléans (Bedeneau, com. pers.).

B3.3. En juin 1997, nous avons cartographié et mesuré une portion d'1 ha...

Pendant ce travail de thèse, j'ai organisé une campagne de mesure sur la réserve de la Tillaie avec l'aide de I.C. Zobi et le soutien de A. Faille, J.Y. Pontailler, M. Boissière, M. Legay, et P. Duplat. L'objectif était d'obtenir des données de position et de circonférence pour le stage de I.C. Zobi (1997). Nous avons principalement mesuré la position, l'espèce et la circonférence de tous les arbres sur une surface de 1.2 ha. La figure (B3.c) présente la carte obtenue. Le détail des protocoles de mesure, ainsi que les principaux résultats peuvent être consultés dans Zobi (1997).

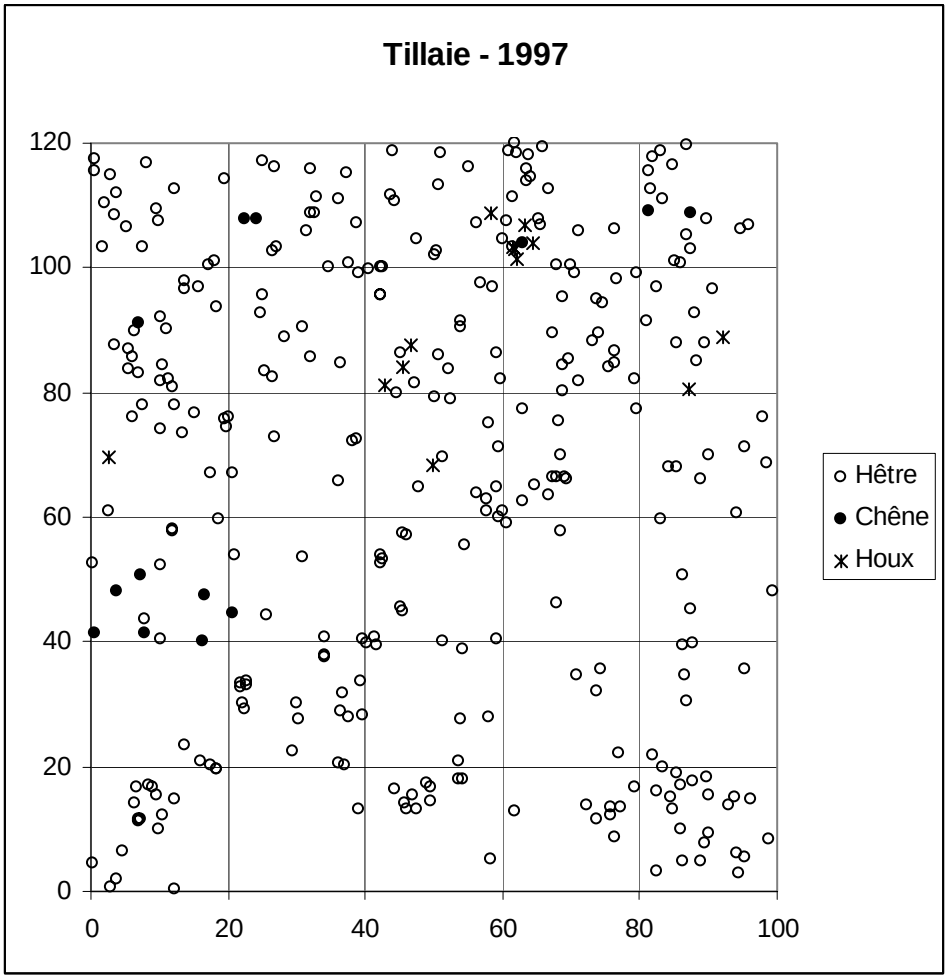


Figure B3.c : Carte d'une placette de 1.2 ha dans la réserve intégrale de la Tillaie.

Annexe B4 : Liste des applications réalisées sur les dispositifs.

Dans cette annexe, on trouvera la liste des paragraphes où ont été présentées des applications sur les différents dispositifs expérimentaux.

Nom du dispositif	Paragraphes concernés
Placette du Beau Poirier	124.3; 131.1; 131.5; 212.3; 221.5; 222.4; 222.5; 231.2; 232.3; 232.5; 241.2; 241.3; 241.4; 241.5; 242.1; 242.2; 243.2; 243.3; 243.4; 251.1; 263.5; 271.4; 272.1; 272.3; 314.5; 321.5; 321.6; 322.1; 322.3; 402.7
Dispositif de Lamotte-Beuvron	111.1; 124.1; 131.5; 14; 221.5; 222.4; 223.3; 231.1; 231.2; 232.1; 232.2; 233.3; 233.4; 271.1; 271.2; 271.3; 271.5; 271.6; 272.1; 272.2; 402.7
Réserve intégrale de la Tillaie	124.2; 15; 221.7; 223.3; 232.5; 241.1; 241.2; 241.3; 241.5 313.1; 322.1; 401.1; 402.7
Dispositif de Paracou	131.2; 313.1; 321.1; 321.3; 322.1 401.1
Dispositif de Paracou	221.7

Annexes C : Développements mathématiques.

La vérité, ce n'est point ce qui se démontre. Si dans ce terrain, et non dans un autre, les orangers développent de solides racines et se chargent de fruits, ce terrain là est la vérité des orangers. Si cette religion, si cette culture, si cette échelle de valeurs, si cette forme d'activité et non telles autres, favorisent dans l'homme cette plénitude, délivrent en lui un grand seigneur qui s'ignorait, c'est que cette échelle de valeur, cette culture, cette activité sont la vérité de l'homme.

Antoine de Saint-Exupéry, 1939.

L'ile de Lamma, vérité des bananiers, novembre 1999.

Annexe C1 : Calcul des corrections des effets de bord.

C11. Principe du calcul.

C11.1. Qu'est ce que l'effet de bord ?

Le problème des effets de bord se rencontre dès qu'on travaille sur un domaine borné, et qu'on cherche à estimer les propriétés locales d'un point situé près de la bordure. En effet, une part des informations sur le voisinage de ce point est inconnue, puisque située en dehors du domaine d'étude (figure C11.a). Ainsi, si on compte simplement le nombre de points du domaine situés à une distance r d'un point A_i proche de la bordure, on obtient une estimation biaisée du voisinage, car on ne tient pas compte des éventuels voisins en dehors du domaine.

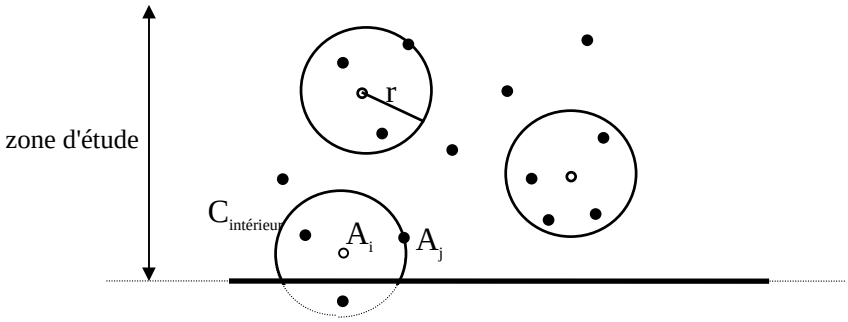


Figure C11.a : Illustration du problème des effets de bord.

C11.2. Principe de la méthode de correction proposée par Ripley.

Il existe de nombreuses méthodes pour prendre en compte les problèmes d'effet de bord (voir par exemple Ripley, 1982; Biber, 1999). Dans ce travail, j'ai choisi d'utiliser la correction locale proposée par Ripley (1977) pour le calcul de sa fonction d'analyse de la structure spatiale K(r), qui présente l'avantage d'être également utilisable pour calculer des indices individuels relatifs à chaque point du semis, comme ceux proposés par Getis & Franklin (1987), mais aussi pour le calcul de certains indices de compétition.

La méthode de correction des effets de bord proposée par Ripley (1977) consiste à estimer l'espérance du nombre de voisins de A_i qui seraient en dehors de ce domaine, pour chaque distance r. Pour l'estimation de la fonction K(r), et pour deux points A_i et A_j à distance r, cela revient à remplacer dans l'équation (C11.b)[338] le coefficient k_{ij} par l'inverse de la proportion du périmètre du cercle C_{ij} (centré sur A_i et passant par Aj) qui se trouve dans le domaine d'étude (équation C11.c)[339]. Ripley (1977) montre que cet estimateur est non biaisé.

Equation C11.b : $$\hat{K}(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} \sum_{j \neq i} k_{ij}$$

[338] Où N est le nombre de points dans le domaine d'étude de surface D; $\hat{\lambda} = N/D$ est l'estimateur de la densité du processus, et k_{ij} prend la valeur 1 si la distance entre les points A_i et A_j est inférieure à r, et 0 dans le cas contraire.

[339] Pour les points situés loin des bords du domaine d'étude, on obtient k_{ij}=1.

Equation C11.c : $$k_{ij} = \frac{\textit{périmètre total}}{\textit{périmètre dans la zone d'étude}} = \frac{2\pi r}{C_{\textit{intérieur}}} \geq 1$$

C11.3. Quelles formules explicites utiliser pour k_{ij} ?

En théorie, cette méthode de correction locale permet d'obtenir un estimateur non biaisé de la fonction K(r) quelle que soit la forme du domaine d'étude. Cependant, on ne trouve la plupart du temps dans la bibliographie que les formules explicites que pour des domaines d'étude de formes simples : circulaires ou rectangulaires, et dans ce cas seulement pour des distances r inférieures à la moitié de la largeur du rectangle (voir par exemple Diggle, 1983). Certains programmes d'estimation de K(r) prennent en compte des domaines de forme polygonale (Rowlingson & Diggle, 1993; Mugglestone, com. pers.), mais ils sont souvent peu documentés. Finalement, au cours de ce travail j'ai été amené à calculer et expliciter les formules de correction des effets de bord, d'une part dans le cas rectangulaire à des distances plus grandes[340], et d'autre part dans le cas de domaines d'étude de forme complexe, approchés par des polygones[341].

Les différentes formules explicites du terme de correction des effets de bord sont présentées dans cette annexe, ainsi que dans l'article Goreaud & Pélissier (1999). Les routines informatiques (en langage C) utilisées pour faire ces calculs sont détaillées en annexe (D2).

Nous avons retenu les notations suivantes : Soit r la distance entre les points A_i et A_j, C_{ij} le cercle centré sur A_i et passant par A_j, C_{in} la partie de C_{ij} située à l'intérieur du domaine d'étude, C_{out} la partie de C_{ij} située à l'extérieur du domaine d'étude, et α_{out} l'angle du secteur angulaire correspondant à C_{out} (figure C12.a). Le terme correctif k_{ij} peut alors s'écrire en fonction de α_{out} (équation C11.d), et la méthode la plus simple pour le calculer est de calculer d'abord α_{out} en utilisant les propriétés géométriques classiques à l'intérieur du domaine d'étude.

Equation C11.d : $$k_{ij} = \frac{2\pi r}{C_{in}} = \frac{2\pi r}{2\pi r - C_{out}} = \frac{2\pi}{2\pi - \alpha_{out}}$$

[340] Jusqu'à la moitié de la longueur du rectangle, ce qui est utile en particulier pour les transects.
[341] Ce qui est utile par exemple dans le cas de peuplements hétérogènes (cf. 321).

C12. Cas d'un domaine circulaire.

Dans le cas d'un domaine circulaire, de centre O et de rayon R, il suffit de considérer deux cas de figure (figure C12.a) : soit il n'y a pas d'intersection entre C_{ij} et la bordure du domaine d'étude (et dans ce cas k_{ij}=1), soit l'intersection entre C_{ij} et le domaine d'étude se fait en deux points A et A'.

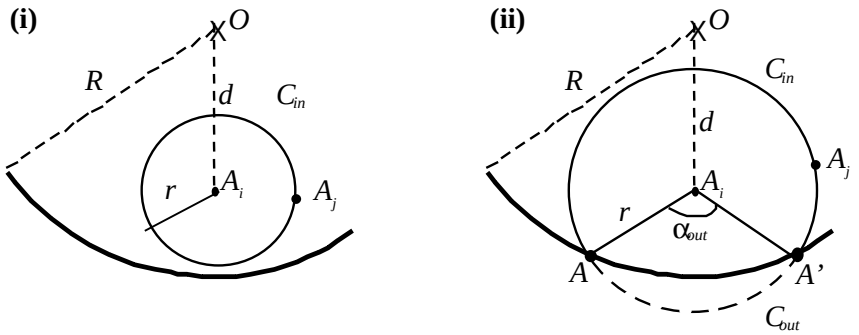


Figure C12.a : Deux cas de position relative du cercle C_{ij} avec la bordure du domaine d'étude circulaire.

Dans ce deuxième cas, on peut facilement calculer α_{out} en développant le produit scalaire :

Equation C12.b : $\overrightarrow{OA}^2 = (\overrightarrow{OA_i} + \overrightarrow{A_iA})^2 = \overrightarrow{OA_i}^2 + \overrightarrow{A_iA}^2 + 2\overrightarrow{OA_i} \bullet \overrightarrow{A_iA}$

Comme $\overrightarrow{OA}^2 = R^2$, $\overrightarrow{OA_i}^2 = d^2$, $\overrightarrow{A_iA}^2 = r^2$, et $\overrightarrow{OA_i} \bullet \overrightarrow{A_iA} = drcos(\frac{\alpha_{out}}{2})$ on obtient :

Equation C12.c : $\cos(\frac{\alpha_{out}}{2}) = \frac{R^2 - d^2 - r^2}{2rd}$

Et finalement :

Equation C12.d : $\alpha_{out} = 2Arccos\left(\frac{R^2 - d^2 - r^2}{2rd}\right)$

C13. Cas d'un domaine rectangulaire.

Le cas d'un domaine rectangulaire est un peu plus difficile, parce que il peut y avoir différents types d'intersections entre le cercle C_{ij} et les 4 côtés du domaine d'étude. Pour les déterminer, nous avons comparé la distance r aux distances d_1, d_2, d_3 et d_4 entre le point A_i et les 4 côtés, puis aux distances entre A_i et les 4 coins du rectangle (figure C13.a).

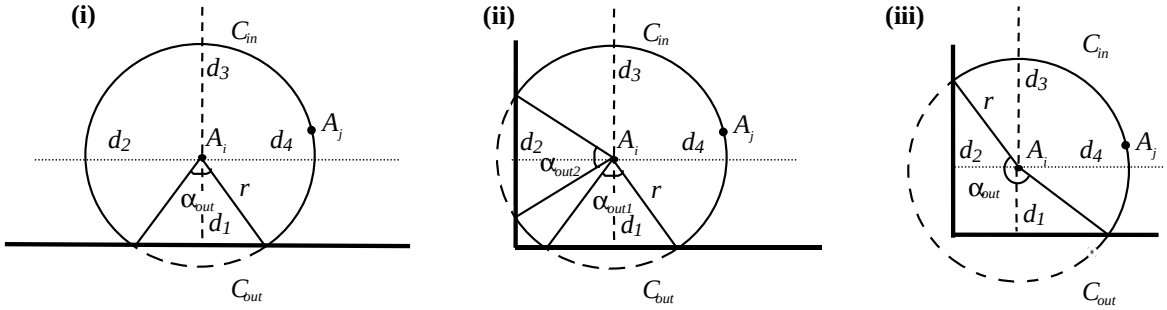


Figure C13.a : Différents cas de position relative du cercle Cij avec la bordure du domaine d'étude rectangulaire.

Pour chaque point A_i, l'angle α_{out} peut être calculé en tenant compte des contributions de chaque côté et de chaque coin du rectangle. Ainsi, si un côté a 2 points d'intersection avec le cercle C_{ij} sa contribution à α_{out} est de $2Arccos(d/r)$ (figure C13.a.(i)). Dans la figure (C13.a.(ii)), deux cotés adjacents participent chacun pour $2Arccos(d/r)$, et on obtient : $\alpha_{out} = 2Arccos(d_1/r) + 2Arccos(d_2/r)$. Par contre, si un côté a un seul point d'intersection avec le cercle $C_{ij,}$ parce qu'un coin du rectangle est inclus dedans (figure C13.a.(iii)), sa contribution à α_{out} est seulement de $Arccos(d/r)$, et le coin inclus dans le cercle C_{ij} apporte une contribution de $\pi/2$. Dans la figure (C13.a.(iii)), deux cotés adjacents participent chacun pour $Arccos(d/r)$, et en tenant compte de la contribution du coin inclus dans C_{ij} on obtient : $\alpha_{out} = Arccos(d_1/r) + \pi/2 + Arccos(d_2/r)$.

Cette méthode permet de dénombrer 27 configurations, qui correspondent aux 8 cas élémentaires qui figurent dans le tableau (C13.b) : pas d'intersection, intersection avec 1, 2 ou 3 côtés, avec ou sans coins inclus dans le cercle C_{ij}. Nous n'avons pas tenu compte des cas d'intersection avec les 4 côtés du rectangle, qui correspondent à des distances r trop grandes. Les 4 premiers cas correspondent aux formules classiques disponibles dans la littérature[342], et les 4 derniers permettent d'étendre les calculs de K(r) jusqu'à des distances r inférieure à la moitié de la longueur du rectangle, et sont utiles dans le cas de domaines d'étude allongés (par exemple des transects).

[342] On trouve parfois des formules différentes, mais équivalentes, qui utilisent par exemple la fonction Arctan.

Configuration		Formule explicite de α_{out}
$r \le d_1, d_2, d_3, d_4$	—	$\alpha_{out} = 0$
$\begin{cases} r > d_1 \\ r \le d_2, d_3, d_4 \end{cases}$	—	$\alpha_{out} = 2Arccos(d_1 / r)$
$\begin{cases} r > d_1, d_2 \\ r \le d_3, d_4 \end{cases}$	$r^2 \le d_1^2 + d_2^2$	$\alpha_{out} = 2Arccos(d_1 / r) + 2Arccos(d_2 / r)$
$\begin{cases} r > d_1, d_2 \\ r \le d_3, d_4 \end{cases}$	$r^2 > d_1^2 + d_2^2$	$\alpha_{out} = \pi / 2 + Arccos(d_1 / r) + Arccos(d_2 / r)$
$\begin{cases} r > d_1, d_3 \\ r \le d_2, d_4 \end{cases}$	—	$\alpha_{out} = 2Arccos(d_1 / r) + 2Arccos(d_3 / r)$
$\begin{cases} r > d_1, d_2, d_3 \\ r \le d_4 \end{cases}$	$\begin{cases} r^2 \le d_1^2 + d_2^2 \\ r^2 \le d_2^2 + d_3^2 \end{cases}$	$\alpha_{out} = 2Arccos(d_1 / r) + 2Arccos(d_2 / r) + 2Arccos(d_3 / r)$
$\begin{cases} r > d_1, d_2, d_3 \\ r \le d_4 \end{cases}$	$\begin{cases} r^2 \le d_1^2 + d_2^2 \\ r^2 > d_2^2 + d_3^2 \end{cases}$	$\alpha_{out} = \pi / 2 + 2Arccos(d_1 / r) + Arccos(d_2 / r) + Arccos(d_3 / r)$
$\begin{cases} r > d_1, d_2, d_3 \\ r \le d_4 \end{cases}$	$\begin{cases} r^2 > d_1^2 + d_2^2 \\ r^2 > d_2^2 + d_3^2 \end{cases}$	$\alpha_{out} = \pi + Arccos(d_1 / r) + Arccos(d_3 / r)$

Tableau C13.b : Formules explicites pour le calcul de α_{out} dans les différentes configurations possibles.

C14. Cas d'un domaine de forme complexe.

La forme du domaine d'étude sur lequel on souhaite estimer la fonction K(r) n'est pas toujours aussi simple qu'un rectangle ou un disque : soit que la placette étudiée soit de forme plus complexe, soit qu'il soit nécessaire d'exclure du calcul des zones correspondant à des hétérogénéité (cf. 321). On a alors des domaines d'étude de formes complexes (figure C14.a).

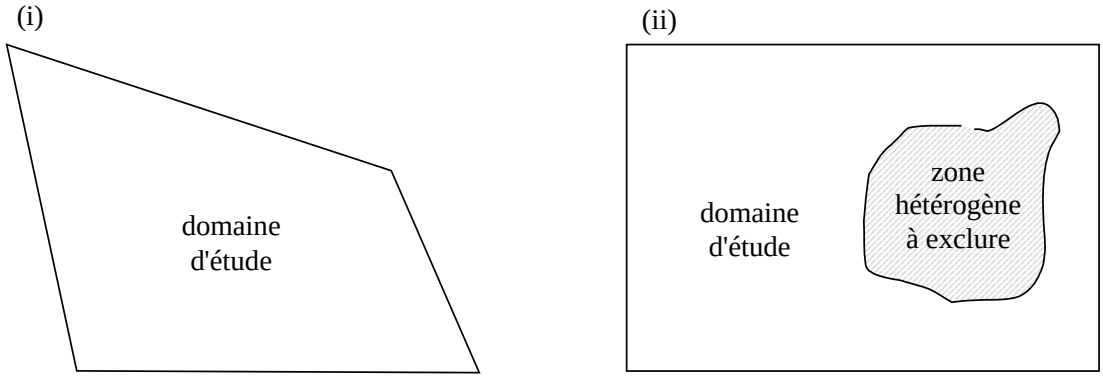


Figure C14.a : Deux exemples de domaines d'étude de forme complexe.

Pour de tels domaines de formes complexes, j'ai calculé et explicité les corrections des effets de bord en utilisant la méthode suivante :

- Dans un premier temps, on approche la forme réelle du domaine d'étude en partant d'une forme simple initiale (disque ou rectangle) à laquelle on enlève des polygones, soit pour modifier les limites extérieures du domaine, soit pour enlever des zones à l'intérieur (figure C14.b). Pour faciliter les calculs, ces polygones sont décomposés en triangles qui (i) ne doivent pas se superposer et (ii) ne doivent pas sortir des limites de la forme simple initiale choisie (figure C14.b). La précision de cette approximation, et donc concrètement le nombre de côtés des polygones et le nombre de triangles doit résulter d'un compromis entre précision et temps de calcul.

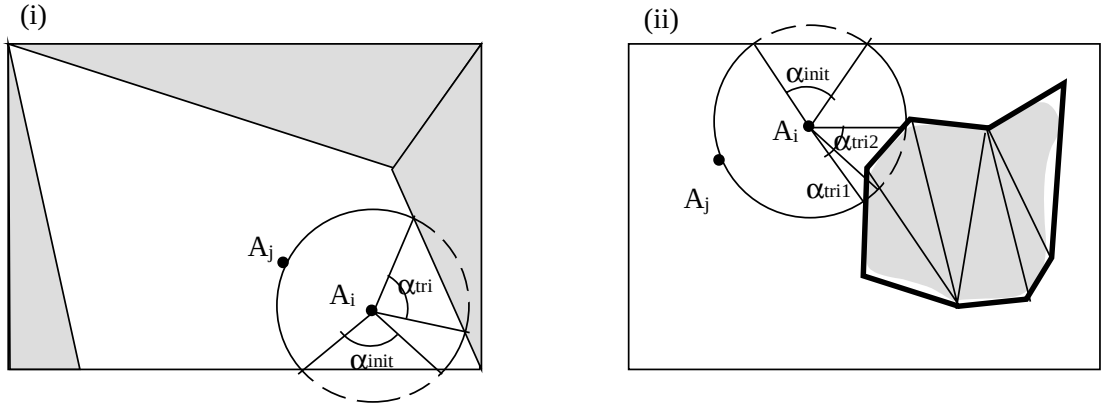


Figure C14.b : Approximation des domaines d'étude de forme complexe en partant d'un rectangle initial auquel on enlève des polygones, décomposés en triangles.

- Dans un deuxième temps, il est possible de calculer assez simplement l'angle α_{out} pour chaque point A_i du domaine d'étude[343] en tenant compte à la fois de la contribution de la forme simple initiale (α_{init}), pour laquelle on peut utiliser les formules décrites aux sous-

[343] On ne tient pas compte des points situés à l'intérieur d'un triangle.

chapitres précédents, et de la contribution de chaque triangle (α_{tri}). On obtient finalement l'équation (C14.c).

Equation C14.c : $$\alpha_{out} = \alpha_{init} + \sum_{triangles} \alpha_{tri}$$

La contribution d'un triangle ABC, α_{tri}, dépend de la position relative du triangle considéré et du cercle C_{ij}. La figure (C14.d) présente les différentes configurations, qui peuvent être identifiées en considérant les distances entre A_i et chaque sommet du triangle, ainsi que les points d'intersection entre le cercle C_{ij} et chaque côté du triangle. Pour chaque configuration, α_{tri} peut être calculé par les méthodes classiques de géométrie analytique. Le tableau (C14.e) résume les formules correspondantes.

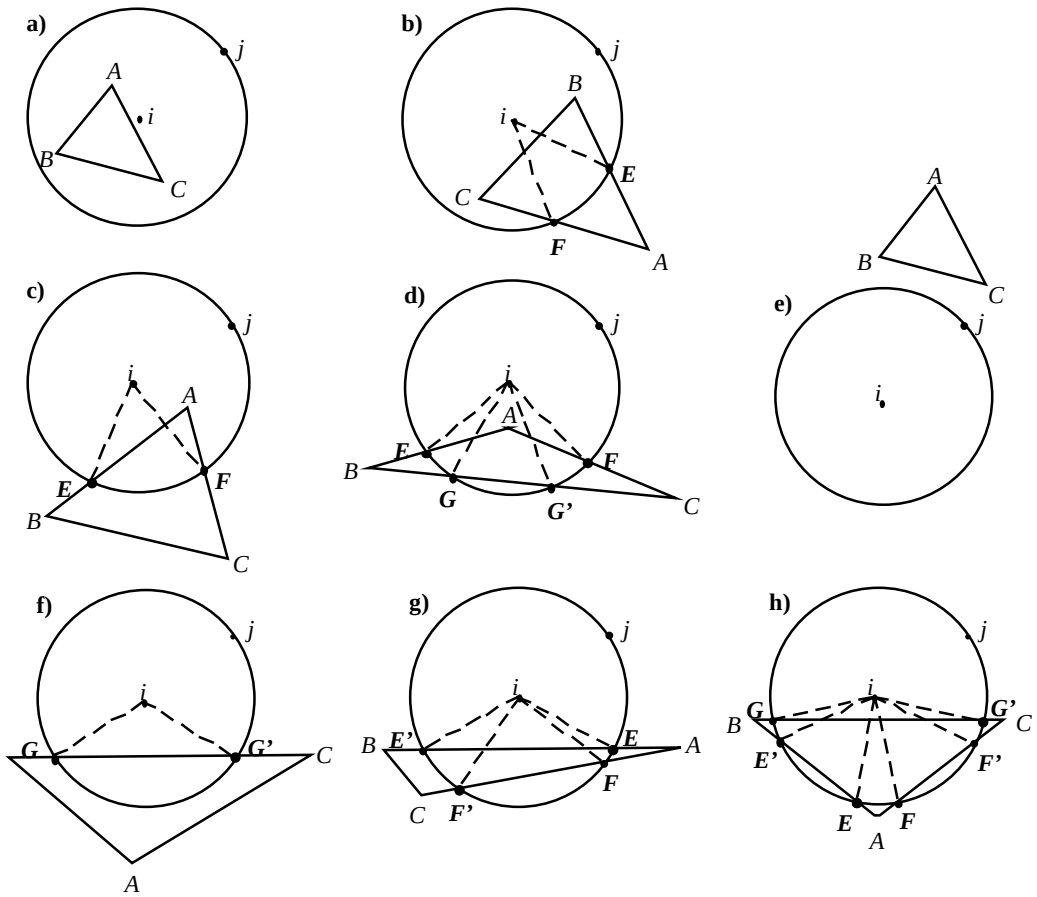


Figure C14.d : Différents cas de position relative du cercle C_{ij} avec un triangle.

Condition	Points d'intersection	Formules explicites de α_{tri} pour un triangle (ABC)
(a) A,B,C dans C_{ij}	—	$\alpha_{tri} = 0$
(b) B,C dans C_{ij} A dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = E\\(AC)\cap C_{ij} = F\end{cases}$	$\alpha_{tri} = Arccos\left(\frac{\vec{AiE}\bullet\vec{AiF}}{r^2}\right)$
(c) A dans C_{ij} B,C dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = E\\(AC)\cap C_{ij} = F\\(BC)\cap C_{ij} = \varnothing\end{cases}$	$\alpha_{tri} = Arccos\left(\frac{\vec{AiE}\bullet\vec{AiF}}{r^2}\right)$
(d) A dans C_{ij} B,C dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = E\\(AC)\cap C_{ij} = F\\(BC)\cap C_{ij} = (G,G')\end{cases}$	$\alpha_{tri} = Arccos\left(\frac{\vec{AiE}\bullet\vec{AiG}}{r^2}\right) + Arccos\left(\frac{\vec{AiG'}\bullet\vec{AiF}}{r^2}\right)$
(e) A,B,C dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = \varnothing\\(AC)\cap C_{ij} = \varnothing\\(BC)\cap C_{ij} = \varnothing\end{cases}$	$\alpha_{tri} = 0$
(f) A,B,C dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = \varnothing\\(AC)\cap C_{ij} = \varnothing\\(BC)\cap C_{ij} = (G,G')\end{cases}$	$\alpha_{tri} = Arccos\left(\frac{\vec{AiG}\bullet\vec{AiG'}}{r^2}\right)$
(g) A,B,C dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = (E,E')\\(AC)\cap C_{ij} = (F,F')\\(BC)\cap C_{ij} = \varnothing\end{cases}$	$\alpha_{tri} = Arccos\left(\frac{\vec{AiE'}\bullet\vec{AiF'}}{r^2}\right) + Arccos\left(\frac{\vec{AiF}\bullet\vec{AiE}}{r^2}\right)$
(h) A,B,C dehors	$\begin{cases}(AB)\cap C_{ij} = (E,E')\\(AC)\cap C_{ij} = (F,F')\\(BC)\cap C_{ij} = (G,G')\end{cases}$	$\alpha_{tri} = Arccos\left(\frac{\vec{AiG}\bullet\vec{AiE'}}{r^2}\right) + Arccos\left(\frac{\vec{AiE}\bullet\vec{AiF}}{r^2}\right) + Arccos\left(\frac{\vec{AiF'}\bullet\vec{AiG'}}{r^2}\right)$

Tableau C14.e : Formules explicites pour le calcul de α_{tri} pour un triangle *ABC* dans les différentes configurations possibles.

Annexe C2 : Montrons que "Un processus de mortalité complètement aléatoire ne modifie pas, en moyenne, la structure spatiale d'un peuplement".

C20.1. Posons le problème.

Considérons, à l'instant initial t=0, un semis de points S_0, de densité λ_0, réalisation d'un processus ponctuel P_0. La structure de S_0 est caractérisée par une fonction $K_0(r)$, telle que : $\lambda_0 K_0(r) = \underset{P_0}{E}(N_0(r))$, où $N_0(r)$ est le nombre de voisins à distance inférieure ou égale à r d'un point quelconque de S_0, et où l'espérance porte sur les réalisations de P_0 (cf. 122.1).

Entre l'instant initial t=0 et l'instant t=1, on applique un processus ponctuel d'éclaircie complètement aléatoire *Pe*, défini par la probabilité de survie ps, et on obtient un nouveau semis S_1 de densité $\lambda_1=\lambda_0$ps, constitué des arbres survivants. Notons P_1 le processus ponctuel associé. Comme précédemment, la structure spatiale de S_1 est caractérisée par une fonction $K_1(r)$ telle que : $\lambda_1 K_1(r) = \underset{P_1}{E}(N_1(r))$, où $N_1(r)$ est le nombre de voisins à distance inférieure ou égale à r d'un point quelconque de S_1, et où l'espérance porte cette fois sur les réalisations de P_1.

C20.2. Démonstration.

Considérons un point quelconque de S_1, A_i , et soit $N_1(A_i,r)$ le nombre de voisins dans S_1 à distance inférieure ou égale à r de A_i. Ces voisins sont les voisins de A_i dans S_0 qui ont survécu au processus d'éclaircie complètement aléatoire entre t=0 et t=1. Notons également $N_0(A_i,r)$ le nombre de voisins dans S_0 à distance inférieure ou égale à r de A_i. En moyenne, seule une proportion ps a survécue, si bien qu'on peut écrire :

$\underset{Pe}{E}(N_1(A_i,r)) = psN_0(A_i,r)$ où l'espérance porte cette fois sur les réalisations de P_e.

Cette égalité étant vérifiée quelque soit le semis initial S_0, on peut la généraliser à l'espérance sur P_0 :

$$\underset{P_0}{E}(\underset{Pe}{E}(N_1(r))) = ps\,\underset{P_0}{E}(N_0(r))$$

ou encore, comme P_1 est le processus issu de la composition de P_0 et de P_e :

$$\underset{P_1}{E}(N_1(r)) = ps\,\underset{P_0}{E}(N_0(r))$$

En utilisant les fonctions K(r), on peut donc écrire : $\lambda_1 K_1(r) = ps\lambda_0 K_0(r)$

et finalement, comme $\lambda_1=\lambda_0$ps, on obtient : $K_1(r) = K_0(r)$

On peut donc conclure que les deux processus P_0 et P_1 ont bien la même structure, ou encore que S_1 a bien, en moyenne, la même structure que S_0.

Annexe C3 : Calcul de g(r) pour un processus de Neyman-Scott.

C31. Calculons tout d'abord la fonction $g_1(r)$ correspondant à un seul agrégat.

C31.1. Posons le problème.

Considérons un agrégat dont les points sont répartis, dans un disque D (de centre O, de rayon R), selon un processus de Poisson d'intensité λ_1. Par définition du processus de Poisson, l'espérance du nombre de points dans l'agrégat, N_{fils}, vaut :

$$N_{fils} = \lambda_1 \pi R^2$$

Soit A_i un point quelconque de l'agrégat, à la position (x_i,y_i), et soit $\vec{r}$ un vecteur quelconque de norme r. Notons $n_1(A_i,\vec{r},dS)$ l'espérance du nombre de voisins du point A_i situés dans la surface élémentaire dS centrée à la position $(x',y')=(x_i,y_i)+\vec{r}$. Si (x',y') est à l'intérieur du disque D, par définition du processus de Poisson on peut écrire : $n_1(A_i,\vec{r},dS) = \lambda_1 dS$. Inversement, si (x',y') est à l'extérieur du disque D, $n_1(A_i,\vec{r},dS)=0$.

Soit $H(\vec{r})$ l'ensemble des positions (x,y) du disque telles que la position translatée $(x',y')=(x,y)+\vec{r}$ est encore dans D, et notons $h(\vec{r})$ l'aire de $H(\vec{r})$. D'après ce qui précède, l'espérance du nombre de voisins d'un point A_i quelconque de l'agrégat, situés dans une surface élémentaire dS centrée en $(x',y')=(x_i,y_i)+\vec{r}$ peut s'écrire :

$$E(n_1(\vec{r},dS)) = \frac{h(\vec{r})}{\pi R^2} * \lambda_1 dS + \frac{\pi R^2 - h(\vec{r})}{\pi R^2} * 0 = \frac{h(\vec{r})}{\pi R^2} \lambda_1 dS$$

C31.2. Comment relier g(r) à h(r) ?

Pour un vecteur $\vec{r}$ fixé, $H(\vec{r})$ correspond à l'intersection du disque D (de centre 0, de rayon R) et de son image par la translation de vecteur $-\vec{r}$, le disque D' (de centre O', de rayon R'). En particulier, si r>2R, $H(\vec{r})$ est vide et $h(\vec{r})=0$. La figure (C31.a) illustre la construction de $H(\vec{r})$ pour un cas particulier où r<2R.

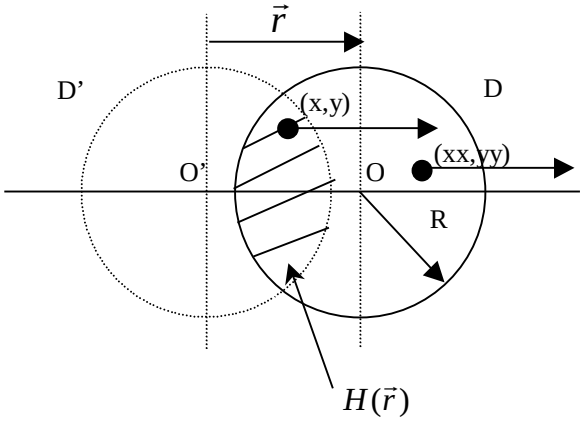


Figure C31.a : construction de $H(\vec{r})$: exemple d'une position (x,y) dont l'image est encore dans D, et d'une position (xx,yy) dont l'image n'est plus dans D.

L'aire de H($\vec{r}$) est indépendante de la direction du vecteur $\vec{r}$, elle ne dépend que de sa norme r. On peut donc calculer l'espérance du nombre de voisins situés dans une surface élémentaire dS à distance r d'un point quelconque de l'agrégat :

$$E(n_1(r,dS)) = \frac{h(r)}{\pi R^2}\lambda_1 dS$$

Soit $g_1(r)$ la fonction de densité de paires de points de l'agrégat. Par définition de $g_1(r)$ on peut écrire :

$$E(n_1(r,dS)) = \lambda_1 g_1(r) dS$$

et donc :

$$g_1(r) = \frac{h(r)}{\pi R^2}$$

En particulier, pour les distances r>2R, on a $g_1(r)=0$.

C31.3. Calcul de h(r) et expression finale de $g_1(r)$.

Il est possible de calculer h(r) par des considérations géométriques simples (figure C31.b).

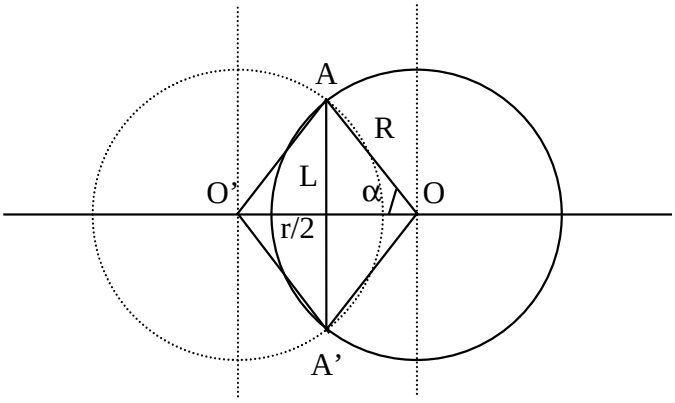


Figure C31.b : calcul de h(r).

L'aire h(r) résulte en particulier de la superposition des deux secteurs angulaires $O\hat{A}A'$ et $O'\hat{A}A'$: $O\hat{A}A'+O'\hat{A}A' = h(r) + OAO'A'$. L'aire de $O\hat{A}A'$ et $O'\hat{A}A'$ est égale à : $\pi R^2 \frac{2\alpha}{2\pi}$, où l'angle α vérifie : $R\cos(\alpha) = \frac{r}{2}$. L'aire du losange OAO'A' est égale à : rL, où $L = \sqrt{R^2 - \frac{r^2}{4}}$.

Finalement, on obtient : $$h(r) = 2R^2\left[Arccos(\frac{r}{2R}) - \frac{r}{2R}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R^2}}\right]$$

et donc : $$g_1(r) = \frac{2}{\pi}\left[Arccos(\frac{r}{2R}) - \frac{r}{2R}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R^2}}\right]$$ si r<2R, et $g_1(r)=0$ sinon.

C32. Calculons maintenant la fonction g(r) pour un processus de Neyman-Scott.

C32.1. Posons le problème.

Considérons un processus ponctuel de Neyman-Scott[344] défini sur un domaine d'étude de surface S, constitué de N_{ag} agrégats dont les centres sont répartis suivant un processus de Poisson. Les points de chaque agrégat sont répartis, dans un disque de rayon R, selon un processus de Poisson d'intensité λ_1. Notons N_{fils} l'espérance du nombre de points dans un agrégat.

La densité du processus de Neyman-Scott peut donc s'écrire :

$$\lambda = \frac{N_{ag} N_{fils}}{S} \qquad \text{avec} \quad N_{fils} = \pi R^2 \lambda_1$$

Soit A_i un point quelconque d'une réalisation de ce processus, et notons $n(A_i,r,dS)$ le nombre de points voisins situés dans la surface élémentaire dS à une distance r de A_i. Par définition de g(r) (cf. 112.4),

$$E(n(A_i, r, dS) = \lambda g(r) dS$$

C32.2. Calcul de $n(A_i,r,dS)$ et expression finale de g(r).

On peut décomposer $n(A_i,r,dS)$ en : $n_1(A_i,r,dS)$ le nombre de voisins issus du même agrégat ; et $n_2(A_i,r,dS)$: le nombre de voisins issus d'autres agrégats.

- L'espérance du nombre de voisins provenant du même agrégat peut s'exprimer avec la fonction densité de paires de points d'un agrégat, $g_1(r)$, calculée précédemment : $E(n_1(A_i, r, dS)) = \lambda_1 g_1(r) dS$

- Comme les agrégats sont indépendants, l'espérance du nombre de voisins provenant des (N_{ag}-1) autres agrégats, à distance r de A_i, est : $E(n_2(A_i, r, dS)) = \frac{(N_{ag} - 1) N_{fils}}{S} dS$

Finalement, on obtient : $$E(n(A_i, r, dS) = \lambda g(r) dS = \lambda_1 g_1(r) dS + \frac{(N_{ag} - 1) N_{fils}}{S} dS$$

soit : $$g(r) = \frac{\lambda_1}{\lambda} g_1(r) + \frac{N_{ag} - 1}{N_{ag}}$$

ce qui permet de conclure :

$$\boxed{g(r) = \begin{cases} \dfrac{N_{ag} - 1}{N_{ag}} + \dfrac{2S}{N_{ag} \pi^2 R^2} \left[Arccos(\dfrac{r}{2R}) - \dfrac{r}{2R} \sqrt{1 - \dfrac{r^2}{4R^2}} \right] & si\ r < 2R \\ \dfrac{N_{ag} - 1}{N_{ag}} \quad si\ r \geq 2R \end{cases}}$$

[344] Selon la définition donnée au paragraphe (113.4).

Annexe C4 : Calcul de g(r) pour un processus doublement agrégatif.

C40.1. Posons le problème.

Considérons un processus ponctuel doublement agrégatif[345] défini sur un domaine d'étude de surface S, constitué de N_{ag1} macro agrégats de rayon R_1 dont les centres sont répartis suivant un processus de Poisson. Les points de chaque agrégats sont répartis, dans un disque de rayon R_1, selon un processus de Neyman-Scott de paramètres N_{ag2}, R_2 et N_{fils}, c'est-à-dire que chaque macro agrégat est constitué de N_{ag2} micro agrégats de rayon R_2 et comportant en moyenne N_{fils} points.

La densité du processus à l'intérieur de chaque micro agrégat peut s'écrire :

$$\lambda_2 = \frac{N_{fils}}{\pi R_2{}^2}$$

Et la densité globale du processus doublement agrégatif vaut :

$$\lambda = \frac{N_{ag1} N_{ag2} N_{fils}}{S}$$

C40.2. Calcul de g(r).

Soit A_i un point quelconque d'une réalisation de ce processus, et notons $n(A_i,r,dS)$ le nombre de points voisins situés dans la surface élémentaire dS à une distance r de A_i. Par définition de g(r) (cf. 112.4),

$$E(n(Ai,r,dS) = \lambda g(r) dS$$

On peut décomposer $n(A_i,r,dS)$ en : $n_A(A_i,r,dS)$: le nombre de voisins provenant du même micro agrégat ; $n_B(A_i,r,dS)$: le nombre de voisins provenant des autres micro agrégats à l'intérieure du même macro agrégat ; et $n_C(A_i,r,dS)$ le nombre de voisins qui proviennent d'autres macro agrégats.

- L'espérance du nombre de voisins provenant du même micro agrégat peut s'exprimer avec la fonction densité de paires de points d'un agrégat de rayon R_2, qu'on notera $g_A(r)$ et qui correspond au calcul effectué en annexe (C3) :

$$E(n_A(A_i,r,dS)) = \lambda_2 g_A(r) dS$$

avec : $$g_A(r) = \frac{2}{\pi}\left[Arccos(\frac{r}{2R_2}) - \frac{r}{2R_2}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R_2^2}} \right]$$ si $r<2R_2$, et $g_A(r)=0$ sinon.

[345] Selon la définition donnée au paragraphe (152.5).

- Par construction, la structure d'un macro agrégat suit les mêmes contraintes que celle d'un agrégat : le domaine est limité à un cercle. Pour le calcul de $n_B(A_i,r,dS)$, comme les micro agrégats sont indépendants les uns des autres, tout se passe comme si on avait un agrégat de $(N_{ag2}-1)N_{fils}$ points dans un disque de rayon[346] R_1. L'espérance du nombre de voisins provenant des autres micro agrégats à l'intérieure du même macro agrégat peut donc s'exprimer avec la fonction densité de paires de points d'un agrégat de rayon R_1, qu'on notera $g_B(r)$ (cf. annexe C3) :

$$E(n_B(A_i,r,dS)) = \frac{(N_{ag2}-1)N_{fils}}{\pi R_1^{\,2}} g_B(r)dS$$

avec : $$g_B(r) = \frac{2}{\pi}\left[Arccos(\frac{r}{2R_1}) - \frac{r}{2R_1}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R_1^2}}\right]$$ si $r<2R_1$, et $g_B(r)=0$ sinon.

- Comme les macro agrégats sont indépendants, l'espérance du nombre de voisins provenant des $(N_{ag1}-1)$ autres macro agrégats, à distance r de A_i, est :

$$E(n_C(A_i,r,dS)) = (N_{ag1}-1)\frac{N_{ag2}N_{fils}}{S}dS$$

Finalement, on obtient :

$$E(n(A_i,r,dS) = \lambda g(r)dS = \lambda_2 g_A(r)dS + \frac{(N_{ag2}-1)N_{fils}}{\pi R_1^{\,2}} g_B(r)dS + (N_{ag1}-1)\frac{N_{ag2}N_{fils}}{S}dS$$

soit :

$$g(r) = \frac{\lambda_2}{\lambda} g_A(r) + \frac{(N_{ag2}-1)N_{fils}}{\pi R_1^{\,2}\lambda} g_B(r) + \frac{N_{ag1}-1}{N_{ag1}}$$

ce qui permet de conclure :

$$g(r)=\begin{cases} \bullet\ \frac{N_{ag1}-1}{N_{ag1}} + \frac{2S(N_{ag2}-1)}{N_{ag1}N_{ag2}\pi^2 R_1^{\,2}}\left[Arccos(\frac{r}{2R_1}) - \frac{r}{2R_1}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R_1^{\,2}}}\right] \\ \qquad + \frac{2S}{N_{ag1}N_{ag2}\pi^2 R_2^{\,2}}\left[Arccos(\frac{r}{2R_2}) - \frac{r}{2R_2}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R_2^{\,2}}}\right] \quad si\ r < 2R_2 \\ \bullet\ \frac{N_{ag1}-1}{N_{ag1}} + \frac{2S(N_{ag2}-1)}{N_{ag1}N_{ag2}\pi^2 R_1^{\,2}}\left[Arccos(\frac{r}{2R_1}) - \frac{r}{2R_1}\sqrt{1-\frac{r^2}{4R_1^{\,2}}}\right] \quad si\ r < 2R_1\ et\ r \geq 2R_2 \\ \bullet\ \frac{N_{ag1}-1}{N_{ag1}} \quad si\ r \geq 2R_1 \end{cases}$$

[346] A condition que R_2 soit petit devant R_1.

Annexe C5 : Calcul des états d'équilibre (stables) du modèle défini au sous-chapitre (234).

Considérons le système dynamique couplé défini au paragraphe (234.6) :

Equation C51.a :
$$\begin{cases} \dfrac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(S_G) - c_i\right] & i = 1...n \\ \dfrac{dC(S_G)}{dt} = \dfrac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \dfrac{C(S_G)}{V}\left[\sum_i a_i N(A_i)\right] \end{cases}$$

C51. Quels sont les états d'équilibre de ce système ?

Pour ce système simple (!), le calcul des états d'équilibre est immédiat :

Equation C51.b :
$$\frac{dN(A_i)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad N^*(A_i) = 0 \quad ou \quad C^*(S_G) = c_i$$

et

Equation C51.c :
$$\frac{dC(S_G)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad \sum_i a_i N^*(A_i) = \frac{q}{C^*(S_G)}\left[C_0 - C^*(S_G)\right]$$

L'équation (C51.b) implique que seuls des arbres ayant la même valeur c_i peuvent survivre en même temps. On obtient donc deux types d'états d'équilibre, selon que des arbres survivent ou non :

- Le type (E1) correspond à la disparition de tous les arbres, et dans ce cas la concentration à l'équilibre du sol se stabilise à C_0 (équation C51.d).

Equation C51.d :
$$\forall i, N^*(A_i) = 0 \qquad \text{et} \qquad C^*(S_G) = C_0$$

- Le type (E2) correspond à la situation où un ou plusieurs arbres, ayant une même compétitivité $c_i=c_{i0}$, survivent à l'équilibre. Dans ce cas la concentration du compartiment sol se stabilise à la valeur ci_0. Soit N_{surv} le nombre d'arbres survivants. Si tous sont identiques (même paramètres a_{i0} et b_{i0}, et même conditions initiales), les valeurs de $N^*(A_i)$ sont identiques et peuvent être calculées d'après l'équation (C51.e)[347]. Notons que cet équilibre n'a de sens biologique que si $N^*(A_i)>0$, c'est-à-dire $c_{i0}<C_0$: j'appelerai cette condition la condition de survie.

Equation C51.e :
$$C^*(S_G) = c_{i0} \quad \text{et} \quad N^*(A_i) = \begin{cases} \dfrac{1}{N_{surv}} \dfrac{q}{a_{i0}c_{i0}}\left[C_0 - c_{i0}\right] & si \quad c_i = c_{i0} \\ 0 & sinon \end{cases}$$

[347] Toutefois, si certains arbres ont des a_i ou b_i différents, ou si les conditions initiales sont variables, on ne peut pas conclure car le problème est dégénéré : il y a N_{surv} inconnues pour une équation.

C52. Rappel sur la stabilité d'un état d'équilibre.

Un état d'équilibre (x_i^*, i=1...n) est dit localement stable si, pour une perturbation infinitésimale ($x_i=x_i^*+dx_i$, i=1...n) la dynamique du système le ramène toujours vers l'état d'équilibre considéré. Si au contraire, au moins dans certains cas la dynamique amplifie la perturbation, l'équilibre est dit localement instable.

De façon générale, pour un système dynamique du type de l'équation (C52.a), on peut caractériser la stabilité d'un état d'équilibre (x_1^*, ..., x_n^*) en regardant les valeurs propres de la matrice Jacobienne du système estimée au point d'équilibre considéré (équation C52.b).

Equation C52.a :

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = f_1(x_1,...,x_n) \\ ... \\ \dfrac{dx_n}{dt} = f_n(x_1,...,x_n) \end{cases}$$

Equation C52.b :

$$J^* = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f_1}{\partial x_1} & ... & \dfrac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ & \dfrac{\partial f_i}{\partial x_j} & \\ \dfrac{\partial f_n}{\partial x_1} & & \dfrac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}_{(x_1^*,...,x_n^*)}$$

On a alors les résultats classiques suivants :

- Si toutes les valeurs propres de J^* ont une partie réelle strictement négative, alors l'équilibre est localement stable ;

- Si une valeur propre au moins a une partie réelle strictement positive, alors l'équilibre est localement instable ;

- enfin si les valeurs propres ont une partie réelle négative, mais que une au moins a une partie réelle nulle, le cas est dégénéré et on ne peut pas conclure sur la stabilité de l'équilibre par cette méthode, il est nécessaire de faire un développement au second degré.

C53. Quelle est la stabilité des états d'équilibre de notre modèle ?

En prenant des notations allégées (N_i pour $N(A_i)$; C pour $C(S_G)$), notre système peut s'écrire sous une forme similaire à celle de l'équation (C52.a) :

Equation C53.a :
$$\begin{cases} \dfrac{dN_i}{dt} = f_i(N_1,...,N_n,C) = a_i N_i [C - c_i] & i = 1...n \\ \dfrac{dC}{dt} = f_{n+1}(N_1,...,N_n,C) = \dfrac{q}{V}[C_0 - C] - \dfrac{C}{V}\left[\sum_i a_i N_i\right] \end{cases}$$

La matrice Jacobienne (équation C53.b) se simplifie grâce à la forme particulière de notre système (équation C53.c), ce qui nous permet de tester la stabilité de nos différents équilibres.

Equation C53.b :
$$J = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f_1}{\partial N_1} & ... & \dfrac{\partial f_1}{\partial N_n} & \dfrac{\partial f_1}{\partial C} \\ ... & \dfrac{\partial f_i}{\partial N_j} & ... & \dfrac{\partial f_i}{\partial C} \\ \dfrac{\partial f_n}{\partial N_1} & ... & \dfrac{\partial f_n}{\partial N_n} & \dfrac{\partial f_n}{\partial C} \\ \dfrac{\partial f_{n+1}}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_{n+1}}{\partial N_j} & \dfrac{\partial f_{n+1}}{\partial N_n} & \dfrac{\partial f_{n+1}}{\partial C} \end{pmatrix}$$

avec

Equation C53.c :
$$\frac{\partial f_i}{\partial N_i} = a_i[C - c_i] \qquad \frac{\partial f_{n+1}}{\partial N_i} = -a_i \frac{C}{V}$$
$$\frac{\partial f_i}{\partial N_{j \neq i}} = 0 \qquad et \qquad \frac{\partial f_{n+1}}{\partial C} = -\frac{q}{V} - \frac{\sum_i a_i N_i}{V}$$
$$\frac{\partial f_i}{\partial C} = a_i N_i$$

C53.1. Pour l'équilibre (E1) :

Comme tous les arbres disparaissent (équation C51.d) les termes $\dfrac{\partial f_i}{\partial C}$ s'annulent et finalement J^* peut s'écrire sous forme d'une matrice triangulaire inférieure :

Equation C53.d :
$$J^* = \begin{pmatrix} a_1(C_0 - c_1) & ...0... & 0 & 0 \\ 0 & ...a_i(C_0 - c_i)... & 0 & 0 \\ 0 & ...0... & a_n(C_0 - c_n) & 0 \\ -a_1\dfrac{C_0}{V} & ...-a_i\dfrac{C_0}{V}... & -a_n\dfrac{C_0}{V} & -\dfrac{q}{V} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont donc :

Equation C53.e :
$$\lambda_i = a_i(C_0 - c_i) \quad pour \quad i = 1...n \quad et \quad \lambda_{n+1} = -\frac{q}{V}$$

On a finalement 3 cas de figure :

- Si C_0 est strictement inférieur à tous les c_i ($C_0<c_i$), alors toutes les valeurs propres sont strictement négatives, et l'équilibre (E1) est localement stable. En termes biologiques, cela signifie que le sol est trop pauvre pour permettre la survie d'aucun des arbres considérés. L'absence d'arbres est donc bien un équilibre stable dans ce cas.

- Si par contre pour un arbre i au moins $c_i<C_0$, alors la matrice Jacobienne a une valeur propre positive, et dans ce cas l'équilibre (E1) est instable. Cela signifie simplement que le sol est assez fertile pour permettre le développement de l'arbre A_i, et donc l'absence d'arbres n'est pas un équilibre stable.

- Enfin si C_0 est inférieur aux c_i, mais qu'il existe un i tel que $C_0=c_i$, on se trouve dans un cas dégénéré où on ne peut pas conclure, et où il serait nécessaire[348] de regarder à l'ordre 2.

Notons que pour cet état d'équilibre, la condition de stabilité est aussi la condition de survie.

C53.2. Pour l'équilibre (E2), considérons dans un premier temps le cas où un seul arbre survit :

A une permutation des indices près, on peut considérer que ce survivant est l'arbre n. Dans ce cas, les termes $\frac{\partial f_i}{\partial C}$ s'annulent pour tous les i<n. La matrice Jacobienne s'écrit alors :

Equation C53.f : $$J=\begin{pmatrix} a_1(c_n-c_1) & ...0... & 0 & 0 \\ ...0... & ...a_i(c_n-c_i)... & ...0... & ...0... \\ 0 & ...0... & 0 & a_nN_n^* \\ -a_1\frac{c_n}{V} & ...-a_i\frac{c_n}{V}... & -a_n\frac{c_n}{V} & -\frac{q}{V}-a_n\frac{N_n^*}{V} \end{pmatrix}$$

Cette matrice est presque triangulaire inférieure. Les (n-1) premières valeurs propres sont données par les termes diagonaux (équation C53.g). Pour obtenir les deux autres valeurs propres, il suffit de résoudre l'équation (C53.h).

Equation C53.g : $$\lambda_i=a_i(c_n-c_i) \quad pour \quad i=1...n-1$$

Equation C53.h : $$\det\begin{vmatrix} -\lambda & a_nN_n^* \\ -a_n\frac{c_n}{V} & \left(-\frac{q}{V}-a_n\frac{N_n^*}{V}-\lambda\right) \end{vmatrix}=0$$

soit:

Equation C53.i : $$\lambda^2+\lambda(\frac{q}{V}+a_n\frac{N_n^*}{V})+a_n^2c_n\frac{N_n^*}{V}=0$$

On obtient donc :

Equation C53.j : $$\lambda_n=\frac{-(\frac{q}{V}+a_n\frac{N_n^*}{V})-\sqrt{\Delta}}{2} \quad et \quad \lambda_{n+1}=\frac{-(\frac{q}{V}+a_n\frac{N_n^*}{V})+\sqrt{\Delta}}{2}$$

[348] Cela nécessiterait des développement mathématiques assez lourds qui dépassent le cadre de cette thèse. J'ai donc choisi de négliger ce cas très particulier.

avec :

Equation C53.k : $$\Delta = (\frac{q}{V} + a_n \frac{N_n^*}{V})^2 - 4a_n^2 c_n \frac{N_n^*}{V}$$

Comme c_n et N^*_n sont tous les deux positifs, le discriminant est soit positif mais strictement inférieur à $(\frac{q}{V} + a_n \frac{N_n^*}{V})^2$, soit négatif, ce qui nous assure que les deux valeurs propres correspondantes ont des parties réelles strictement négatives.

Finalement, on a deux cas de figure:

- Si c_n correspond à la plus petite valeur des c_i, alors toutes les valeurs propres sont négatives et l'équilibre (E2) est stable. Ceci correspond au cas où l'arbre le plus compétitif est le seul à survivre sur le site. La condition (C_0>c_n) assure que sa survie est possible.

- Sinon, il existe un i tel que c_i<c_n, donc la valeur propre λ_i est positive, et l'équilibre est instable : l'arbre A_i, plus compétitif, peut se développer et éliminer ensuite l'arbre A_n.

C53.3. Dans le cas où m arbres, ayant un même c_{i0}, survivent, on peut montrer qu'on obtient exactement le même résultat.

Supposons (à une permutation près) que ces arbres soient les numéros (n-m+1) à n. Comme précédemment, les (n-m) premières valeurs propres sont données par les termes diagonaux (équation C53.l). Il nous reste à trouver les valeurs propres de la matrice résiduelle (équation C53.m). Plutôt que de calculer le déterminant de (MR-λI), il est plus simple dans ce cas particulier de résoudre directement l'équation des vecteurs propres (équation C53.n). A cause de la forme particulière de la matrice, il s'agit d'un cas dégénéré et on obtient finalement une équation du second ordre en λ (équation C53.o), tout à fait similaire à l'équation (C53.i). La suite du raisonnement est exactement le même qu'au paragraphe (C53.2), de même que la conclusion.

Equation C53.l : $$\lambda_i = a_i (c_n - c_i) \quad pour \quad i = 1...n-m$$

Equation C53.m : $$MR = \begin{pmatrix} 0 & ... & 0 & a_{n-m+1} N^*_{n-m+1} \\ ... & ... & ... & ... \\ 0 & ... & 0 & a_n N_n^* \\ -a_{n-m+1} \frac{c_{i0}}{V} & ... & -a_n \frac{c_{i0}}{V} & -\frac{q}{V} - \sum_{i=n-m+1}^{n} a_i \frac{N_i^*}{V} \end{pmatrix}$$

Equation C53.n : $$MR * \begin{pmatrix} x_1 \\ ... \\ x_m \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} x_1 \\ ... \\ x_m \end{pmatrix}$$

Equation C53.o : $$\lambda^2 + \lambda (\frac{q}{V} + \sum_{i=n-m+1}^{n} a_i \frac{N_i^*}{V}) + \sum_{i=n-m+1}^{n} a_i^2 c_{i0} \frac{N_i^*}{V} = 0$$

Annexe C6 : Détails du modèle de Huston & DeAngelis

Huston & DeAngelis (1994) proposent un modèle spatialisé de compétition pour une ressource du sol, que nous avons utilisé au sous-chapitre (251) pour construire un modèle théorique adapté à notre question spécifique.

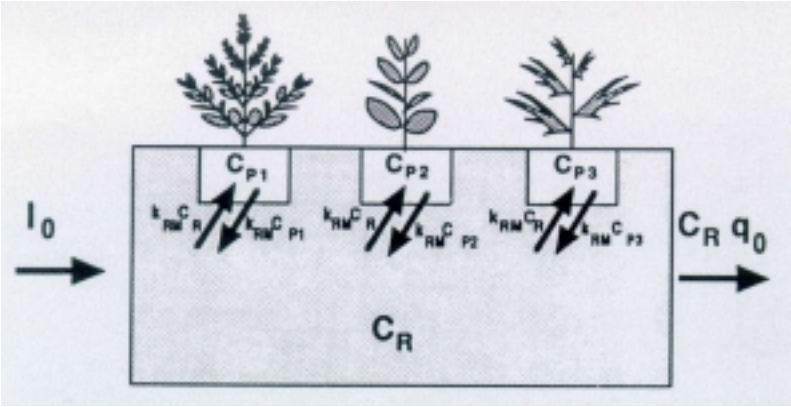


Figure C6.a : Schéma du modèle proposé par Huston & DeAngelis (1994).

L'équation (C6.b) présente les équations du modèle de Huston & DeAngelis (1994), avec les notations originales qui correspondent au schéma (C6.a). Pour pouvoir comparer ces équations plus facilement avec celles des modèles théoriques construits au chapitre (25), je propose également une traduction correspondant aux notations retenues pour ce mémoire (équation C6.c). Les paramètres supplémentaires utilisés par Huston & DeAngelis sont : γ_i la quantité de ressource contenue dans 1g de biomasse de l'espèce e_i, η_i le taux de recyclage de la ressource contenue dans la matière morte de l'espèce e_i, et k_i un paramètre du modèle de croissance de l'espèce e_i.

Equation C6.b :

$$\begin{cases} V_R \dfrac{dC_R}{dt} = I_0 - q_0 C_R - (nk_{RM})C_R + k_{RM} C_{P_1} + k_{RM} C_{P_2} + \ldots + k_{RM} C_{P_{n1}} \\ V_{P_i} \dfrac{dC_{P_i}}{dt} = k_{RM} C_R - k_{RM} C_{P_i} - \dfrac{\gamma_i r_{m_i} B_{P_i} C_{P_i}}{k_i + C_{P_i}} + \eta_i \gamma_i d_i B_{P_i} \\ \dfrac{dB_{P_i}}{dt} = \dfrac{r_{m_i} B_{P_i} C_{P_i}}{k_i + C_{P_i}} - d_i B_{P_i} \end{cases}$$

Equation C6.c :

$$\begin{cases} V(S_G)\dfrac{dC(S_G)}{dt} = qC_0 - qC(S_G) - (nq_i)C(S_G) + q_i C(L_1) + q_i C(L_2) + \ldots + q_i C(L_n) \\ V(L_i)\dfrac{dC(L_i)}{dt} = q_i C(S_G) - q_i C(L_i) - \dfrac{\gamma_i a_i N(A_i) C(L_i)}{k_i + C(L_i)} + \eta_i \gamma_i b_i N(A_i) \\ \dfrac{dN(A_i)}{dt} = \dfrac{a_i N(A_i) C(L_i)}{k_i + C(L_i)} - b_i N(A_i) \end{cases}$$

Il est toutefois important de noter que Huston & DeAngelis utilisent leur modèle au niveau agrégé, c'est-à-dire que chaque compartiment A_i représente non pas un individu, mais l'ensemble des individus de l'espèce e_i.

Annexe C7 : Calcul des états d'équilibre (stables) du modèle défini au sous-chapitre (251).

Considèrons le système dynamique couplé défini au paragraphe (251.4) :

Equation C71.a :
$$\begin{cases} \dfrac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(L_{i)} - c_i\right] & i = 1...n \\ \dfrac{dC(L_i)}{dt} = \dfrac{q_i}{V_i}[C(S_G) - C(L_i)] - \dfrac{a_i}{V_i} N(A_i)C(L_i) & i = 1...n \\ \dfrac{dC(S_G)}{dt} = \dfrac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \sum_i \dfrac{q_i}{V}\left[C(S_G) - C(L_i)\right] \end{cases}$$

C71. Quels sont les états d'équilibre de ce système ?

Pour ce système pas trop compliqué (!), le calcul des états d'équilibre est encore immédiat :

Equation C71.b :
$$\frac{dN(A_i)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad N^*(A_i) = 0 \quad ou \quad C^*(L_i) = c_i$$

Equation C71.c :
$$\frac{dC(L_i)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} si \quad N^*(A_i) = 0, \quad C^*(L_i) = C^*(S_G) \\ sinon \quad N^*(A_i) = \dfrac{q_i\left[C^*(S_G) - C^*(L_i)\right]}{a_i C^*(L_i)} \end{cases}$$

Equation C71.d :
$$\frac{dC(S_G)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_i q_i C^*(L_i)}{q + \sum_i q_i}$$

Les équations (C71.b) et (C71.c) définissent, pour chaque arbre A_i, deux états d'équilibre possibles :

- Soit l'arbre A_i n'a pas survécu (état E1(i)), et la concentration dans la zone de déplétion des ressources se stabilise à la même valeur que celle du sol (équation C71.e).

Equation C71.e : $N^*(A_i) = 0$ et $C^*(L_i)=C^*(S_G)$

- Soit l'arbre A_i survit (état E2(i)), impose la valeur de la concentration dans la zone de déplétion des ressources, et a biomasse active se stabilise à une valeur d'équilibre (équation C71.f). Notons que cet état d'équilibre n'a de sens biologique que si $N^*(A_i)>0$, c'est-à-dire si $c_i<C^*(S_G)$: il s'agit de la condition de survie de ce modèle.

Equation C71.f : $C^*(L_i) = c_i$ et $N^*(A_i) = \dfrac{q_i}{a_i}\left[\dfrac{C^*(S_G)}{c_i} - 1\right]$

Pour le compartiment S_G, l'équation (C71.d) peut se simplifier, et finalement l'état d'équilibre ne dépend plus que des arbres A_i qui ont survécu (équation C71.g). Notons que cette condition impose également que $C^*(S_G)<C_0$.

Equation C71.g :

$$C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_{itqN^*(Ai)>0} q_i c_i}{q + \sum_{itqN^*(Ai)>0} q_i}$$

Finalement, un état d'équilibre du peuplement est une combinaison des état E1(i) et E2(i) pour les arbres, et une valeur de $C^*(R)$ calculée par l'équation (C71.g). Nous avons donc *a priori* 2^n états d'équilibres possibles. Toutefois, la contrainte de survie pour l'équilibre E2(i) nous amène à rejeter une partie de ces états d'équilibre potentiels.

C72. Expression de la condition de stabilité globale.

En prenant, comme dans l'annexe (C6), des notations allégées (N_i pour $N(A_i)$; L_i pour $C(L_i)$; et C pour $C(S_G)$), notre système peut s'écrire sous une forme similaire à l'équation (C62.a) :

Equation C72.a :

$$\begin{cases} \dfrac{dN_i}{dt} = f_{2i-1}(N_1, L_1, ..., N_n, L_n, C) = a_i N_i [L_i - c_i] & i = 1...n \\ \dfrac{dL_i}{dt} = f_{2i}(N_1, L_1, ..., N_n, L_n, C) = \dfrac{q_i}{V_i}[C - L_i] - \dfrac{a_i}{V_i} N_i L_i & i = 1...n \\ \dfrac{dC}{dt} = f_{2n+1}(N_1, L_1, ..., N_n, L_n, C) = \dfrac{q}{V}[C_0 - C] - \sum_i \dfrac{q_i}{V}[C - L_i] \end{cases}$$

La matrice Jacobienne (équation C72.b) se simplifie grâce à la forme particulière de notre système (équation C72.c). Avec ces simplifications, la matrice jacobienne finale est diagonale par blocs, avec une ligne et une colonne non nulles (Equation C72.d).

Equation C72.b :

$$J = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f_1}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_1}{\partial L_1} & \cdots & \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_1}{\partial C} \\ \dfrac{\partial f_2}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_2}{\partial L_1} & \cdots & \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_2}{\partial C} \\ \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_j} & \dfrac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_j} & \cdots & \cdots \\ \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_{2i}}{\partial N_j} & \dfrac{\partial f_{2i}}{\partial L_j} & \cdots & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ \dfrac{\partial f_{2n+1}}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_{2n+1}}{\partial L_1} & \cdots & \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_{2n+1}}{\partial C} \end{pmatrix}$$

avec

Equation C72.c :

$$\frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_i} = a_i[L_i - c_i] \qquad \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_i} = a_i N_i \qquad \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial C} = 0$$

$$\frac{\partial f_{2i}}{\partial N_i} = -\frac{a_i}{V_i} L_i \quad ; \quad \frac{\partial f_{2i}}{\partial L_i} = -\frac{q_i}{V_i} - \frac{a_i}{V_i} N_i \quad ; \quad \frac{\partial f_{2i}}{\partial C} = \frac{q_i}{V_i}$$

$$\frac{\partial f_{2n+1}}{\partial N_i} = 0 \qquad \frac{\partial f_{2n+1}}{\partial L_i} = \frac{q_i}{V} \qquad \frac{\partial f_{2n+1}}{\partial C} = -\frac{q}{V} - \sum_i \frac{q_i}{V}$$

$$et \quad \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_{j \neq i}} = \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_{j \neq i}} = \frac{\partial f_{2i}}{\partial N_{j \neq i}} = \frac{\partial f_{2i}}{\partial L_{j \neq i}} = 0$$

Equation C72.d :

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial L_1} & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial L_1} & 0 & 0 & \dots & \frac{\partial f_2}{\partial C} \\ 0 & 0 & \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_j} & \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_j} & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \frac{\partial f_{2i}}{\partial N_j} & \frac{\partial f_{2i}}{\partial L_j} & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \frac{\partial f_{2n+1}}{\partial L_1} & \dots & \dots & \dots & \frac{\partial f_{2n+1}}{\partial C} \end{pmatrix}$$

Malheureusement, je n'ai pas réussi à calculer simplement les valeurs propres de cette matrice, même pour les états d'équilibre, donc je n'ai pas pu conclure sur la stabilité globale du système.

C73. Condition de stabilité individuelle.

Il est beaucoup plus facile de regarder la condition de stabilité d'un sous-système (A_i, L_i), ce qui revient à regarder pour un arbre A_i particulier la stabilité de $N(A_i)$ et $C(L_i)$ lors de petites variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$ autour de l'équilibre. Ce calcul partiel ne préjuge en rien de la stabilité du système global, par contre si le sous-système est instable le système global l'est *a fortiori*.

Pour un sous-système (A_i, L_i) la matrice jacobienne est beaucoup plus simple (équation C73.a), ce qui nous permet de calculer les valeurs propres pour les deux types d'états d'équilibre.

Equation C73.a :
$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_i} & \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_i} \\ \frac{\partial f_{2i}}{\partial N_i} & \frac{\partial f_{2i}}{\partial L_{i\ i}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_i[L_i - c_i] & a_i N_i \\ -\frac{a_i}{V_i} L_i & -\frac{q_i}{V_i} - \frac{a_i}{V_i} N_i \end{pmatrix}$$

C73.1. Pour l'équilibre (E1(i)) :

L'équilibre E1(i) correspond au cas où l'arbre A_i n'a pas survécu. En remplaçant N_i^* et L_i^* par leurs valeurs (équation C71.e), on peut préciser la valeur de la matrice jacobienne au point d'équilibre :

Equation C73.b :
$$J = \begin{pmatrix} a_i[C^* - c_i] & 0 \\ -\frac{a_i}{V_i} C^* & -\frac{q_i}{V_i} \end{pmatrix}$$

Les deux valeurs propres associées sont donc : $\lambda_1 = a_i[C^* - c_i] \quad et \quad \lambda_2 = -\frac{q_i}{V_i}$.

Notons que λ_2 est toujours négative, et que le signe de λ_1 dépend, comme pour le modèle du sous-chapitre (234), de la valeur relative de c_i et de C^* (cf. Annexe C6)[349].

C73.2. Pour l'équilibre (E2(i)) :

L'équilibre E2(i) correspond au cas où l'arbre A_i survit. En remplaçant N_i^* et L_i^* par leurs valeurs (équation C71.f), on peut préciser la valeur de la matrice jacobienne au point d'équilibre :

Equation C73.c :
$$J^* = \begin{pmatrix} 0 & q_i\left(\frac{C^*}{c_i} - 1\right) \\ -\frac{a_i c_i}{V_i} & -\frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i} \end{pmatrix}$$

Le calcul des valeurs propres de J^* se fait en développant le déterminant de $(J-\lambda I)$:

[349] On peut montrer que si l'arbre A_i est dans l'état d'équilibre E1(i), la valeur propre $\lambda_i = a_i[C^* - c_i]$ est aussi une valeur propre du système global.

Equation C73.d : $$\lambda^2 + \lambda\left(\frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i}\right) + \frac{a_i}{V_i} q_i (C^* - c_i) = 0$$

avec :

Equation C73.e : $$\Delta = \left(\frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i}\right)^2 - 4\frac{q_i}{V_i} a_i (C^* - c_i)$$

et donc :

Equation C73.f : $$\lambda_1 = \frac{1}{2}\left(-\frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i} + \sqrt{\Delta}\right) \quad et \quad \lambda_2 = \frac{1}{2}\left(-\frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i} - \sqrt{\Delta}\right)$$

Comme pour l'équilibre E1(i), le signe de λ_2 dépend donc de la valeur relative de c_i et de C^* :

- si $c_i<C^*$, soit $\sqrt{\Delta}$ est réel et $\sqrt{\Delta} < \frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i}$, soit $\sqrt{\Delta}$ est imaginaire pur. Dans les deux cas λ_1 et λ_2 ont une partie réelle négative.
- inversement si $ci>C^*$, $\sqrt{\Delta} > \frac{q_i}{V_i}\frac{C^*}{c_i}$ et λ_2 est positive.

C73.3. Bilan :

- Lorsque $c_i<C^*(S_G)$, le milieu est assez riche pour que A_i se développe et survive, donc l'équilibre E1(i) est instable, et l'équilibre E2(i) est stable (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$).

- Lorsque $c_i>C^*(S_G)$, le milieu est trop pauvre pour que A_i survive, donc l'équilibre E1(i) est stable, et l'équilibre E2(i) est instable.

- Enfin, lorsque $c_i=C^*(S_G)$, le cas est dégénéré : il faudrait regarder au second degré pour déterminer la stabilité partielle de l'état d'équilibre individuel. ce qui dépasse le cadre de cette thèse. Pour la suite des calculs, j'ai fait l'hypothèse que dans ce cas dégénéré l'équilibre E2(i) est également stable (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$).

Notons que comme précédemment (cf. annexe C6), la condition de survie coïncide avec la condition de stabilité de l'équilibre E2(i), ce qui assure que $N^*(A_i)$ a bien une valeur positive.

C74. Avec ces conditions de stabilité individuelles, on peut montrer qu'il existe au plus un état d'équilibre stable pour le système.

C74.1. Quelques définitions et lemmes.

Quitte à permuter les indices, on peut considérer que les paramètres c_i sont ordonnés par valeur croissante (équation C74.a)[350] :

Equation C74.a : $c_1 \leq c_2 \leq .. \leq c_n \leq C_0$

Considérons pour le peuplement l'état d'équilibre P(i), dans lequel les arbres A_1 à A_i survivent, et les autres arbres disparaissent. Soit C_i^* la valeur d'équilibre de la concentration en ressource du compartiment S_G pour cet état d'équilibre : C_i^* est défini par l'équation (C74.b). Pour i=0 (aucun survivants), on note $C_0^*=C_0$. Pour i=1, on a en particulier : $c_1 \leq C_1^*$.

Equation C74.b : $$C_i^* = \frac{qC_0 + \sum_{j \leq i} q_j c_j}{q + \sum_{j \leq i} q_j}$$

A partir de cette définition, on peut montrer les différents résultats suivants :

Lemme C74.c : si $c_i \leq C_i^*$, alors $C_{i-1}^* \geq C_i^*$ et $c_i \leq C_{i-1}^*$

Lemme C74.d : si $c_i \leq C_i^*$, alors $c_{i-1} \leq C_{i-1}^*$

Lemme C74.e : si $c_i > C_i^*$, alors $C_{i-1}^* < C_i^*$ et $c_i > C_{i-1}^*$

C74.2. Si $c_n \leq C_n^*$, l'état d'équilibre du peuplement P(n), pour lequel tous les arbres survivent, est potentiellement stable.

Supposons que $c_n \leq C_n^*$.

- D'après l'équation (C74.a), on a également pour tout i : $c_i \leq c_n \leq C_n^*$.

- Considérons l'état d'équilibre du peuplement P(n). Par définition, pour cet état d'équilibre, on a : $C^*(S_G) = C_n^*$ (équation C74.b), et donc, pour tout arbre A_i on peut écrire : $c_i \leq C^*(S_G)$, ce qui, d'après le paragraphe (C73.3), assure la stabilité individuelle de chaque arbre Ai (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$) dans l'état d'équilibre E2(i).

Finalement, si $c_n \leq C_n^*$, l'étude des conditions de stabilités individuelles n'ont pas montré d'instabilité de l'état d'équilibre du peuplement P(n) par rapport aux variations individuelles de $N(A_i)$ et $C(L_i)$: P(n) est donc potentiellement un état stable du système. Toutefois ceci ne démontre pas la stabilité globale de P(n) (cf. C73).

---

[350] On ne tient pas compte des arbres ayant un ci supérieur à C_0, qui ne peuvent pas survivre.

C74.3. Si $c_n \leq C_n^*$, l'état d'équilibre du peuplement P(n) est l'unique état potentiellement stable.

Supposons toujours que $c_n \leq C_n^*$, et considérons un état d'équilibre du peuplement pour lequel un arbre au moins ne survit pas. Notons i_0 le plus petit indice correspondant à un tel arbre, et soit J l'ensemble des indices $j>i_0$ correspondant à des arbres survivants.

- Comme $c_n \leq C_n^*$, d'après le lemme (C74.d) on a également pour tout i : $c_i \leq C_i^*$, donc en particulier : $c_{i_0} \leq C_{i_0}^*$. D'après le lemme (C74.c) on peut également écrire :

Equation C74.f : $$c_{i_0} \leq C_{i_0-1}^*$$

- Pour cet état d'équilibre, la concentration du compartiment S_G s'écrit :

Equation C74.g : $$C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_{i=1}^{i_0-1} q_i c_i + \sum_{j\in J} q_j c_j}{q + \sum_{i=1}^{i_0-1} q_i + \sum_{j\in J} q_j}$$

Les deux premiers termes du numérateur correspondent à la définition de $C_{i_0-1}^*$ (équation C74.b), on peut encore écrire :

Equation C74.h : $$C^*(S_G) = \frac{\left(q + \sum_{i=1}^{i_0-1} q_i\right) C_{i_0-1}^* + \sum_{j\in J} q_j c_j}{q + \sum_{i=1}^{i_0-1} q_i + \sum_{j\in J} q_j}$$

Comme d'une part $c_{i_0} \leq C_{i_0-1}^*$ (équation C74.f), et d'autre part pour tout $j \in J$, $c_{i_0} \leq c_j$ (équation C74.a), on a finalement :

Equation C74.ha : $$c_{i_0} \leq C^*(S_G)$$

ce qui permet de conclure, d'après le paragraphe (C73.3), que l'état $E1(i_0)$ est instable : l'arbre i_0 a tendance à croître vers l'état d'équilibre stable $E2(i_0)$.

Finalement, on peut conclure que, si $c_n \leq C_n^*$, tout état d'équilibre dans lequel un arbre au moins ne survit pas est instable, et donc l'équilibre du peuplement P(n) est bien l'unique état d'équilibre potentiellement stable.

C74.4. Si $c_n > C_n^*$, on peut définir un état d'équilibre potentiellement stable $P(i_0)$.

Supposons que $c_n > C_n^*$.

- Comme $c_1 \leq C_1^*$ (cf C74.1), on peut définir i_0 le plus petit indice pour lequel $c_{i0+1}>C_{i0+1}^*$. D'après le lemme (C74.e) on peut écrire :

Equation C74.i : $c_{i_0+1} > C^*_{i_0}$

De plus, par construction de i_0 on a :

Equation C74.j : $c_{i_0} \leq C^*_{i_0}$

- Considérons l'état d'équilibre du peuplement $P(i_0)$, pour lequel tous les arbres d'indices i = 1 ... i_0 survivent (état E2(i)), et tous les arbres d'indices j = (i_0+1) ... n disparaissent (état E1(j)). Pour cet état d'équilibre, on a : $C^*(S_G) = C_{i0}^*$ (équation C74.b).

  Pour tous les arbres d'indices i= 1 ... i_0, on peut écrire d'après l'équation (C74.j) : $c_i \leq c_{i_0} \leq C^*_{i_0} = C^*(S_G)$, donc l'état E2(i) est stable (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$) (cf. C73.3).

  Pour tous les arbres d'indices j = (i_0+1) ... n, on peut écrire d'après l'équation (C74.i) : $c_j > c_{i0+1} > C_{i0}^* = C^*(S_G)$, donc l'état E1(j) est stable (cf. C73.3).

Finalement, l'étude des conditions de stabilités individuelles n'ont pas montré d'instabilité de l'état d'équilibre du peuplement $P(i_0)$ par rapport aux variations individuelles de $N(A_i)$ et $C(L_i)$: $P(i_0)$ est donc potentiellement un état stable du système. Toutefois ceci ne démontre pas la stabilité globale de $P(i_0)$ (cf. C73).

C74.5. Si $c_n > C^*_n$, l'état d'équilibre du peuplement $P(i_0)$ est l'unique état potentiellement stable.

Les états d'équilibre du peuplement différents de $P(i_0)$ comportent soit un arbre d'indice inférieur ou égal à i_0 qui ne survit pas, soit un arbre d'indice supérieur à i_0 qui survit.

- Considérons un état d'équilibre du peuplement pour lequel un arbre au moins d'indice inférieur ou égal à i_0 ne survit pas. Notons j_0 le plus petit indice correspondant à un tel arbre : par construction $c_{j_0} \leq C^*_{j_0}$. D'après le lemme (C74.c) on peut également écrire :

Equation C74.k : $c_{j_0} \leq C^*_{j_0-1}$

Soit J l'ensemble des indices $j>j_0$ correspondant à des arbres survivants. La concentration à l'équilibre du compartiment S_G s'écrit :

Equation C74.l : $$C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_{i=1}^{j_0-1} q_i c_i + \sum_{j \in J} q_j c_j}{q + \sum_{i=1}^{j_0-1} q_i + \sum_{j \in J} q_j}$$

Les deux premiers termes du numérateur correspondent à la définition de $C^*_{j_0-1}$ (équation C74.b), on peut encore écrire :

Equation C74.m : $$C^*(S_G) = \frac{\left(q + \sum_{i=1}^{j_0-1} q_i\right) C^*_{j_0-1} + \sum_{j \in J} q_j c_j}{q + \sum_{i=1}^{j_0-1} q_i + \sum_{j \in J} q_j}$$

Comme d'une part $c_{j_0} \leq C^*_{j_0-1}$ (équation C74.k), et d'autre part pour tout $j \in J$, $c_{j_0} \leq c_j$ (équation C74.a), on a finalement :

Equation C74.n : $$c_{j_0} \leq C^*(S_G)$$

ce qui permet de conclure, d'après le paragraphe (C73.3), que l'état E1(i_0) est instable : l'arbre j_0 a tendance à croître vers l'état d'équilibre stable E2(j_0).

- Considérons un état d'équilibre pour lequel tous les arbres d'indice inférieur ou égal à i_0 survivent, mais un arbre au moins d'indice supérieur à i_0 survit également. Notons j_0 le plus grand indice correspondant à un tel arbre. On a $c_{j_0} \geq c_{i_0+1}$. De plus, comme $c_{i0+1} > C_{i0+1}^*$, d'après le lemme (C74.e) on peut écrire : $c_{i0+1} > C_{i0}^*$, et donc finalement :

Equation C74.o : $$c_{j_0} > C^*_{i_0}$$

Soit J l'ensemble des indices $j > i_0$ correspondant à des arbres survivants, autres que j_0. La concentration à l'équilibre du compartiment S_G s'écrit :

Equation C74.p : $$C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_{i=1}^{i_0} q_i c_i + \sum_{j \in J} q_j c_j + q_{j_0} c_{j_0}}{q + \sum_{i=1}^{i_0} q_i + \sum_{j \in J} q_j + q_{j_0}}$$

Les deux premiers termes du numérateur correspondent à la définition de $C^*_{i_0}$ (équation C74.b), on peut encore écrire :

Equation C74.q : $$C^*(S_G) = \frac{\left(q + \sum_{i=1}^{i_0} q_i\right) C^*_{i_0} + \sum_{j \in J} q_j c_j + q_{j_0} c_{j_0}}{q + \sum_{i=1}^{j_0-1} q_i + \sum_{j \in J} q_j + q_{j_0}}$$

Comme d'une part $c_{j_0} > C^*_{i_0}$ (équation C74.o), et d'autre part pour tout $j \in J$, $c_{j_0} \geq c_j$ (équation C74.a), on a finalement :

Equation C74.r : $$c_{j_0} > C^*(S_G)$$

ce qui permet de conclure, d'après le paragraphe (C73.3), que l'état E2(j_0) est instable : l'arbre j_0 a tendance à disparaître.

Finalement, on peut conclure que, si $c_n > C^*_n$, tout état d'équilibre différent de l'état P(i_0) est instable, et donc l'équilibre du peuplement P(i_0) est bien l'unique état d'équilibre potentiellement stable.

Annexe C8 : Recherchons les états d'équilibre (stables) du modèle défini au sous-chapitre (252).

Considérons le système dynamique couplé défini au paragraphe (252.2) :

$$\begin{cases} \dfrac{dN(A_i)}{dt} = a_i N(A_i)\left[C(L_i) - c_i\right] \\ \dfrac{dC(L_i)}{dt} = \dfrac{q_i}{V_i}[C(S_G) - C(L_i)] - \dfrac{a_i}{V_i} N(A_i)C(L_i) + \sum_{j \neq i} \dfrac{v_{ij}}{V_i}[C(L_j) - C(L_i)] \\ \dfrac{dC(S_G)}{dt} = \dfrac{q}{V}[C_0 - C(S_G)] - \sum_i \dfrac{q_i}{V}\left[C(S_G) - C(L_i)\right] \end{cases}$$

C81. Quels sont les états d'équilibre de ce système ?

L'état d'équilibre du système peut se calculer facilement :

Equation C81.a : $$\frac{dN(A_i)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad N^*(A_i) = 0 \quad ou \quad C^*(L_i) = c_i$$

Equation C81.b :

$$\frac{dC(L_i)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} si \quad N^*(A_i) = 0, \quad C^*(L_i) = \dfrac{q_i C^*(S_G) + \sum_{j \neq i} v_{ij} C^*(L_j)}{q_i + \sum_{j \neq i} v_{ij}} \\ sinon \quad N^*(A_i) = \dfrac{q_i[C^*(S_G) - C^*(L_i)] + \sum_{j \neq i} v_{ij}[C^*(L_j) - C^*(L_i)]}{a_i c_i} \end{cases}$$

Equation C81.c : $$\frac{dC(S_G)}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad C^*(S_G) = \frac{qC_0 + \sum_i q_i C^*(L_i)}{q + \sum_i q_i}$$

Les équations (C81.a) et (C81.b) définissent, pour chaque arbre A_i, deux états d'équilibre possibles :

- Soit l'arbre A_i n'a pas survécu (état E1(i)), et la concentration dans la zone de déplétion des ressources se stabilise à une valeur moyenne entre celle du compartiment de sol global et celle de ses voisins[351] (équation C81.d). On notera par la suite C_i^{bary} cette valeur particulière, qui dépend du voisinage autour de A_i.

[351] En particulier on ne peut pas considérer que le compartiment correspondant disparaît à la mort de l'arbre, (cf. 254.3).

Equation C81.d : $N^*(A_i) = 0$ et $$C^*(L_i) = \frac{q_i C^*(S_G) + \sum_{j \neq i} v_{ij} C^*(L_j)}{q_i + \sum_{j \neq i} v_{ij}} = C_i^{bary}$$

- Soit l'arbre A_i survit (état E2(i)), et impose la valeur de la concentration dans la zone de déplétion des ressources. La valeur d'équilibre de $N(A_i)$ dépend alors de son voisinage : elle résulte du partage de la ressource entre les arbres (équation C81.e). Notons que l'état d'équilibre E2(i) n'a de sens biologique que si $N^*(A_i)>0$, c'est-à-dire si $c_i<C_i^{bary}$: il s'agit d'une "contrainte de survie" supplémentaire.

Equation C81.e : $C^*(L_i) = c_i$ et $$N^*(A_i) = \frac{q_i + \sum_{j \neq i} v_{ij}}{a_i} \left[\frac{C_i^{bary}}{c_i} - 1 \right]$$

Finalement, un état d'équilibre du peuplement sera une combinaison des états E1(i) et E2(i) pour les arbres, et une valeur de $C^*(S_G)$ calculée par l'équation (C81.c). Nous avons donc *a priori* 2^n états d'équilibres possibles. Toutefois, la contrainte de survie pour l'équilibre E2(i) nous amène à rejeter une partie de ces états d'équilibre potentiels.

C82. Expression de la condition de stabilité globale.

En prenant, comme dans l'annexe (C7), des notations allégées (N_i pour $N(A_i)$; L_i pour $C(L_i)$; et C pour $C(S_G)$), notre système peut s'écrire sous une forme similaire à l'équation (C62.a) :

Equation C82.a :

$$\begin{cases} \dfrac{dN_i}{dt} = f_{2i-1}(N_1, L_1, ..., N_n, L_n, C) = a_i N_i \left[L_i - c_i\right] & i = 1...n \\ \dfrac{dL_i}{dt} = f_{2i}(N_1, L_1, ..., N_n, L_n, C) = \dfrac{q_i}{V_i}[C - L_i] - \dfrac{a_i}{V_i} N_i L_i + \sum_{j \neq i} \dfrac{v_{ij}}{V_i}[L_j - L_i] \\ \dfrac{dC}{dt} = f_{2n+1}(N_1, L_1, ..., N_n, L_n, C) = \dfrac{q}{V}[C_0 - C] - \sum_i \dfrac{q_i}{V}\left[C - L_i\right] \end{cases}$$

La matrice Jacobienne (équation C82.b) se simplifie grâce à la forme particulière de notre système (équation C82.c).

Equation C82.b :

$$J = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f_1}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_1}{\partial L_1} & \cdots & \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_1}{\partial C} \\ \dfrac{\partial f_2}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_2}{\partial L_1} & \cdots & \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_2}{\partial C} \\ \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_j} & \dfrac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_j} & \cdots & \cdots \\ \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_{2i}}{\partial N_j} & \dfrac{\partial f_{2i}}{\partial L_j} & \cdots & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ \dfrac{\partial f_{2n+1}}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f_{2n+1}}{\partial L_1} & \cdots & \cdots & \cdots & \dfrac{\partial f_{2n+1}}{\partial C} \end{pmatrix}$$

avec

Equation C82.c :

$$\frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_i} = a_i[L_i - c_i] \qquad \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_i} = a_i N_i \qquad \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial C} = 0$$

$$\frac{\partial f_{2i}}{\partial N_i} = -\frac{a_i}{V_i} L_i \quad ; \quad \frac{\partial f_{2i}}{\partial L_i} = -\frac{q_i}{V_i} - \frac{a_i}{V_i} N_i - \sum_{j \neq i} \frac{v_{ij}}{V_i} \quad ; \quad \frac{\partial f_{2i}}{\partial C} = \frac{q_i}{V_i}$$

$$\frac{\partial f_{2n+1}}{\partial N_i} = 0 \qquad \frac{\partial f_{2n+1}}{\partial L_i} = \frac{q_i}{V} \qquad \frac{\partial f_{2n+1}}{\partial C} = -\frac{q}{V} - \sum_i \frac{q_i}{V}$$

$$\frac{\partial f_{2i}}{\partial L_{j \neq i}} = \frac{v_{ij}}{V_i} \quad et \quad \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_{j \neq i}} = \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_{j \neq i}} = \frac{\partial f_{2i}}{\partial N_{j \neq i}} = 0$$

Malheureusement, je n'ai pas réussi à calculer simplement les valeurs propres de cette matrice, même pour les états d'équilibre, donc je n'ai pas pu conclure sur la stabilité globale du système.

C83. Condition de stabilité individuelle.

Comme pour l'annexe (C7), il est beaucoup plus facile de regarder la condition de stabilité d'un sous-système (A_i,L_i), ce qui revient à regarder pour un arbre A_i particulier la stabilité de N(A_i) et C(L_i) lors de petites variations de N(A_i) et C(L_i) autour de l'équilibre. Ce calcul partiel ne préjuge en rien de la stabilité du système global, par contre si le sous-système est instable le système global l'est *a fortiori*.

Pour un sous-système (A_i,L_i) la matrice jacobienne est beaucoup plus simple (équation C83.a), ce qui nous permet de calculer les valeurs propres pour les deux types d'états d'équilibre.

Equation C83.a :
$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial N_i} & \frac{\partial f_{2i-1}}{\partial L_i} \\ \frac{\partial f_{2i}}{\partial N_i} & \frac{\partial f_{2i}}{\partial L_i} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_i[L_i - c_i] & a_i N_i \\ -\frac{a_i}{V_i} L_i & -\frac{q_i}{V_i} - \frac{a_i}{V_i} N_i - \sum_{j \neq i} \frac{v_{ij}}{V_i} \end{pmatrix}$$

C83.1. Pour l'équilibre (E1(i)) :

L'équilibre E1(i) correspond au cas où l'arbre A_i n'a pas survécu. En remplaçant N_i^* et L_i^* par leurs valeurs (équation C81.d), on peut préciser la valeur de la matrice jacobienne au point d'équilibre :

Equation C83.b :
$$J = \begin{pmatrix} a_i[C_i^{bary} - c_i] & 0 \\ -\frac{a_i}{V_i} C_i^{bary} & -\frac{q_i}{V_i} - \sum_{j \neq i} \frac{v_{ij}}{V_i} \end{pmatrix}$$

Les deux valeurs propres associées sont donc : $\lambda_1 = a_i[C_i^{bary} - c_i] \quad et \quad \lambda_2 = -\frac{q_i}{V_i} - \sum_{j \neq i} \frac{v_{ij}}{V_i}$.

Notons que λ_2 est toujours négative, et que le signe de λ_1 dépend de la valeur relative de c_i et de C_i^{bary}.

C83.2. Pour l'équilibre (E2(i)) :

L'équilibre E2(i) correspond au cas où l'arbre A_i survit. En remplaçant N_i^* et L_i^* par leurs valeurs (équation C81.e), on peut préciser la valeur de la matrice jacobienne au point d'équilibre :

Equation C83.c :
$$J^* = \begin{pmatrix} 0 & \left(q_i + \sum_{j \neq i} v_{ij}\right)\left(\frac{C_i^{bary}}{c_i} - 1\right) \\ -\frac{a_i c_i}{V_i} & -\left(q_i + \sum_{j \neq i} v_{ij}\right)\frac{C_i^{bary}}{c_i} \end{pmatrix}$$

Le calcul des valeurs propres de J^* se fait en développant le déterminant de ($J-\lambda I$) :

Equation C83.d : $$\lambda^2 + \lambda\left(\frac{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}}{V_i}\frac{C_i^{bary}}{c_i}\right) + \frac{a_i}{V_i}\left(q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}\right)(C_i^{bary} - c_i) = 0$$

avec :

Equation C83.e : $$\Delta = \left(\frac{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}}{V_i}\frac{C_i^{bary}}{c_i}\right)^2 - 4\frac{a_i}{V_i}\left(q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}\right)(C^* - c_i)$$

et donc :

Equation C83.f : $$\lambda_1 = \frac{1}{2}\left(-\frac{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}}{V_i}\frac{C_i^{bary}}{c_i} + \sqrt{\Delta}\right) \quad et \quad \lambda_2 = \frac{1}{2}\left(-\frac{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}}{V_i}\frac{C_i^{bary}}{c_i} - \sqrt{\Delta}\right)$$

Comme pour l'équilibre E1(i) le signe de λ_2 dépend de la valeur relative de c_i et de C_i^{bary} :

- si $c_i<C_i^{bary}$, soit $\sqrt{\Delta}$ est réel et $\sqrt{\Delta} < \frac{q_i + \sum_{j\neq j} v_{ij}}{V_i}\frac{C_i^{bary}}{c_i}$, soit $\sqrt{\Delta}$ est imaginaire pur. Dans les deux cas λ_1 et λ_2 ont une partie réelle négative.
- inversement si $c_i>C_i^{bary}$, $\sqrt{\Delta} > \frac{q_i + \sum_{j\neq i} v_{ij}}{V_i}\frac{C_i^{bary}}{c_i}$ et λ_2 est positive.

C83.3. Bilan :

- Lorsque $c_i<C_i^{bary}$, le milieu est assez riche pour que A_i se développe et survive, donc l'équilibre E1(i) est instable, et l'équilibre E2(i) est stable (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$).

- Lorsque $c_i>C_i^{bary}$, le milieu est trop pauvre pour que A_i survive, donc l'équilibre E1(i) est stable (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$), et l'équilibre E2(i) est instable.

- Enfin, lorsque $c_i=C_i^{bary}$, le cas est dégénéré : il faudrait regarder au second degré pour déterminer la stabilité partielle de l'état d'équilibre individuel. ce qui dépasse le cadre de cette thèse. Pour la suite des calculs, j'ai fait l'hypothèse que dans ce cas dégénéré l'équilibre E2(i) est également stable (par rapport aux variations de $N(A_i)$ et $C(L_i)$).

Notons que comme précédemment (cf. annexe C6 et C7), la condition de survie coïncide avec la condition de stabilité de l'équilibre E2(i), ce qui assure que $N^*(A_i)$ a bien une valeur positive.

Annexes D : Listings informatiques.

L'objectif de ces annexes est de présenter brièvement les différentes routines informatiques, écrites en langage C, que j'ai utilisées dans ce travail de thèse. Afin de limiter la taille des listings, j'ai volontairement omis tous les éléments de convivialité : programme principal, menu, routines de sauvegarde et de chargement, etc. Les programmes complets sont bien sûr disponibles sur simple demande.

Dar ok ikke tu frygte !

Akthelt et Gunnel, in Irving, 1988.

Effectivement... Lifjel (Norvège), juillet 1997.

Annexe D1 : Quelques routines de simulation de peuplements virtuels.

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement les différentes routines que j'ai utilisées pour simuler les peuplements virtuels présentés dans ce mémoire.

D11 : Simulation de nombres pseudo-aléatoires.

D11.1. La simulation de nombres pseudo-aléatoires n'est pas simple.

L'utilisation d'un générateur de nombres pseudo-aléatoires est souvent délicate, et peut conduire à deux sortes d'erreurs : (i) des erreurs liées à une mauvaise utilisation du générateur, et (ii) des erreurs liées à une éventuelle mauvaise qualité du générateur pseudo-aléatoire spécifique de l'ordinateur (Ripley, 1983).

La fonction *rand()* du langage C donne un entier aléatoire compris entre 0 et *RAND_MAX* compris. Pour obtenir un tirage aléatoire sur un intervalle particulier, il est nécessaire d'effectuer quelques calculs à partir d'un ou plusieurs tirages. La routine *alea(z)*, décrite ci-après, permet d'obtenir sans biais le tirage d'un entier dans une loi uniforme entre 0 et z inclus. La routine *poisson(lembda)* fait de même pour une loi de Poisson. Enfin la routine *initalea()* permet d'éviter la répétition des mêmes tirages à chaque exécution du programme en changeant la graine aléatoire du générateur.

J'ai d'autre part vérifié les propriétés du générateur aléatoire des ordinateurs utilisés à plusieurs occasion : (i) en simulant des tirages suivant des lois uniformes, gaussiennes, et de Poisson, et en vérifiant que les distributions obtenues correspondaient bien aux lois simulées; et (ii) en simulant de nombreux semis de points complètement aléatoires et en vérifiant que tout l'espace, et en particulier les coins, était bien occupé.

D11.2. Initialisation du générateur de nombres pseudo-aléatoires.

La routine *initalea()* initialise le générateur de nombres pseudo-aléatoires. Pour cela, j'ai utilisé l'horloge interne de l'ordinateur, ce qui permet d'éviter d'obtenir les mêmes résultats à chaque exécution du programme. A cause du format particulier de la valeur de l'horloge interne (un double), plusieurs transformations sont nécessaires avant de pouvoir appeler la routine *srand()*.

```
void initalea(void)
{       int ii,cro;
        double chi;
        ii=1;
        chi=difftime(time(0),0);
        while (chi>INT_MAX)
        {       chi=chi/INT_MAX;
                ii=ii+1;
        }
        while (ii>1)
        {       cro=chi;
                chi=chi-cro;
                chi=INT_MAX*chi;
                ii=ii-1;
        }
```

```
        cro=chi;
        srand(cro);
        printf("\namorce aleatoire: %d",cro);
}
```

D11.3. Simulation d'une loi uniforme

La routine *alea()* simule un tirage aléatoire d'un entier long dans l'intervalle [0 , *z*], bornes incluses. Pour éviter divers biais du générateur usuel, j'ai choisi d'appeler deux fois la routine *rand()*, pour obtenir un entier long entre 0 et *RAND_MAX*² (soit au moins 900000000), puis de construire un réel double précision dans l'intervalle [0,1[. J'obtiens bien ainsi une loi uniforme pour les valeurs de z usuelles.

```
long alea(long z)
{       double f;
        long r;

        if (((RAND_MAX+1)*(RAND_MAX+1)-1)>LONG_MAX)
        {       printf("erreur");
                return -1;
        }
        else
        {       r=(long) rand()*(RAND_MAX+1)+rand();
                f=(double) r/(RAND_MAX+1);
                f=(double) f/(RAND_MAX+1);
                f=(double) f*(z+1);
                r=(long) f;
                return r;
        }
}
```

D11.4. Simulation d'une loi de Poisson.

La routine *poisson()* simule un tirage aléatoire dans une loi de Poisson de paramètre *lembda*, donc un entier *n* dont la loi de probabilité est donnée par l'équation (112.h). Pour cela on tire d'abord un nombre aléatoire dans une loi uniforme, *p*, puis on le compare aux probabilités cumulées de la loi de Poisson *pp* pour *n*=0, *n*=1, ..., etc.. L'entier *n* retenu est le plus petit pour lequel la probabilité cumulée est supérieure à *p* (Ripley, 1983).

```
int poisson(float lembda)
{       float pp,pp1;
        int n;                          // n est la variable du tirage retenu
        int p;

        p=alea(9999);                   // p porte l'élément aléatoire
        n=0;

        pp1=exp(-lembda);               // loi de Poisson pour n=0
        pp=pp1;
        while (p>10000*pp)
        {       n=n+1;
                pp1=pp1*lembda/(n+0.0); // loi de Poisson pour n
                pp=pp+pp1;              // probabilité cumulée
        }
        return n;                       // quand on sort de la boucle n est définie
}
```

D12. Routines pour simuler des processus ponctuels.

D12.1. Simulation d'un processus de Poisson.

La routine *semis_alea()* simule un semis de Poisson conditionnel de *point_nb* points dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Les coordonnées des points sont arrondies à la précision *p*, et stockées dans les tableaux *x[]* et *y[]*.

```
void semis_alea(int point_nb, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p)
{	int i;

	for(i=1;i<=point_nb;i=i+1)
	{	x[i]=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;
		y[i]=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
	}
}
```

Pour simuler un semis de Poisson non conditionnel d'intensité λ sur une surface S, il suffit de tirer au préalable le nombre de points dans une loi de Poisson de paramètre λS : *point_nb=poisson(λ*S)*.

D12.2. Simulation d'un processus de Neyman-Scott.

La routine *semis_NS()* simule un semis agrégé, réalisation d'un processus de Neyman-Scott, dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Les coordonnées des points sont arrondies à la précision *p*, et stockées dans les tableaux *x[]* et *y[]*. Pour chaque *npere* agrégats, on calcule d'abord aléatoirement la position du point pere, autour desquels sont ensuite simulés les agrégats de points fils, de type *esp* et de rayon *rfils*. Le nombre de points dans chaque agrégat est tiré dans une loi de Poisson de paramètre *nfils*. Le nombre de points du semis, **point_nb*, est passé par pointeur de façon à être mis à jour par la routine.
Selon l'option retenue, on peut soit éliminer les points en dehors du domaine, soit considérer le domaine comme un tore.

```
void semis_NS(	int *point_nb, float x[], float y[], int e[], float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
		int npere, float rfils,int nfils, int esp)
{	int i,j,nb,nf;
	float xp,yp,xxx,yyy,dx,dy;

	*point_nb=0;
	for(i=1;i<=npere;i=i+1)
	{	xp=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;
		yp=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
		nf=poisson(nfils);
		for(j=1;j<=nf;j=j+1)
		{	dx=alea(2*rfils/p)*p-rfils;
			dy=alea(2*rfils/p)*p-rfils;
			while ((dx*dx+dy*dy)>rfils*rfils)
			{	dx=alea(2*rfils/p)*p-rfils;
				dy=alea(2*rfils/p)*p-rfils;
			}
			xxx=xp+dx;
			yyy=yp+dy;

			// si on souhaite que les points en dehors du domaine soient éliminés :
			if ((xxx>=xmi)&&(xxx<=xma)&&(yyy>=ymi)&&(yyy<=yma))
			{	*point_nb+=1;		// seuls les points dans le domaine sont conservés
```

```
                        x[*point_nb]=xxx;
                        y[*point_nb]=yyy;
                        e[*point_nb]=esp;
                }

        // si on préfère considérer le domaine comme un tore, remplacer les lignes précédentes par :
                if (xxx<xmi)
                {       xxx=xxx+(xma-xmi);
                }
                if (xxx>xma)
                {       xxx=xxx-(xma-xmi);
                }
                if (yyy<ymi)
                {        yyy=yyy+(yma-ymi);
                }
                if (yyy>yma)
                {       yyy=yyy-(yma-ymi);
                }
                *point_nb+=1;
                x[*point_nb]=xxx;
                y[*point_nb]=yyy;
                e[*point_nb]=esp;
        }
    }
}
```

D12.3. Simulation d'un processus de Gibbs.

La routine *semis_inter()* simule un semis complexe, réalisation d'un processus de Gibbs, dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Les coordonnées des points sont arrondies à la précision *p*, et stockées dans les tableaux *x[]* et *y[]*. Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent déjà *point_nb* points (par exemple issus d'un semis de Poisson) qui seront simplement réorganisés dans l'espace selon une certaine fonction de coût (cf. 113.5). La fonction de coût est constante par morceaux, le nombre de morceaux est contenu dans la variable *seuil_nb*, les abscisses des changements de valeurs sont contenues dans le tableau *seuil[]*, et les valeurs de la fonction dans le tableau *inter[]*. La réorganisation des points se fait pendant *nbiter* itérations. A chaque itération un point *j* est choisi au hasard, et on calcule son énergie *e1*. On le remplace ensuite successivement par quatre points de coordonnées aléatoires (*xx*,*yy*) dont on calcule également l'énergie *e2*. Si ces quatre points ont des énergies plus grandes, le point initial est conservé. Sinon il est remplacé par celui qui a la plus petite énergie.

```
void semis_inter( int point_nb, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
                int seuil_nb, float seuil[], float inter[], int nbiter)
{       int i,j,k,l,m;
        float xx,yy;
        float e1,e2,ee,dd;

        for(i=1;i<=nbiter;i=i+1)                // pour chaque itération
        {       printf("%d\n",i);
                j=1+alea(point_nb-1);                   // on choisit un point au hasard
                e1=0;                                   // on calcule l'énergie associée à ce point :
                for(k=1;k<=point_nb;k++)                // pour chaque paire de point
                        if (k!=j)
                        {       dd=(x[k]-x[j])*(x[k]-x[j])+(y[k]-y[j])*(y[k]-y[j]);
                                if (dd>0)               // on calcule la distance
                                {       dd=sqrt(dd);
                                }
                                else
```

```
                    {       dd=0;
                    }
                    l=seuil_nb;
                    ee=0;
                    while(l>0)              // on détermine quelle est la valeur de la fonction
                    {       if (dd<seuil[l])  // de cout pour cette distance
                            {       ee=inter[l];
                                    l=l-1;
                            }
                            else
                            {       l=0;
                            }
                    }
                    e1=e1+ee;               // l'énergie totale est la somme des énergies des
            }                               //paires de points.

        for(m=1;m<=4;m++)                   // on effectue 4 tentatives de déplacement du point
        {       e2=0;
                xx=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;     // calcul de la nouvelle position
                yy=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
                for(k=1;k<=point_nb;k++)        // on calcule l'énergie associée à ce nouveau point
                {       if (k!=j)
                        {       dd=sqrt((x[k]-xx)*(x[k]-xx)+(y[k]-yy)*(y[k]-yy));
                                l=seuil_nb;
                                ee=0;
                                while(l>0)
                                {       if (dd<seuil[l])
                                        {       ee=inter[l];
                                                l=l-1;
                                        }
                                        else
                                        {       l=0;
                                        }
                                }
                                e2=e2+ee;
                        }
                }
                if (e2<e1)              // le point n'est mémorisé que si son énergie est inférieure
                {       x[j]=xx;
                        y[j]=yy;
                        e1=e2;
                }
        }
    }
}
```

D13. Routines pour simuler des processus ponctuels marqués.

D13.1. Affectation d'une variable quantitative suivant une loi normale.

La routine semis_normal() calcule, pour tous les points d'un semis de *point_nb* points, une valeur de variable quantitative (par exemple la circonférence) *c[]* tirées dans une loi normale de moyenne *cmoy* et d'écart type *cvar*. La loi normale est approchée par une somme de 12 lois uniformes.

```
void semis_normal(int point_nb, float c[], float cmoy, float cvar)
{	int i;
	float f;
	for(i=1;i<=point_nb;i=i+1)
	{	f=(alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)
		+ alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)+alea(1000)+alea(1000))/1000.0;
		c[i]=cmoy+cvar*(f-6);
	}
}
```

D13.2. Attribution au hasard d'une marque fixée.

Pour attribuer au hasard aux *point_nb* points d'un semis des valeurs de marque déjà fixées, et stockées dans le tableau *c[]*, il suffit de réaliser une permutation des marques. Cette méthode est utilisée dans les routines de calcul d'intervalle de confiance par méthode de Monte Carlo pour les fonctions intertypes. On utilise pour cela les tableaus intermédiaires *type[]*, qui permet de savoir si la valeur a déjà été utilisée ou pas, et *d[]*, qui sert de stockage des valeurs permutées.

```
// permutation des marques

for(j=1;j<=point_nb;j++)		/* initialisation*/
	type[j]=2;

j=1;
while (j<=point_nb)			/* boucle principale */
{	jj=1+alea(point_nb-1);
	while (type[jj]!=2)
	{	jj=1+alea(point_nb-1);
	}
	type[jj]=1;
	d[j]=c[jj];
	 j=j+1;
}

for(j=1;j<=point_nb;j++)		/* finex */
	c[j]=d[j];
```

D13.3. Simulation d'un processus de Gibbs marqué (une population fixe, interactions interspécifiques seulement).

La routine *semis_inter2()* simule un semis complexe, réalisation d'un processus de Gibbs marqué[352], dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Le principe est le même qu'au paragraphe (D12.3), sauf que cette fois on distingue, parmi les *point_nb* points du semis des points fixes (d'espèce *e[i]=esp1*), et des points qui vont être déplacés au cours des itérations (d'espèce *e[i]=esp2*). La fonction de coût, qui ne concerne que les couples interspécifiques *(esp1, esp2)*, est toujours constante par morceaux, et définie par les variables *seuil_nb*, *seuil[]*, *inter[]*.
La réorganisation des points se fait pendant *nbiter* itérations. A chaque itération un point *j* d'espèce *esp2* est choisi au hasard, et on calcule son énergie *e1*. On le remplace ensuite successivement par quatre points de coordonnées aléatoires (*xx,yy*) dont on calcule également l'énergie *e2*. Si ces quatre points ont des énergies plus grandes, le point initial est conservé. Sinon il est remplacé par celui qui a la plus petite énergie.

```
void semis_inter2(int point_nb, int esp1 , int esp2, float x[], float y[], int e[],
                  float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
                  int seuil_nb, float seuil[], float inter[], int nbiter)
{       int i,j,k,l,m;
        float xx,yy,e1,e2,ee,dd;

        for(i=1;i<=nbiter;i=i+1)
        {       printf("%d\n",i);
                j=1+alea(point_nb-1);
                while (e[j]!=esp2)
                        j=1+alea(point_nb-1);
                e1=0;
                for(k=1;k<=point_nb;k++)
                        if (e[k]==esp1)
                        {       dd=sqrt((x[k]-x[j])*(x[k]-x[j])+(y[k]-y[j])*(y[k]-y[j]));
                                l=seuil_nb;
                                ee=0;
                                while(l>0)
                                {       if (dd<seuil[l])
                                        {       ee=inter[l];
                                                l=l-1;
                                        }
                                        else
                                        {       l=0;
                                        }
                                }
                                e1=e1+ee;
                        }
                for(m=1;m<=4;m++)
                {       e2=0;
                        xx=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;
                        yy=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
                        for(k=1;k<=point_nb;k++)
                        {       if (e[k]==esp1)
                                {       dd=sqrt((x[k]-xx)*(x[k]-xx)+(y[k]-yy)*(y[k]-yy));
                                        l=seuil_nb;
                                        ee=0;
                                        while(l>0)
                                        {       if (dd<seuil[l])
                                                {       ee=inter[l];
                                                        l=l-1;
```

[352] Je considère ici que la marque e[] est l'espèce, mais il pourrait s'agir de toute autre variable qualitative.

```
                                        }
                                        else
                                        {       l=0;
                                        }
                                }
                                e2=e2+ee;
                        }
                }
                if (e2<e1)
                {       x[j]=xx;
                        y[j]=yy;
                        e1=e2;
                }
        }
    }
}
```

D13.4. Simulation d'un processus de Gibbs marqué (une population fixe, interactions interspécifiques et intraspécifiques).

La routine *semis_inter3()* simule un semis complexe, réalisation d'un processus de Gibbs marqué[353], dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Le principe est le même qu'au paragraphe (D13.3), sauf que cette fois on considère à la fois une fonction de coût pour les interactions interspécifiques *(esp1, esp2)*, et une fonctions de coût pour les interactions intraspécifiques *(esp2, esp2)*. Les fonctions sont définies respectivement par les variables *seuil_nb*, *seuil[]*, *inter[]* et *seuil_nb2*, *seuil2[]*, *inter2[]*.

```
void semis_inter3(int point_nb, int esp1, int esp2, float x[], float y[], int e[],
                 float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
                 int seuil_nb, float seuil[], float inter[],int seuil_nb2, float seuil2[], float inter2[], int nbiter)
{       int i,j,k,l,m;
        float xx,yy,e1,e2,ee,dd;

        for(i=1;i<=nbiter;i=i+1)
        {       printf("%d\n",i);
                j=1+alea(point_nb-1);
                while (e[j]!=esp2)
                        j=1+alea(point_nb-1);
                e1=0;
                for(k=1;k<=point_nb;k++)
                {       if (e[k]==esp1)
                        {       dd=sqrt((x[k]-x[j])*(x[k]-x[j])+(y[k]-y[j])*(y[k]-y[j]));
                                l=seuil_nb;
                                ee=0;
                                while(l>0)
                                {       if (dd<seuil[l])
                                        {       ee=inter[l];
                                                l=l-1;
                                        }
                                        else
                                        {       l=0;
                                        }
                                }
                                e1=e1+ee;
                        }
                        if ((e[k]==esp2)&(k!=j))
                        {       dd=sqrt((x[k]-x[j])*(x[k]-x[j])+(y[k]-y[j])*(y[k]-y[j]));
```

[353] Je considère ici que la marque e[] est l'espèce, mais il pourrait s'agir de toute autre variable qualitative.

```
                    l=seuil_nb2;
                    ee=0;
                    while(l>0)
                    {       if (dd<seuil2[l])
                            {       ee=inter2[l];
                                    l=l-1;
                            }
                            else
                            {       l=0;
                            }
                    }
                    e1=e1+ee;
            }
        }
        for(m=1;m<=4;m++)
        {       e2=0;
                xx=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;
                yy=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
                for(k=1;k<=point_nb;k++)
                {       if (e[k]==esp1)
                        {       dd=sqrt((x[k]-xx)*(x[k]-xx)+(y[k]-yy)*(y[k]-yy));
                                l=seuil_nb;
                                ee=0;
                                while(l>0)
                                {       if (dd<seuil[l])
                                        {       ee=inter[l];
                                                l=l-1;
                                        }
                                        else
                                        {       l=0;}
                                }
                                e2=e2+ee;
                        }
                        if ((e[k]==esp2)&(k!=j))
                        {       dd=sqrt((x[k]-xx)*(x[k]-xx)+(y[k]-yy)*(y[k]-yy));
                                l=seuil_nb2;
                                ee=0;
                                while(l>0)
                                {       if (dd<seuil2[l])
                                        {       ee=inter2[l];
                                                l=l-1;
                                        }
                                        else
                                        {       l=0;}
                                }
                                e2=e2+ee;
                        }
                }
                if (e2<e1)
                {       x[j]=xx;
                        y[j]=yy;
                        e1=e2;
                }
        }
    }
}
```

D13.5. Simulation d'un processus de Gibbs marqué (permutations des valeurs d'une marque quantitative).

La routine *semis_inter4()* simule un semis complexe, réalisation d'un processus de Gibbs marqué[354], dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Le principe est le même qu'au paragraphe (D12.3), sauf que cette fois les *point_nb* points du semis sont fixes, et on permute les valeurs de la circonférence *c[]*. La fonction de coût est définie comme le produit d'une fonction constante par morceaux qui mesure l'intensité de l'interaction (toujours définie par les variables *seuil_nb*, *seuil[]*, *inter[]*), et d'un terme qui mesure la distance entre les deux marques quantitatives ($(c[j]-c[k])^2$).
La réorganisation des points se fait pendant *nbiter* itérations. A chaque itération, on choisit aléatoirement deux points *j* et *jj*, et on permute les deux valeurs de circonférence correspondantes. Le nouveau coût total du semis est comparé à celui calculé avant permutation : la permutation est conservée si le coût total final est plus petit, sinon on revient à la configuration précédente.

```
void semis_inter4(int point_nb, float x[], float y[], float c[],
                  float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
                  int seuil_nb, float seuil[], float inter[], int nbiter)
{       int i,j,jj,k,l;
        float e1,e2,ee1,ee2,dd;


        for(i=1;i<=nbiter;i=i+1)                        /* pour chaque itération */
        {       printf("%d\n",i);

                j=1+alea(point_nb-1);   /* on tire un couple de point dont on permute la circonférence */
                jj=1+alea(point_nb-1);
                while (jj==j)
                        jj=1+alea(point_nb-1);
    // on estime l'energie avant permutation (e1) et apres permutation (e2)
                e1=0;
                e2=0;
                for(k=1;k<=point_nb;k++)
                {       dd=sqrt((x[k]-x[j])*(x[k]-x[j])+(y[k]-y[j])*(y[k]-y[j]));
                        l=seuil_nb;
                        ee1=0;
                        ee2=0;
                        while(l>0)
                        {       if (dd<seuil[l])
                                {       ee1=inter[l]*(c[j]-c[k])*(c[j]-c[k]);
                                        ee2=inter[l]*(c[jj]-c[k])*(c[jj]-c[k]);
                                        l=l-1;
                                }
                                 else
                                {       l=0;
                                }
                        }
                        e1=e1+ee1;
                        e2=e2+ee2;
                        dd=sqrt((x[k]-x[jj])*(x[k]-x[jj])+(y[k]-y[jj])*(y[k]-y[jj]));
                        l=seuil_nb;
                        ee1=0;
                        ee2=0;
                        while(l>0)
                        {       if (dd<seuil[l])
```

[354] Je considère ici que la marque c[] est la circonférence, mais il pourrait s'agir de toute autre variable quantitative.

```
                    {       ee1=inter[l]*(c[jj]-c[k])*(c[jj]-c[k]);
                            ee2=inter[l]*(c[j]-c[k])*(c[j]-c[k]);
                            l=l-1;
                    }
                     else
                    {       l=0;
                    }
            }
            e1=e1+ee1;
            e2=e2+ee2;
        }
        if (e2<e1)
        {       dd=c[j];
                c[j]=c[jj];
                c[jj]=dd;
        }
    }
}
```

D14. Routines pour simuler des semis hétérogènes.

D14.1. Simulation d'un processus de Poisson hétérogène, dont la densité suit un gradient vertical.

La routine *semis_gradient()* simule un semis de Poisson hétérogène, dont la densité suit un gradient vertical, dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Les coordonnées des points sont arrondies à la précision *p*, et stockées dans les tableaux *x[]* et *y[]*. Les densités minimales (en bas) et maximales (en haut) sont précisées dans les variables *den1* et *den2*. Le nombre de points **point_nb* final est égal à l'espérance du nombre de point du processus, soit *(den1+den2)/2)*(xma-xmi)*(yma-ymi)*. Tant que ce nombre de points n'est pas atteint, la routine effectue des tirages pseudo-aléatoires de points sur tout le domaine, mais ne conserve chaque point qu'avec une probabilité proportionnelle à la densité locale du processus.

```
void semis_gradient(    int *point_nb, int esp, float x[], float y[],
                        float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
                        float den1, float den2)
{       int i,test;
        float den,val;

        *point_nb=0;
        while(*point_nb<((den1+den2)/2)*(xma-xmi)*(yma-ymi))
        {       i=*point_nb+1;
                x[i]=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;
                y[i]=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
                test=alea(1000);
                den=den2+(y[i]-ymi)*(den1-den2)/(yma-ymi);
                val=1000*(den/(10*(den2+den1)));
                if (test<val)
                {       *point_nb=*point_nb+1;
                }
        }
}
```

D14.2. Simulation d'une réalisation d'un processus de Cox.

La routine *semis_cox()* simule une réalisation d'un processus de Cox dans un domaine d'étude défini par les valeurs *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Les coordonnées des points sont arrondies à la précision *p*, et stockées dans les tableaux *x[]* et *y[]*. Dans un premier temps, les valeurs de la densité locales sont tirées aléatoirement et stockées dans le tableau *dens[][]*. La précision de cette discrétisation est données par le nombre d'intervalle considéré, *grain*. Dans un deuxième temps, la routine effectue des tirages pseudo-aléatoires de points sur tout le domaine, mais ne conserve chaque point qu'avec une probabilité proportionnelle à la densité locale du processus. Le nombre d'itération, *total*, est calculé de façon à ce que l'espérance du nombre de points obtenus soit égale à la valeur initiale de la variable **point_nb*.

```
void semis_cox(  int *point_nb, int esp, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p)
{       int grain,total,i,nbx,nby,test;
        int dens[10][10];
        float x1,y1,xx,yy,tot2;

        total=0;
        for(nbx=0;nbx<grain;nbx++)                      /* initialisation de la densité locale */
        {       printf("\n");
```

```
                for(nby=0;nby<grain;nby++)
                {       dens[nbx][nby]=alea(100);
                        total+=dens[nbx][nby];
                }
        }
        tot2=(100.0*grain*grain)/(total+0.0);
        tot2=(*point_nb+0.0)*tot2;
        total=tot2;
        printf("\n il faut %d simulations",total);

        *point_nb=0;                                    /* début de la simulation */
        for(i=1;i<=total;i=i+1)
        {       x1=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;
                y1=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;
                xx=grain*(x1-xmi)/(xma-xmi);
                if (xx>grain-1)
                        xx=grain-1;
                nbx=xx;
                yy=grain*(y1-ymi)/(yma-ymi);
                if (yy>grain-1)
                        yy=grain-1;
                nby=yy;
                test=alea(100);
                if (test<=dens[nbx][nby])
                {       *point_nb=*point_nb+1;
                        x[*point_nb]=x1;
                        y[*point_nb]=y1;
                }
        }
}
```

Annexe D2 : Routines d'estimation de la fonction L(r).

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement les différentes routines que j'ai utilisées pour estimer la fonction de Ripley K(r), les fonctions dérivées L(r), n(r) et g(r), ainsi que leur intervalles de confiance. Il s'agit bien de calculer les estimateurs $\hat{K}(r)$ *et* $\hat{L}(r)$*, mais pour simplifier les notations j'écrirai en fait "L(r)" à la place de "*$\hat{L}(r)$*", et "K(r)" à la place de "*$\hat{K}(r)$*".*
Ces routines ont été intégré dans le module ADS du logiciel ADE[355] *(Thioulouse et al., 1997; Pélissier & Goreaud, 1999a) en collaboration avec R. Pélissier, D. Chessel et J. Thioulouse.*

D21. Cas d'un domaine d'étude rectangulaire.

D21.1. Calcul des fonctions K(r), L(r), g(r) et n(r).

La routine *ripley_rect()* calcule les valeurs des fonctions K(r), L(r), n(r) et g(r) sur un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma.* Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points du semis. La densité du processus doit également être fournie dans la variable *densite*. Les fonctions sont estimées pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans les tableaux *k[], l[], n[] et g[]*.
Dans un premier temps, la routine calcule le nombre de paires de points correspondant à chaque intervalle de distance. La fonction *perim_in_rect()* permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe C1). Dans un deuxième temps, les fonctions g(r), n(r), K(r) et L(r) sont calculées par intégration et normalisation.

```
void ripley_rect(  int point_nb, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma,
                   int t2, float dt, float g[], float k[], float l[], float n[],  float densite)
{          int tt,i,j;
           float d;

  // calcul du nombre de couple de points par intervalle de distance

           for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                    /* initialisation */
                   g[tt]=0;
           for(i=2;i<=point_nb;i=i+1)                  /* Pour chaque paire de points */
                   for(j=1;j<i;j=j+1)
                   {          d=sqrt((x[i]-x[j])*(x[i]-x[j])+(y[i]-y[j])*(y[i]-y[j]));
                              if (d<t2*dt)
                              {          tt=d/dt+1;          /* dans quel intervalle de distance est il ? */
                                                             /* contribution de (i,j), en corrigeant les effets de bord*/
                                         g[tt]+=2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
                                                             /* contribution de (j,i), en corrigeant les effets de bord*/
                                         g[tt]+=2*pi/perim_in_rect(x[j],y[j],d,xmi,xma,ymi,yma);
                              }
                   }

  // calcul des fonctions g(r), n(r), k(r), l(r).

           for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                     /* calcul de g(r) en moyennant */
                   g[tt]=g[tt]/point_nb;
           k[1]=g[1];                                   /* calcul de k(r) en intégrant */
           for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
```

[355] Disponible gratuitement sur le site http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html

```
            k[tt]=k[tt-1]+g[tt];
        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                /* pour les fonctions definitives : on normalise */
        {   g[tt]=g[tt]/(densite*(pi*tt*tt*dt*dt-pi*(tt-1)*(tt-1)*dt*dt));
            n[tt]=k[tt]/(pi*tt*tt*dt*dt);
            k[tt]=k[tt]/densite;
            l[tt]=sqrt(k[tt]/pi)-tt*dt;
        }
}
```

D21.2. Calcul des termes correctifs des effets de bord.

La fonction *perim_in_rect()* calcule la proportion du cercle C_{ij} (centré sur le point *i*, passant par le point *j*) à l'intérieur du domaine d'étude, ce qui permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe C1). Lors de l'appel de la fonction, les variables *xxx*, *yyy* et *ddd* contiennent respectivement les coordonnées du centre du cercle et son rayon. Les variables *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma* définissent les limites du domaine d'étude rectangulaire.
Les variables intermédiaires *d1*, *d2*, *d3* et *d4* permettent de connaître la position relative du cercle avec les quatre cotés du rectangle. La routine considère ensuite tous les cas de figure possibles décrits en annexe (C1), et utilise la formule appropriée.

```
float perim_in_rect(float xxx, float yyy, float ddd, float xmi, float xma, float ymi, float yma)
{       float d1,d2,d3,d4;

        if ((xxx>=xmi+ddd)&&(yyy>=ymi+ddd)&&(xxx<=xma-ddd)&&(yyy<=yma-ddd))
                return 2*pi;
        else
        {       d1=(xxx-xmi)/ddd;
                d2=(yyy-ymi)/ddd;
                d3=(xma-xxx)/ddd;
                d4=(yma-yyy)/ddd;
                if (d1>=1)
                {       if (d2>=1)
                        {       if (d3>=1)                              /* bord seul en d4 */
                                        return (2*(pi-acos(d4)));
                                else
                                {       if (d4>=1)                      /* bord seul en d3 */
                                                return (2*(pi-acos(d3)));
                                        else                            /* 2 bords d3 et d4 */
                                        {       if (d3*d3+d4*d4<1)
                                                        return (1.5*pi-acos(d3)-acos(d4));
                                                else
                                                        return (2*(pi-acos(d3)-acos(d4)));
                                        }
                                }
                        }
                        else
                        {       if (d3>=1)
                                {       if (d4>=1)                      /* bord seul en d2 */
                                                return (2*(pi-acos(d2)));
                                        else                            /* 2 bords d2 et d4 */
                                                return (2*(pi-acos(d2)-acos(d4)));
                                }
                                else
                                {       if (d4>=1)                      /* 2 bords d2 et d3 */
                                        {       if (d2*d2+d3*d3<1)
                                                        return ((1.5*pi-acos(d2)-acos(d3)));
                                                else
                                                        return (2*(pi-acos(d2)-acos(d3)));
                                        }
```

```
                        else                                    /* 3 bords d2,d3,d4 */
                        {       if (d2*d2+d3*d3<1)
                                {       if (d3*d3+d4*d4<1)
                                                return ((pi-acos(d2)-acos(d4)));
                                        else
                                                return ((1.5*pi-acos(d2)-acos(d3)-2*acos(d4)));
                                }
                                else
                                {       if (d3*d3+d4*d4<1)
                                                return ((1.5*pi-2*acos(d2)-acos(d3)-acos(d4)));
                                        else
                                                return (2*(pi-acos(d2)-acos(d3)-acos(d4)));
                                }
                        }
                }
        }
}
else
{       if (d2>=1)
        {       if (d3>=1)
                {       if (d4>=1)                              /* bord seul en d1 */
                                return (2*(pi-acos(d1)));
                        else                                    /* 2 bords d1 et d4 */
                        {       if (d1*d1+d4*d4<1)
                                        return ((1.5*pi-acos(d1)-acos(d4)));
                                else
                                        return (2*(pi-acos(d1)-acos(d4)));
                        }
                }
                else
                {       if (d4>=1)                              /* 2 bords d1 et d3 */
                                return (2*(pi-acos(d1)-acos(d3)));
                        else                                    /* 3 bords d1,d3,d4 */
                        {       if (d3*d3+d4*d4<1)
                                {       if (d4*d4+d1*d1<1)
                                                return ((pi-acos(d3)-acos(d1)));
                                        else
                                                return ((1.5*pi-acos(d3)-acos(d4)-2*acos(d1)));
                                }
                                else
                                {       if (d4*d4+d1*d1<1)
                                                return ((1.5*pi-2*acos(d3)-acos(d4)-acos(d1)));
                                        else
                                                return (2*(pi-acos(d3)-acos(d4)-acos(d1)));
                                }
                        }
                }
        }
        else
        {       if (d3>=1)
                {       if (d4>=1)                              /* 2 bords d1 et d2 */
                        {       if (d1*d1+d2*d2<1)
                                        return ((1.5*pi-acos(d1)-acos(d2)));
                                else
                                        return (2*(pi-acos(d1)-acos(d2)));
                        }
                        else                                    /* 3 bords d1,d2,d4 */
                        {       if (d4*d4+d1*d1<1)
                                {       if (d1*d1+d2*d2<1)
                                                return ((pi-acos(d4)-acos(d2)));
                                        else
                                                return ((1.5*pi-acos(d4)-acos(d1)-2*acos(d2)));
                                }
```

```
                        else
                        {       if (d1*d1+d2*d2<1)
                                        return ((1.5*pi-2*acos(d4)-acos(d1)-acos(d2)));
                                else
                                        return (2*(pi-acos(d4)-acos(d1)-acos(d2)));
                        }
                }
        }
        else
        {       if (d4>=1)                      /* 3 bords d1,d2,d3 */
                {       if (d1*d1+d2*d2<1)
                        {       if (d2*d2+d3*d3<1)
                                        return ((pi-acos(d1)-acos(d3)));
                                else
                                        return ((1.5*pi-acos(d1)-acos(d2)-2*acos(d3)));
                        }
                        else
                        {       if (d2*d2+d3*d3<1)
                                        return ((1.5*pi-2*acos(d1)-acos(d2)-acos(d3)));
                                else
                                        return (2*(pi-acos(d1)-acos(d2)-acos(d3)));
                        }
                }
                else
                {       printf("erreur");
                        return 0;
                }
        }
    }
  }
 }
}
```

D21.3. Calcul des intervalles de confiance.

Le calcul de intervalles de confiance local (correspondant à l'hypothèse nulle de structure spatiale complètement aléatoire (cf. 123.1)) est réalisé par la méthode de Monte Carlo. Pour cela, on simule un grand nombre (*nbiter*) de réalisations du processus de Poisson, comportant *point_nb* points, en utilisant la routine *semis_alea()* (cf. annexe D12.1). Pour chaque semis on calcule les valeurs des fonctions[356] K(r), L(r), n(r) et g(r) pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans les tableaux *k[], l[], n[] et g[]*, puis triés par ordre croissant. Pour un risque α (variable *valic*), les bornes de l'intervalle de confiance local sont estimées, de façon robuste, par les statistiques d'ordre $i1=nbiter*\alpha/2$ et $i2=nbiter*(1-\alpha/2)$ sur l'ensemble des *nbiter* valeurs obtenues. De façon à minimiser la taille mémoire utilisée, le tri est réalisé après chaque simulation par la routine *trirapide* (Kernighan & Ritchie, 1992), et seules les plus petites et les plus grandes valeurs sont conservées.

```
// Calcul des intervalles de confiance par la méthode de Monte Carlo.

        /* initialisation des statistiques d'ordre */
        i0=(nbiter+0.0)*(100.0-valic)/200.0;
        if (i0<1) i0=1;
        i1=i0+2;
        i2=i0;
```

[356] En réalité pour gagner du temps j'ai calculé seulement les fonctions g(r) et k(r) non normalisées, dans un routine légèrement différente, et je n'ai calculé les valeurs finales de g(r), K(r), L(r) et n(r) que sur les bornes des intervalles.

```
/* Début des simulation */
for(i=1;i<=nbiter;i++)
{       printf("\n%d",i);
        semis_alea(point_nb,x,y,xmi,xma,ymi,yma,prec);          /* on simule un semis de Poisson */
        ripley_rect(point_nb,x,y,xmi,xma,ymi,yma,t2,dt,g,k,l,n,densite);/* on calcule les fonctions */
        if (i<=2*i0+1)                                          /* on stocke les premiers résultats */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                {       gic[tt][i]=g[tt];
                        kic[tt][i]=k[tt];
                        lic[tt][i]=l[tt];
                        nic[tt][i]=n[tt];
                }
        }
        else                                                    /* puis on commence le tri */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                {       trirapide(gic[tt],1,2*i0+1);
                        gic[tt][i0+1]=g[tt];                    /* on ne garde que les */
                        trirapide(kic[tt],1,2*i0+1);            /* plus petites et les plus grandes */
                        kic[tt][i0+1]=k[tt];
                        trirapide(lic[tt],1,2*i0+1);
                        lic[tt][i0+1]=l[tt];
                        trirapide(nic[tt],1,2*i0+1);
                        nic[tt][i0+1]=n[tt];
                }
        }
}

/* calcul des bornes de l'intervalle */
for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                                        /* dernier tri */
{       trirapide(gic[tt],1,2*i0+1);
        trirapide(kic[tt],1,2*i0+1);
        trirapide(lic[tt],1,2*i0+1);
        trirapide(nic[tt],1,2*i0+1);
}
for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                                        /* définition des bornes */
{       gic1[tt]=gic[tt][i1];
        gic2[tt]=gic[tt][i2];
        kic1[tt]=kic[tt][i1];
        kic2[tt]=kic[tt][i2];
        lic1[tt]=lic[tt][i1];
        lic2[tt]=lic[tt][i2];
        nic1[tt]=nic[tt][i1];
        nic2[tt]=nic[tt][i2];
}
```

D22 : Cas d'un domaine d'étude de forme complexe.

D22.1. Calcul des fonctions K(r), L(r), g(r) et n(r).

La routine *ripley_tri()* calcule les valeurs des fonctions K(r), L(r), n(r) et g(r) sur un domaine d'étude de forme complexe, défini par exclusion de *triangle_nb* triangles (cf. annexe C1) dans un rectangle initial dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma*. Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points du semis, et les tableaux *ax[], ay[], bx[], by[], cx[], cy[]* les coordonnées des sommets des *triangle_nb* triangles. Il est impératif que (i) aucun point du semis ne soit situé dans un triangle[357], et (ii) les triangles ne se superposent pas. La surface du domaine d'étude de forme complexe doit également être calculée au préalable et être fournie dans la variable *surface*. Les fonctions sont estimées pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans les tableaux *k[], l[], n[] et g[]*.
Cette routine fonctionne exactement sur le même principe que dans le cas d'un domaine rectangulaire. Dans un premier temps, elle calcule le nombre de paires de points correspondant à chaque intervalle de distance. Cette fois la correction des effets de bord (cf. annexe C1) nécessite, en plus de la fonction perim_in_rect() (cf. annexe D21.2), la fonction *perim_triangle()*. Dans un deuxième temps, les fonctions g(r), n(r), K(r) et L(r) sont calculées par intégration et normalisation.

```
void ripley_tri(    int point_nb, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma,
                    int triangle_nb, float ax[], float ay[],float bx[],float by[],float cx[],float cy[],
                    int t2, float dt, float g[], float k[], float l[], float n[], float surface)
{       int tt,i,j;
        float d;
        float densite,cin;

        densite=point_nb/surface;

  // calcul du nombre de couple de points par intervalle de distance

        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                /* initialisation */
                g[tt]=0;
        for(i=2;i<=point_nb;i=i+1)              /* Pour chaque paire de points */
                for(j=1;j<i;j=j+1)
                {       d=sqrt((x[i]-x[j])*(x[i]-x[j])+(y[i]-y[j])*(y[i]-y[j]));
                        if (d<t2*dt)
                        {       tt=d/dt+1;      /* dans quel intervalle de distance est il ? */
                                /* contribution de (i,j), en corrigeant les effets de bord*/
                                cin=perim_in_rect(x[i],y[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
                                cin=cin-perim_triangle(x[i],y[i],d,triangle_nb,ax,ay,bx,by,cx,cy);
                                if (cin<0)
                                {       printf("\ncin<0 sur i APRES : %3.2f %d",cin,i);
                                        cin=0;
                                }
                                g[tt]+=2*pi/cin;
                                /* contribution de (j,i), en corrigeant les effets de bord*/
                                cin=perim_in(x[j],y[j],d,xmi,xma,ymi,yma);
                                cin=cin-perim_triangle(x[j],y[j],d,triangle_nb,ax,ay,bx,by,cx,cy);
                                if (cin<0)
                                {       printf("\ncin<0 sur j APRES : %3.2f %d",cin,j);
                                        cin=0;
                                }
```

[357] Avant l'appel de la routine, il est donc nécessaire de le vérifier et de supprimer les éventuels points à l'intérieur des triangles.

```
                        g[tt]+=2*pi/cin;
                    }
                }

  // calcul des fonctions g(r), n(r), k(r), l(r).

        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                    /* calcul de g(r) en moyennant */
                g[tt]=g[tt]/point_nb;
        k[1]=g[1];                                  /* calcul de k(r) en intégrant */
        for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
                k[tt]=k[tt-1]+g[tt];
         for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                   /* pour les fonctions definitives : on normalise */
        {       g[tt]=g[tt]/(densite*(pi*tt*tt*dt*dt-pi*(tt-1)*(tt-1)*dt*dt));
                n[tt]=k[tt]/(pi*tt*tt*dt*dt);
                k[tt]=k[tt]/densite;
                l[tt]=sqrt(k[tt]/pi)-tt*dt;
        }
}
```

D22.2. Calcul des termes correctifs des effets de bord.

La fonction *perim_triangle()* calcule la proportion du cercle C_{ij} (centré sur le point *i*, passant par le point *j*) à l'intérieur des *triangle_nb* triangles qui définissent le domaine d'étude de forme complexe. Associée avec la routine *perim_in_rect()* (cf. annexe D21.2), elle permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe C1). Lors de l'appel de la fonction, les variables *xxx*, *yyy* et *ddd* contiennent respectivement les coordonnées du centre du cercle et son rayon. Les variables *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma* définissent les limites du rectangle initial, et les tableaux *ax[]*, *ay[]*, *bx[]*, *by[]*, *cx[]*, *cy[]* les coordonnées des sommets des *triangle_nb* triangles.
La routine considère successivement chaque triangle, teste sa position relative par rapport au cercle C_{ij}, puis appelle des sous-routines appropriées pour calculer l'angle α_{tri} associé (cf. annexe C1).

```
float perim_triangle(float x,float y, float d,
                int triangle_nb, float ax[], float ay[], float bx[], float by[], float cx[], float cy[])
{       float angle;
        float doa,dob,doc;
        int h,i;

        angle=0;
        for(h=1;h<=triangle_nb;h++)                         /* pour chaque triangle : */
        {       doa=sqrt((x-ax[h])*(x-ax[h])+(y-ay[h])*(y-ay[h]));      /* position par rapport aux sommets */
                dob=sqrt((x-bx[h])*(x-bx[h])+(y-by[h])*(y-by[h]));
                doc=sqrt((x-cx[h])*(x-cx[h])+(y-cy[h])*(y-cy[h]));
                if (doa-d<-epsilon)                         /* on teste chaque configuration */
                {       if (dob-d<-epsilon)
                        {       if (doc-d<-epsilon)
                                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
                                else if (doc-d>epsilon)
                                        angle+=un_point(cx[h],cy[h],ax[h],ay[h],bx[h],by[h],x,y,d);
                                else
                                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
                        }
                        else if (dob-d>epsilon)
                        {       if (doc-d<-epsilon)
                                        angle+=un_point(bx[h],by[h],ax[h],ay[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
                                else if (doc-d>epsilon)
                                        angle+=deux_point(ax[h],ay[h],bx[h],by[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
```

```
                else
                        angle+=ununun_point(bx[h],by[h],ax[h],ay[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
        }
        else                            /* b sur le bord */
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=ununun_point(cx[h],cy[h],ax[h],ay[h],bx[h],by[h],x,y,d);
                else
                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
        }
}
else if (doa-d>epsilon)
{       if (dob-d<-epsilon)
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        angle+=un_point(ax[h],ay[h],bx[h],by[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=deux_point(bx[h],by[h],ax[h],ay[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
                else
                        angle+=ununun_point(ax[h],ay[h],bx[h],by[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
        }
        else if (dob-d>epsilon)
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        angle+=deux_point(cx[h],cy[h],ax[h],ay[h],bx[h],by[h],x,y,d);
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=trois_point(ax[h],ay[h],bx[h],by[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
                else
                        angle+=deuxun_point(cx[h],cy[h],ax[h],ay[h],bx[h],by[h],x,y,d);
        }
        else                    /* b sur le bord */
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        angle+=ununun_point(ax[h],ay[h],cx[h],cy[h],bx[h],by[h],x,y,d);
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=deuxun_point(bx[h],by[h],ax[h],ay[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
                else
                        angle+=deuxbord_point(ax[h],ay[h],bx[h],by[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
        }
}
else                                    /* a sur le bord */
{       if (dob-d<-epsilon)
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=ununun_point(cx[h],cy[h],bx[h],by[h],ax[h],ay[h],x,y,d);
                else
                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
        }
        else if (dob-d>epsilon)
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        angle+=ununun_point(bx[h],by[h],cx[h],cy[h],ax[h],ay[h],x,y,d);
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=deuxun_point(ax[h],ay[h],bx[h],by[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
                else
                        angle+=deuxbord_point(bx[h],by[h],ax[h],ay[h],cx[h],cy[h],x,y,d);
        }
        else                            /* b sur le bord */
        {       if (doc-d<-epsilon)
                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
                else if (doc-d>epsilon)
                        angle+=deuxbord_point(cx[h],cy[h],ax[h],ay[h],bx[h],by[h],x,y,d);
                else
                        i=1;            /* le triangle est dans le cercle, TVB */
        }
```

```
                }
        }
        return angle;
}

// Sous-routines :
// -------------------

// calcul de Arccos modifié

float bacos(float a)
{       float b;

        if (a>=1)
                b=0;
        else if (a<=-1)
                b=pi;
        else
                b=acos(a);
        return b;
}

// retourne 1 si le point x,y est du meme cote de la droite (ab) que c

int in_droite(float x, float y, float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy)
{       float vabx,vaby,vacx,vacy,vamx,vamy,pv1,pv2;

        vabx=bx-ax;
        vaby=by-ay;
        vacx=cx-ax;
        vacy=cy-ay;
        vamx=x-ax;
        vamy=y-ay;
        pv1=vabx*vacy-vaby*vacx;
        pv2=vabx*vamy-vaby*vamx;

        if (((pv1>0)&&(pv2>=0))||((pv1<0)&&(pv2<=0)))
                return 1;
        else
                return 0;
}

// retourne 1 si (x,y) est dans le triangle abc ou sur ses bords

int in_triangle(float x, float y, float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy)
{       int res;

        res=0;
        if (in_droite(x, y, ax, ay, bx, by, cx, cy)==1)
                if (in_droite(x, y, bx, by, cx, cy, ax, ay)==1)
                        if (in_droite(x, y, cx, cy, ax, ay, bx, by)==1)
                                res=1;
        return res;
}

// calcul de l angle alpha tri pour les différentes configurations

/* a exterieur ; b et c interieur */

float un_point(         float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy,
                        float x, float y, float d)
{       float alpha, beta, gamma, delta, ttt, ang;
        float ex,ey,fx,fy;
```

```
        /* premier point d'intersection */

        alpha=(bx-ax)*(bx-ax)+(by-ay)*(by-ay);
        beta=(2*(ax-x)*(bx-ax)+2*(ay-y)*(by-ay));
        gamma=((ax-x)*(ax-x)+(ay-y)*(ay-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta<=0)
                printf("erreur1");
        ttt=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
        if ((ttt<=0)||(ttt>=1))
                printf("erreur2");
        ex=ax+ttt*(bx-ax);
        ey=ay+ttt*(by-ay);

        /* deuxieme point d'intersection */

        alpha=(cx-ax)*(cx-ax)+(cy-ay)*(cy-ay);
        beta=(2*(ax-x)*(cx-ax)+2*(ay-y)*(cy-ay));
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta<=0)
                printf("erreur3");
        ttt=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
        if ((ttt<=0)||(ttt>=1))
                printf("erreur4");
        fx=ax+ttt*(cx-ax);
        fy=ay+ttt*(cy-ay);

        /* calcul de l'angle */

        ang=bacos(((ex-x)*(fx-x)+(ey-y)*(fy-y))/(d*d));
        return ang;
}


/* a exterieur, b interieur, c sur le bord */

float ununun_point(float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy,
                        float x, float y, float d)
{       float alpha, beta, gamma, delta, ttt, ang;
        float ex,ey,fx,fy;

        /* premier point d'intersection sur ab*/

        alpha=(bx-ax)*(bx-ax)+(by-ay)*(by-ay);
        beta=(2*(ax-x)*(bx-ax)+2*(ay-y)*(by-ay));
        gamma=((ax-x)*(ax-x)+(ay-y)*(ay-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta<=0)
                printf("erreur1b");
        ttt=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
        if ((ttt<=0)||(ttt>=1))
                printf("erreur2b");
        ex=ax+ttt*(bx-ax);
        ey=ay+ttt*(by-ay);

        /* deuxieme point d'intersection ac*/

        alpha=(cx-ax)*(cx-ax)+(cy-ay)*(cy-ay);
        beta=(2*(ax-x)*(cx-ax)+2*(ay-y)*(cy-ay));
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        ttt=1;
        if (delta>0)
```

```
        {       ttt=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((ttt<=0)||(ttt>1))
                        ttt=1;
                if (ttt<=0)
                        printf("e3b");
        }
        fx=ax+ttt*(cx-ax);
        fy=ay+ttt*(cy-ay);

        /* calcul de l'angle */

        ang=bacos(((ex-x)*(fx-x)+(ey-y)*(fy-y))/(d*d));
        return ang;
}


/* a exterieur, b et c sur le bord */

float deuxbord_point(float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy,
                        float x, float y, float d)
{       float alpha, beta, gamma, delta, te,tf, ang;
        float ex,ey,fx,fy;

        /* premier point d'intersection sur ab*/

        alpha=(bx-ax)*(bx-ax)+(by-ay)*(by-ay);
        beta=(2*(ax-x)*(bx-ax)+2*(ay-y)*(by-ay));
        gamma=((ax-x)*(ax-x)+(ay-y)*(ay-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        te=1;
        if (delta>0)
        {       te=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((te<=0)||(te>=1))
                        te=1;
                if (te<=0)
                        printf("e1t ");
        }
        ex=ax+te*(bx-ax);
        ey=ay+te*(by-ay);

        /* deuxieme point d'intersection ac*/

        alpha=(cx-ax)*(cx-ax)+(cy-ay)*(cy-ay);
        beta=(2*(ax-x)*(cx-ax)+2*(ay-y)*(cy-ay));
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        tf=1;
        if (delta>0)
        {       tf=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((tf<=0)||(tf>=1))
                        tf=1;
                if (tf<=0)
                        printf("e4t ");
        }
        fx=ax+tf*(cx-ax);
        fy=ay+tf*(cy-ay);

        /* calcul de l'angle */

        ang=bacos(((ex-x)*(fx-x)+(ey-y)*(fy-y))/(d*d));
        return ang;
}
```

```
/* a interieur , b et c exterieur */

float deux_point(float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy,
                        float x, float y, float d)
{       float alpha, beta, gamma, delta, ttt, ang;
        float ex,ey,fx,fy,gx,gy,hx,hy;
        int cas;

        /* premier point d'intersection */

        alpha=((bx-ax)*(bx-ax)+(by-ay)*(by-ay));
        beta=(2*(ax-x)*(bx-ax)+2*(ay-y)*(by-ay));
        gamma=((ax-x)*(ax-x)+(ay-y)*(ay-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta<=0)
                printf("erreur6");
        ttt=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
        if ((ttt<=0)||(ttt>=1))
                printf("erreur7");
        ex=ax+ttt*(bx-ax);
        ey=ay+ttt*(by-ay);

        /* deuxieme point d'intersection */

        alpha=((cx-ax)*(cx-ax)+(cy-ay)*(cy-ay));
        beta=(2*(ax-x)*(cx-ax)+2*(ay-y)*(cy-ay));
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta<=0)
                printf("erreur8");
        ttt=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
        if ((ttt<=0)||(ttt>=1))
                printf("erreur9");
        fx=ax+ttt*(cx-ax);
        fy=ay+ttt*(cy-ay);

        /* y a t il deux autres intersections? */

        cas=0;
        alpha=((cx-bx)*(cx-bx)+(cy-by)*(cy-by));
        beta=(2*(bx-x)*(cx-bx)+2*(by-y)*(cy-by));
        gamma=((bx-x)*(bx-x)+(by-y)*(by-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta>0)
        {       ttt=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((ttt>=0)&&(ttt<=1))
                {       gx=bx+ttt*(cx-bx);
                        gy=by+ttt*(cy-by);
                        ttt=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
                        if ((ttt>=0)&&(ttt<=1))
                        {       cas=1;
                                hx=bx+ttt*(cx-bx);
                                hy=by+ttt*(cy-by);
                        }
                        else
                                printf("erreur9bis");
                }
        }

        /* calcul de l'angle */

        if (cas==0)
        {       ang=bacos(((ex-x)*(fx-x)+(ey-y)*(fy-y))/(d*d));
        }
```

```
        else
        {       ang=bacos(((ex-x)*(gx-x)+(ey-y)*(gy-y))/(d*d));
                ang+=bacos(((fx-x)*(hx-x)+(fy-y)*(hy-y))/(d*d));
        }

        return ang;
}


/* a est le point sur le bord , b et c exterieur */

float deuxun_point(  float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy,
                     float x, float y, float d)
{       float alpha, beta, gamma, delta, te,tf,tg,th, ang;
        float ex,ey,fx,fy,gx,gy,hx,hy;
        int cas;

        /* premier point d'intersection */

        alpha=((bx-ax)*(bx-ax)+(by-ay)*(by-ay));
        beta=(2*(ax-x)*(bx-ax)+2*(ay-y)*(by-ay));
        gamma=((ax-x)*(ax-x)+(ay-y)*(ay-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        te=0;
        if (delta>0)
        {       te=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((te<0)||(te>=1))
                        te=0;
                if (te>=1)
                        printf("e15 ");
        }
        ex=ax+te*(bx-ax);
        ey=ay+te*(by-ay);

        /* deuxieme point d'intersection */

        alpha=((cx-ax)*(cx-ax)+(cy-ay)*(cy-ay));
        beta=(2*(ax-x)*(cx-ax)+2*(ay-y)*(cy-ay));
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        tf=0;
        if (delta>0)
        {       tf=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((tf<0)||(tf>=1))
                        tf=0;
                if (tf>=1)
                        printf("e15 ");
        }
        fx=ax+tf*(cx-ax);
        fy=ay+tf*(cy-ay);

        /* y a t il deux autres intersections? */

        cas=0;
        alpha=((cx-bx)*(cx-bx)+(cy-by)*(cy-by));
        beta=(2*(bx-x)*(cx-bx)+2*(by-y)*(cy-by));
        gamma=((bx-x)*(bx-x)+(by-y)*(by-y)-d*d);
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta>0)
        {       tg=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((tg>=0)&&(tg<=1))
                {       gx=bx+tg*(cx-bx);
                        gy=by+tg*(cy-by);
                        th=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
```

```
                if ((th>=0)&&(th<=1))
                {       cas=1;
                        hx=bx+th*(cx-bx);
                        hy=by+th*(cy-by);
                }
                else
                        printf("erreur9ter");
        }
}

/* calcul de l'angle */

if (cas==0)
{       if ((te==0)&&(tf==0))
                ang=0;
        else
                ang=bacos(((ex-x)*(fx-x)+(ey-y)*(fy-y))/(d*d));
}
else
{       ang=bacos(((ex-x)*(gx-x)+(ey-y)*(gy-y))/(d*d));
        ang+=bacos(((fx-x)*(hx-x)+(fy-y)*(hy-y))/(d*d));
}

return ang;
}


/* a,b et c exterieurs */

float trois_point(float ax, float ay, float bx, float by, float cx, float cy, float x, float y, float d)
{
        float alpha, beta, gamma, delta, te,tf,tg,th,ti,tj, ang;
        float ex,ey,fx,fy,gx,gy,hx,hy,ix,iy,jx,jy;
        int cas;

        /* premier segment ab */

        alpha=(bx-ax)*(bx-ax)+(by-ay)*(by-ay);
        beta=2*(ax-x)*(bx-ax)+2*(ay-y)*(by-ay);
        gamma=(ax-x)*(ax-x)+(ay-y)*(ay-y)-d*d;
        delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
        if (delta<0)
        {       te=-1;
                tf=-1;
        }
        else
        {       te=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
                tf=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
                if ((te<0)||(te>=1)||(tf==0))
                {       te=-1;
                        tf=-1;
                }
                else
                {       ex=ax+te*(bx-ax);
                        ey=ay+te*(by-ay);
                        fx=ax+tf*(bx-ax);
                        fy=ay+tf*(by-ay);
                        if ((tf<=0)||(tf>1))
                                printf("\npb te %f tf %f",te,tf);
                }
        }

        /* deuxieme segment bc */
```

```
alpha=(cx-bx)*(cx-bx)+(cy-by)*(cy-by);
beta=2*(bx-x)*(cx-bx)+2*(by-y)*(cy-by);
gamma=(bx-x)*(bx-x)+(by-y)*(by-y)-d*d;
delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
if (delta<0)
{	tg=-1;
	th=-1;
}
else
{	tg=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
	th=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
	if ((tg<0)||(tg>=1)||(th==0))
	{	tg=-1;
		th=-1;
	}
	else
	{	gx=bx+tg*(cx-bx);
		gy=by+tg*(cy-by);
		hx=bx+th*(cx-bx);
		hy=by+th*(cy-by);
		if ((th<=0)||(th>1))
			printf("\npb tg %f th %f",tg,th);

	}
}

/* troisieme segment ca */

alpha=(ax-cx)*(ax-cx)+(ay-cy)*(ay-cy);
beta=2*(cx-x)*(ax-cx)+2*(cy-y)*(ay-cy);
gamma=(cx-x)*(cx-x)+(cy-y)*(cy-y)-d*d;
delta=beta*beta-4*alpha*gamma;
if (delta<0)
{	ti=-1;
	tj=-1;
}
else
{	ti=(-beta-sqrt(delta))/(2*alpha);
	tj=(-beta+sqrt(delta))/(2*alpha);
	if ((ti<0)||(ti>=1)||(tj==0))
	{	ti=-1;
		tj=-1;
	}
	else
	{	ix=cx+ti*(ax-cx);
		iy=cy+ti*(ay-cy);
		jx=cx+tj*(ax-cx);
		jy=cy+tj*(ay-cy);
		if ((tj<=0)||(tj>1))
			printf("\npb ti %f tj %f",ti,tj);

	}
}

/* quelle configuration ? */

if (te<0)
{	if (tg<0)
	{	if (ti<0)
		{	/* pas d'intersection... ouf!*/
			ang=0;
		}
```

```
                else
                {       /* un seul cote (ca) coupe le cercle en i,j*/
                        ang=bacos(((ix-x)*(jx-x)+(iy-y)*(jy-y))/(d*d));
                }
        }
        else
        {       if (ti<0)
                {       /* un seul cote (bc) coupe le cercle en g,h*/
                        ang=bacos(((gx-x)*(hx-x)+(gy-y)*(hy-y))/(d*d));
                }
                else
                {       /* deux cotes (bc et ca) coupent le cercle en g,h,i,j */
                        ang=bacos(((gx-x)*(jx-x)+(gy-y)*(jy-y))/(d*d));
                        ang+=bacos(((hx-x)*(ix-x)+(hy-y)*(iy-y))/(d*d));
                }
        }
    }
    else
    {       if (tg<0)
            {       if (ti<0)
                    {       /* un seul cote (ab) coupe le cercle en e,f*/
                            ang=bacos(((ex-x)*(fx-x)+(ey-y)*(fy-y))/(d*d));
                    }
                    else
                    {       /* deux cotes (ab et ca) coupent le cercle en e,f,i,j */
                            ang=bacos(((ex-x)*(jx-x)+(ey-y)*(jy-y))/(d*d));
                            ang+=bacos(((fx-x)*(ix-x)+(fy-y)*(iy-y))/(d*d));
                    }
            }
            else
            {       if (ti<0)
                    {       /* deux cotes (ab et bc) coupent le cercle en e,f,g,h */
                            ang=bacos(((ex-x)*(hx-x)+(ey-y)*(hy-y))/(d*d));
                            ang+=bacos(((fx-x)*(gx-x)+(fy-y)*(gy-y))/(d*d));
                    }
                    else
                    {       /* les trois cotes coupent le cercle */
                            ang=bacos(((ex-x)*(jx-x)+(ey-y)*(jy-y))/(d*d));
                            ang+=bacos(((hx-x)*(ix-x)+(hy-y)*(iy-y))/(d*d));
                            ang+=bacos(((fx-x)*(gx-x)+(fy-y)*(gy-y))/(d*d));
                    }
            }
    }
    if ((ang<0)||(ang>pi))
            printf("\nerreur12 : ang=%3.2f, %d %d %d %d %d %d",ang,te,tf,tg,th,ti,tj);

    return ang;
}
```

D22.3. Calcul des intervalles de confiance.

Le calcul des intervalles de confiance local pour un domaine de forme complexe suit exactement le même principe que dans le cas rectangulaire (annexe D21.3), avec deux petites adaptations :

- Pour chaque itération, on doit simuler un semis de Poisson de *point_nb* points sur le domaine de forme complexe, qui ne doit donc pas contenir de points dans les triangles. On utilise pour cela une routine adaptée, *s_alea_tr()*.

- Les valeurs des fonctions K(r), L(r), n(r) et g(r) sont calculées avec la routine[358] *ripley_tri()* (cf. annexe D22.1).

```
void s_alea_tr(	int point_nb, float x[],  float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma, float p,
		int triangle_nb, float ax[], float ay[], float bx[], float by[], float cx[], float cy[])
{	int i,j,erreur;

	i=0;
	 while (i<point_nb)		/* on simule des points tant qu'on en a moins que point_nb */
	{	x[i]=xmi+alea((xma-xmi)/p)*p;	/* position aléatoire dans le rectangle */
		y[i]=ymi+alea((yma-ymi)/p)*p;

		// ce point est il dans un triangle ?
		erreur=0;
		j=1;
		while ((j<=triangle_nb)&&(erreur==0))
		{	if (in_triangle(x[i],y[i],ax[j],ay[j],bx[j],by[j],cx[j],cy[j]))
			{	printf(".");
				erreur=1;	/* si oui, on recommence */
			}
			j=j+1;
		}
		if (erreur==0)
		{	i=i+1;		/* si non : on le garde */
		}
	}
}
```

[358] En réalité pour gagner du temps j'ai calculé seulement les fonctions g(r) et k(r) non normalisées, dans un routine légèrement différente, et je n'ai calculé les valeurs finales de g(r), K(r), L(r) et n(r) que sur les bornes des intervalles.

Annexe D3 : Simulation de mortalité ou d'éclaicie.

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement les différentes routines que j'ai utilisées pour simuler des processus de mortalité et des processus d'éclaircie.

D31. Routines de simulation de mortalité ou d'éclaircie proprement dites.

Toutes ces routines modifient un semis de points, défini sur un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma.* Lors de l'appel des routines, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des **point_nb* points du semis. Certains points sont supprimés, et la variable **point_nb* est modifiée en conséquence.

D31.1. Simulation d'une mortalité aléatoire.

La routine *s_eclair_alea1()* simule une mortalité (ou une éclaircie) aléatoire. La probabilité de survie, constante, est donnée dans la variable *psurvie*.

```
void s_eclair_alea1(int *point_nb,float x[], float y[],float xmi,float xma, float ymi,float yma,float psurvie)
{       int i,j;
        float pp;

        for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)                     /* on teste chaque arbre */
        {       pp=alea(9999)/10000.0;                  /* tirage aléatoire */
                if (pp>psurvie)                         /* survie avec une probabilité psurvie */
                {       x[i]=x[*point_nb];              /* sinon : on efface le point et on décale*/
                        y[i]=y[*point_nb];
                        *point_nb=*point_nb-1;
                        i=i-1;
                }
        }
}
```

D31.2. Simulation d'une mortalité par trouées.

La routine *s_eclair_trouee2()* simule le processus de mortalité par trouées construit au paragraphe (132.3). Dans un premier temps, les centres des *nbtrouees* trouées sont définis par un processus de Poisson "père", ou plus précisément par un processus de Poisson conditionnel au nombre de trouées fixé. Les arbres situés dans les disques de rayon *R0* centrés sur ces positions sont identifiés comme pouvant mourir (*etat[i]=1*). Dans un deuxième temps, on applique à ces arbres une mortalité aléatoire, dont la probabilité de survie constante *psurvie* est calculée de façon à ce que l'espérance du nombre d'arbres morts soit *nbeclair*. Si il n'y a pas assez de points dans les trouées, on fait mourir d'autres arbres du peuplement.
Le processus de mortalité doublement agrégatif utilisé au paragraphe (153.4) est construit sur le même principe.

```
void s_eclair_trouee2(  int *point_nb,float x[], float y[],float xmi,float xma, float ymi,float yma,
                        int nbtrouees,float R0,float nbeclair,float etat[])
{       char c;
        int i,j;
        float pp,xt,yt,d,psurvie;
        int nbzone;
```

```
        for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)                 /* initialisation */
                etat[i]=0;
        nbzone=0;

         for(j=1;j<=nbtrouees;j++)                  // pour chaque trouee
        {       xt=xmi+alea(xma-xmi);               // on définit le centre de la troue
                yt=ymi+alea(yma-ymi);
                for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)                     // pour chaque point du semis
                {       d=sqrt((x[i]-xt)*(x[i]-xt)+(y[i]-yt)*(y[i]-yt));
                        if (d<=R0)                              // si le point est dans la trouee
                        {       if (etat[i]==0)
                                {       etat[i]=1;          // on le comptabilise comme pouvant mourir
                                        nbzone+=1;
                                }
                        }
                }
        }

        if (nbzone+0.0>=nbeclair)
        {       psurvie=(nbzone-nbeclair+0.0)/(nbzone+0.0);
                for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)                     // pour chaque point pouvant mourir
                {       if (etat[i]==1)                         // on applique la mortalité
                        {       pp=alea(9999)/10000.0;
                                if (pp>psurvie)
                                {       x[i]=x[*point_nb];
                                        y[i]=y[*point_nb];
                                        etat[i]=etat[*point_nb];
                                        *point_nb=*point_nb-1;
                                        i=i-1;
                                }
                        }
                }
        }
        else                                            // pb pas assez de points en zone...
        {       for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)             // on supprime d'abord les points des trouees
                {       if (etat[i]==1)
                        {       x[i]=x[*point_nb];
                                y[i]=y[*point_nb];
                                etat[i]=etat[*point_nb];
                                *point_nb=*point_nb-1;
                                i=i-1;
                        }
                }
                                                // la difference est supprimee dans le reste du semis
                psurvie=(*point_nb-(nbeclair-nbzone+0.0))/(*point_nb+0.0);
                for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)                     // pour chaque point du semis
                {       pp=alea(9999)/10000.0;
                        if (pp>psurvie)
                        {       x[i]=x[*point_nb];
                                y[i]=y[*point_nb];
                                etat[i]=etat[*point_nb];
                                *point_nb=*point_nb-1;
                                i=i-1;
                        }
                }
        }
}
```

D31.3. Simulation d'une éclaircie au profit des arbres d'avenir.

La routine *s_eclair_aa()* simule le processus d'éclaircie au profit des arbres d'avenir construit au paragraphe (142.4). Il est directement inspiré du processus de mortalité par trouée, en considérant que les éclaircies interviennent dans des disques centrés sur les *aanb* arbres d'avenir dont les coordonnées sont stockés dans les tableaux *aax[]* et *aay[]*. Dans un premier temps, les arbres situés dans les disques de rayon *R0* centrés sur ces arbres d'avenir sont identifiés comme pouvant mourir (*etat[i]=1*). Dans un deuxième temps, on applique à ces arbres une mortalité aléatoire, dont la probabilité de survie constante *ps* est calculée de façon à ce que l'espérance du nombre d'arbres morts soit *nbeclair*. Si il n'y a pas assez de points dans les trouées, on affiche un message d'erreur.

```
void s_eclair_aa(       int *point_nb,float x[], float y[],float xmi,float xma, float ymi,float yma,
                        int aanb, float aax[], float aay[],float R0,int nbeclair)
{       int i,j,nbzone,verif;
        float pp,d,ps;
        int etat[pointmax];
        char c;
                                                        // on determine d'abord les points dans la zone
        nbzone=0;
        verif=0;
        for(i=1;i<=*point_nb;i++)
                etat[i]=0;                              // a priori dehors
        for(i=1;i<=*point_nb;i++)
        {       for(j=1;j<=aanb;j++)                    // est-ce un AA?
                {       if ((x[i]==aax[j])&&(y[i]==aay[j]))
                        {       etat[i]=2;              // AA
                                j=aanb+1;
                                verif+=1;
                        }
                }
                if (etat[i]!=2)                         // sinon, est il dans la zone?
                {       for(j=1;j<=aanb;j++)
                        {       d=sqrt((x[i]-aax[j])*(x[i]-aax[j])+(y[i]-aay[j])*(y[i]-aay[j]));
                                if (d<=R0)
                                {       if (etat[i]==0)
                                        {       etat[i]=1;      // dedans
                                                j=aanb+1;
                                                nbzone+=1;
                                         }
                                }
                        }
                }
        }
        if (nbzone<nbeclair)                            // pas assez d'arbres autour des arbres d'avenir...
                printf("***********erreur*********");
                                                        // eclaircie proprement dite
        ps=(nbzone-nbeclair+0.0)/(nbzone+0.0);
        for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)                     // pour chaque point de la zone
        {       if (etat[i]==1)
                {       pp=alea(9999)/10000.0;  // ses chances de survie
                        if (pp>ps)      // cas de mortalite
                        {       x[i]=x[*point_nb];
                                [i]=y[*point_nb];
                                etat[i]=etat[*point_nb];
                                *point_nb=*point_nb-1;
                                i=i-1;
                        }
                }
        }
}
```

D31.4. Simulation d'une mortalité dépendant de la densité.

La routine *s_eclair_densite1()* simule le processus de mortalité dépendant de la densité construit au paragraphe (142.3). La fonction logistique est paramétrée par les variables *pa* et *pb* (pour α et β), et la variable *pd* (pour le rayon R). Les valeurs estimées pour chaque point sont sauvées dans le tableau *ps[]*. Pour le calcul du nombre de voisins, on utilise la routine de correction des effets de bord *perim_in_rect()* (cf. annexe D21.2). On applique ensuite à tous les arbres une mortalité aléatoire, avec une probabilité de survie calculée par la fonction logistique normée.

```
void s_eclair_densite1(	int *point_nb,float x[], float y[],float xmi,float xma, float ymi,float yma,
	float pa, float pb, float pd, float ps[])
{	int i,j;
	float nv,d,psurvie,pp;

	// calcul de Ps
	for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)		// pour chaque point du semis
	{	nv=0;
		for(j=1;j<=*point_nb;j=j+1)		// on calcule le nombre de voisins
		{	if (j!=i)
			{	d=sqrt((x[i]-x[j])*(x[i]-x[j])+(y[i]-y[j])*(y[i]-y[j]));
				if (d<pd)
				{	nv+=2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
				}
			}
		}
		ps[i]=1/(1+exp(pa+pb*nv));
	}

	// mortalite proprement dite
	for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)	// pour chaque point du semis
	{	psurvie=ps[i];
		pp=alea(9999)/10000.0;
		if (pp>psurvie)
		{	x[i]=x[*point_nb];
			y[i]=y[*point_nb];
			ps[i]=ps[*point_nb];
			*point_nb=*point_nb-1;
			i=i-1;
		}
	}
}
```

La routine *s_eclair_densite2()* simule le processus de mortalité dépendant de la densité construit au paragraphe (132.4). Elle est en tout points comparable à *s_eclair_densite1()*, mais comporte en plus le calcul du coefficient *norme* de façon à ce que l'espérance du nombre d'arbres morts soit la valeur initiale de la variable **point_nb*.

```
void s_eclair_densite2(	int *point_nb,float x[], float y[],float xmi,float xma, float ymi,float yma,
	float pa, float pb, float pd, float psurviemoy, float ps[])
{	int i,j;
	float nv,d,psurvie,pp,norme,esp;

	// calcul du coeff de normalisation
	esp=0;
	for(i=1;i<=*point_nb;i=i+1)		// pour chaque point du semis
	{	nv=0;
		for(j=1;j<=*point_nb;j=j+1)
		{	if (j!=i)
			{	d=sqrt((x[i]-x[j])*(x[i]-x[j])+(y[i]-y[j])*(y[i]-y[j]));
```

```
                    if (d<pd)
                    {       nv+=2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
                    }
                }
            }
            ps[i]=1/(1+exp(pa+pb*nv));      // on calcule la valeur de la proba de survie non normee
            esp=esp+ps[i];
        }
         norme=(*point_nb)*psurviemoy/esp;      // on en deduit la norme

        // mortalite proprement dite
        ... même chose que précédemment ...
}
```

D32. Estimation des valeurs moyennes de L(r) sur plusieurs répétitions d'un processus de mortalité.

L'estimation des valeurs moyennes de L(r) sur plusieurs répétitions d'un processus de mortalité est très simple, et suit le même principe que le calcul des intervalles de confiance présenté au paragraphe (D21.3). Dans un premier temps, on copie les données du semis de points initial dans la variable *point_nb2* et les tableaux *xx[]* et *yy[]*. Ensuite, pour *nbiter* répétitions, on applique, éventuellement plusieurs fois, le processus simulé au semis de points initial. On estime ensuite les fonctions de Ripley avec la routine *ripley_rect()* (cf. annexe D21.1). Enfin, les valeurs obtenues sont additionnées de façon à pouvoir calculer la moyenne après la dernière répétition.

```
// on sauvegarde le semis initial
        for(i=1;i<=point_nb;i++)
        {       xx[i]=x[i];
                yy[i]=y[i];
        }
        point_nb2=point_nb;

// Debut des répétitions

        for(i=1;i<=nbiter;i++)
        {       printf("\n%d",i);
                point_nb=point_nb2;                     // on recupere le semis initial
                for(j=1;j<=point_nb;j++)
                {       x[j]=xx[j];
                        y[j]=yy[j];
                }
                if (modeeclair==1)                      // eclaircie
                {       for(j=1;j<=nbpassage;j++)
                        {       s_eclair_alea1(&point_nb,x,y,xmi,xma,ymi,yma,psurvie);
                        }
                }
                else
                .....
                densite=point_nb/surface;
                                                        // calcul ripley
                ripley_rect(point_nb,x,y,xmi,xma,ymi,yma,t2,dt,gic1,kic1,lic1,nic1,densite);
                for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                // on somme
                {       gic2[tt]+=gic1[tt];
                        kic2[tt]+=kic1[tt];
                        ...
                }
        }
        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
        {       g[tt]=gic2[tt]/nbiter;
                k[tt]=kic2[tt]/nbiter;
                ...
        }
```

D33. Estimation des intervalles de confiance de L(r) pour le semis des arbres survivants à d'un processus de mortalité.

L'estimation des intervalles de confiance de L(r) pour les semis survivants à un processus de mortalité est tout à fait similaire au calcul des valeurs moyennes présenté au sous-chapitre précédent. En effet, l'intervalle de confiance est estimé par la méthode de Monte Carlo sur un grand nombre (10000) de répétitions. Pour *nbiter=10000* répétitions, on applique donc comme précédemment le processus simulé au semis de points initial et on estime ensuite les fonctions de Ripley avec la routine *ripley_rect()* (cf. annexe D21.1). Au lieu d'additionner les valeurs comme au sous-chapitre (D32), on doit cette fois les trier par ordre croissant comme au paragraphe (D21.3). Pour un risque α (variable *valic*), les bornes de l'intervalle de confiance local sont estimées, de façon robuste, par les statistiques d'ordre $i1=nbiter*\alpha/2$ et $i2=nbiter*(1-\alpha/2)$ sur l'ensemble des *nbiter* valeurs obtenues (cf. D21.3).

Annexe D4 : Routines d'estimation de la fonction $L_{1.2}(r)$.

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement les différentes routines que j'ai utilisées pour estimer la fonction intertype $K_{1.2}(r)$, les fonctions dérivées $L_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$ et $g_{1.2}(r)$, ainsi que leur intervalles de confiance. Il s'agit bien de calculer les estimateurs $\hat{K}_{1.2}(r)$ et $\hat{L}_{1.2}(r)$, mais pour simplifier les notations j'écrirai en fait "$L_{1.2}(r)$" à la place de "$\hat{L}_{1.2}(r)$", et "$K_{1.2}(r)$" à la place de "$\hat{K}_{1.2}(r)$".
Ces routines sont en cours d'intégration dans le module ADS du logiciel ADE[359] (Thioulouse et al., 1997; Pélissier & Goreaud, 1999a) en collaboration avec R. Pélissier, D. Chessel et J. Thioulouse.

D41. Cas d'un domaine d'étude rectangulaire.

D41.1. Calcul des fonctions $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $g_{1.2}(r)$ et $n_{1.2}(r)$.

La routine *intertype_rect()* calcule les valeurs des fonctions $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$ et $g_{1.2}(r)$ sur un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma*. Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points du premier semis (n°1), et les tableaux *x2[]* et *y2[]* contiennent les coordonnées des *point_nb2* points du deuxième semis (n°2). Les fonctions sont estimées pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans les tableaux *k[], l[], n[] et g[]*.
Dans un premier temps, la routine calcule le nombre de paires de points intertype (1,2) correspondant à chaque intervalle de distance. La fonction *perim_in_rect()* permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe D21.2). Dans un deuxième temps, les fonctions $g_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$, $K_{1.2}(r)$ et $L_{1.2}(r)$ sont calculées par intégration et normalisation.

```
void intertype_rect(        int point_nb, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma,
                             int point_nb2, float x2[], float y2[],
                            int t2, float dt, float g[], float k[], float l[], float n[])
{       int tt,i,j;
         float d,densite,densite2,surface;

         surface=(xma-xmi)*(yma-ymi);
         densite=point_nb/surface;
        densite2=point_nb2/surface;

  // calcul du nombre de couple de points par intervalle de distance

        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                /* initialisation */
                g[tt]=0;
        for(i=1;i<=point_nb;i=i+1)              /* Pour chaque paire de points */
                for(j=1;j<=point_nb2;j=j+1)
                {       d=sqrt((x[i]-x2[j])*(x[i]-x2[j])+(y[i]-y2[j])*(y[i]-y2[j]));
                        if (d<t2*dt)
                        {       tt=d/dt+1;      /* dans quel intervalle de distance est il ? */
                                                /* contribution de (i,j), en corrigeant les effets de bord*/
                                g[tt]+=2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
                        }
                 }
```

[359] Disponible gratuitement sur le site http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html

```
        }

// calcul des fonctions g1.2(r), n1.2(r), k1.2(r), l1.2(r).

        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                    /* calcul de g(r) en moyennant */
                g[tt]=g[tt]/point_nb;
        k[1]=g[1];                                  /* calcul de k(r) en intégrant */
        for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
                k[tt]=k[tt-1]+g[tt];
         for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                   /* pour les fonctions definitives : on normalise */
        {       g[tt]=g[tt]/(densite2*(pi*tt*tt*dt*dt-pi*(tt-1)*(tt-1)*dt*dt));
                n[tt]=k[tt]/(pi*tt*tt*dt*dt);
                k[tt]=k[tt]/densite2;
                l[tt]=sqrt(k[tt]/pi)-tt*dt;
        }
}
```

D41.2. Calcul des intervalles de confiance correspondant à l'hypothèse d'indépendance des sous-populations.

Le calcul de intervalles de confiance local correspondant à l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations (cf. 221.3) est réalisé par la méthode de Monte Carlo. Pour cela, on considère que la structure spatiale des deux sous-populations est fixée, mais que leur position relative est aléatoire. Pour un grand nombre (*nbiter*) de répétitions, on garde donc une sous-population fixe, et on translate la deuxième d'un vecteur aléatoire[360]. Comme le domaine est borné, on considère qu'il s'agit d'un tore de façon à ce que les deux sous-populations occupent toujours le même domaine d'étude. A chaque répétition, on calcule les valeurs des fonctions[361] $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$ et $g_{1.2}(r)$ pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans les tableaux *k[], l[], n[] et g[]*, puis triés par ordre croissant. Pour un risque α (variable *valic*), les bornes de l'intervalle de confiance local sont estimées, de façon robuste, par les statistiques d'ordre $i1=nbiter*\alpha/2$ et $i2=nbiter*(1-\alpha/2)$ sur l'ensemble des *nbiter* valeurs obtenues. De façon à minimiser la taille mémoire utilisée, le tri est réalisé après chaque simulation par la routine *trirapide* (Kernighan & Ritchie, 1992), et seules les plus petites et les plus grandes valeurs sont conservées.

```
// Calcul des intervalles de confiance par la méthode de Monte Carlo : cas d'indépendance des sous-populations.

        /* initialisation des statistiques d'ordre */
        i0=(nbiter+0.0)*(100.0-valic)/200.0;
        if (i0<1) i0=1;
        i1=i0+2;
        i2=i0;

        /* Début des simulation */
        for(i=1;i<=nbiter;i++)
        {       printf("\n%d",i);
                dx=alea((xma-xmi)/prec)*prec;                   // calcule du decalage aleatoire
                dy=alea((yma-ymi)/prec)*prec;
                for(j=1;j<=point_nb;j++)
                {       x0[j]=x[j]+dx;
```

[360] Dans le cas rectangulaire, il est équivalent de considérer l'une ou l'autre des populations comme fixe. Toutefois, nous verrons en annexe (D42.2) que, dans le cas de domaine de forme complexe, il est nécessaire de considérer la population 2 comme fixe, et donc de décaler le semis 1.

[361] En réalité pour gagner du temps j'ai calculé seulement les fonctions $g_{1.2}(r)$ et $k_{1.2}(r)$ non normalisées, dans un routine légèrement différente, et je n'ai calculé les valeurs finales de $g_{1.2}(r)$, $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$ et $n_{1.2}(r)$ que sur les bornes des intervalles.

```
                if (x0[j]>xma)
                        x0[j]=x0[j]-(xma-xmi);
                y0[j]=y[j]+dy;
                if (y0[j]>yma)
                        y0[j]=y0[j]-(yma-ymi);
        }
                                                        /* on calcule les fonctions */
        intertype_rect(point_nb, x0, y0, xmi, xma, ymi, yma, point_nb2, x2, y2, t2, dt, g, k, l, n);
        if (i<=2*i0+1)                                  /* on stocke les premiers résultats */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                {       gic[tt][i]=g[tt];
                        kic[tt][i]=k[tt];
                        lic[tt][i]=l[tt];
                        nic[tt][i]=n[tt];
                }
        }
        else                                            /* puis on commence le tri */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                {       trirapide(gic[tt],1,2*i0+1);
                        gic[tt][i0+1]=g[tt];            /* on ne garde que les */
                        trirapide(kic[tt],1,2*i0+1);    /* plus petites et les plus grandes */
                        kic[tt][i0+1]=k[tt];
                        trirapide(lic[tt],1,2*i0+1);
                        lic[tt][i0+1]=l[tt];
                        trirapide(nic[tt],1,2*i0+1);
                        nic[tt][i0+1]=n[tt];
                }
        }
}

/* calcul des bornes de l'intervalle */
for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                                /* dernier tri */
{       trirapide(gic[tt],1,2*i0+1);
        trirapide(kic[tt],1,2*i0+1);
        trirapide(lic[tt],1,2*i0+1);
        trirapide(nic[tt],1,2*i0+1);
}
for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                                /* définition des bornes */
{       gic1[tt]=gic[tt][i1];
        gic2[tt]=gic[tt][i2];
        kic1[tt]=kic[tt][i1];
        kic2[tt]=kic[tt][i2];
        lic1[tt]=lic[tt][i1];
        lic2[tt]=lic[tt][i2];
        nic1[tt]=nic[tt][i1];
        nic2[tt]=nic[tt][i2];
}
```

D41.3. Calcul des intervalles de confiance correspondant à l'hypothèse de répartition aléatoire des marques.

Le calcul de intervalles de confiance local correspondant à l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des marques (cf. 221.3) est réalisé par la méthode de Monte Carlo. Pour cela, on considère que la position des points du semis est fixe, mais que l'attribution des marques aux différents points est aléatoire. Pour un grand nombre (*nbiter*) de répétitions, on permute donc les valeurs des marques de façon aléatoire, ce qui revient en fait dans ce cas particulier à tirer aléatoirement les *point_nb* points du semis n°1 parmi tous les points regroupés. Le reste du calcul de l'intervalle de confiance est identique à celui effectué dans le cas de l'hypothèse d'indépendance des sous-populations (cf. D41.2).

// Calcul des intervalles de confiance par la méthode de Monte Carlo : cas de répartition aléatoire des marques.

```
/* initialisation des statistiques d'ordre */
i0=(nbiter+0.0)*(100.0-valic)/200.0;
if (i0<1) i0=1;
i1=i0+2;
i2=i0;

for(i=1;i<=point_nb;i++)                    // sauvegarde des deux semis
{       x0[i]=x[i];
        y0[i]=y[i];
}
for(i=1;i<=point_nb2;i++)
{       x0[point_nb+i]=x2[i];
        y0[point_nb+i]=y2[i];
}

/* Début des simulation */
for(i=1;i<=nbiter;i++)
{       printf("\n%d",i);
        for(j=1;j<=point_nb+point_nb2;j++)
                type[j]=2;
        j=1;                                        // permutation
        while (j<=point_nb)
        {       jj=1+alea(point_nb+point_nb2-1);
                while (type[jj]!=2)
                {       jj=1+alea(point_nb+point_nb2-1);
                }
                type[jj]=1;
                x[j]=x0[jj];
                y[j]=y0[jj];
                j=j+1;
        }
        jj=0;
        for(j=1;j<=point_nb+point_nb2;j++)
        {       if (type[j]==2)
                {       jj=jj+1;
                        x2[jj]=x0[j];
                        y2[jj]=y0[j];
                }
        }
                                                /* on calcule les fonctions */

        intertype_rect(point_nb, x0, y0, xmi, xma, ymi, yma, point_nb2, x2, y2, t2, dt, g, k, l, n);

        ...
        la suite est identique au listing présenté en annexe (D41.2).
        ...

}
```

D42 : Cas d'un domaine d'étude de forme complexe.

D42.1. Calcul des fonctions $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $g_{1.2}(r)$ et $n_{1.2}(r)$.

La routine *intertype_tri()* calcule les valeurs des fonctions $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$ et $g_{1.2}(r)$ sur un domaine d'étude de forme complexe, défini par exclusion de *triangle_nb* triangles (cf. annexe C1) dans un rectangle initial dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma.* Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points du premier semis (n°1), les tableaux *x2[]* et *y2[]* contiennent les coordonnées des *point_nb2* points du deuxième semis (n°2), et les tableaux *ax[], ay[], bx[], by[], cx[], cy[]* les coordonnées des sommets des *triangle_nb* triangles. Il est impératif que (i) aucun point du semis ne soit situé dans un triangle[362], et (ii) les triangles ne se superposent pas. La surface du domaine d'étude de forme complexe doit également être calculée au préalable et être fournie dans la variable *surface*. Les fonctions sont estimées pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans les tableaux *k[], l[], n[] et g[]*.
Cette routine fonctionne exactement sur le même principe que dans le cas d'un domaine rectangulaire. Dans un premier temps, elle calcule le nombre de paires de points intertype (1,2) correspondant à chaque intervalle de distance. Cette fois la correction des effets de bord (cf. annexe C1) nécessite, en plus de la fonction *perim_in_rect()* (cf. annexe D21.2), la fonction *perim_triangle()* (cf. annexe D22.2). Dans un deuxième temps, les fonctions g(r), n(r), K(r) et L(r) sont calculées par intégration et normalisation.

```
void intertype_tri(int point_nb, float x[], float y[], float xmi, float xma, float ymi, float yma,
                   int triangle_nb, float ax[], float ay[],float bx[],float by[],float cx[],float cy[],
                   int point_nb2, float x2[], float y2[],
                   int t2, float dt, float g[], float k[], float l[], float n[], float surface)
{       int tt,i,j;
        float d, cin;
        float densite,densite2;

        densite=point_nb/surface;
        densite2=point_nb2/surface;

  // calcul du nombre de couple de points par intervalle de distance

        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                /* initialisation */
                g[tt]=0;
        for(i=1;i<=point_nb;i=i+1)              /* Pour chaque paire de points */
                for(j=1;j<=point_nb2;j=j+1)
                {       d=sqrt((x[i]-x2[j])*(x[i]-x2[j])+(y[i]-y2[j])*(y[i]-y2[j]));
                        if (d<t2*dt)
                        {       tt=d/dt+1;      /* dans quel intervalle de distance est il ? */
                                /* contribution de (i,j), en corrigeant les effets de bord*/
                                cin=perim_in_rect(x[i],y[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
                                cin=cin-perim_triangle(x[i],y[i],d,triangle_nb,ax,ay,bx,by,cx,cy);
                                if (cin<0)
                                {       printf("\ncin<0 sur i APRES : %3.2f %d",cin,i);
                                        cin=0;
                                }
                                g[tt]+=2*pi/cin;
                        }
                }
        }
```

[362] Avant l'appel de la routine, il est donc nécessaire de le vérifier et de supprimer les éventuels points à l'intérieur des triangles.

```
// calcul des fonctions g1.2(r), n1.2(r), k1.2(r), l1.2(r).

        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                    /* calcul de g(r) en moyennant */
                g[tt]=g[tt]/point_nb;
        k[1]=g[1];                                  /* calcul de k(r) en intégrant */
        for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
                k[tt]=k[tt-1]+g[tt];
         for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                   /* pour les fonctions definitives : on normalise */
        {       g[tt]=g[tt]/(densite2*(pi*tt*tt*dt*dt-pi*(tt-1)*(tt-1)*dt*dt));
                n[tt]=k[tt]/(pi*tt*tt*dt*dt);
                k[tt]=k[tt]/densite2;
                l[tt]=sqrt(k[tt]/pi)-tt*dt;
        }
}
```

D42.2. Calcul des intervalles de confiance correspondant à l'hypothèse d'indépendance des sous-populations.

Le calcul de intervalles de confiance local correspondant à l'hypothèse nulle d'indépendance des sous-populations (cf. 221.3) dans le cas d'un domaine de forme complexe suit le même principe que dans le cas rectangulaire (annexe D41.2), avec quelques petites adaptations :

- Dans le cas du domaine de forme complexe, il est indispensable que le semis 2 reste fixe. En effet, lorsqu'on estime le nombre de voisins autour d'un point du semis 1, la correction des effets de bord tient compte de la forme complexe du dispositif en considérant les positions relatives des points voisins (du semis 2) par rapport aux triangles. Or, on ne peut pas translater les triangles sur le tore virtuel utilisé pour effectuer le décalage. Si les triangles restent fixes, le semis 2 doit l'être également, et c'est donc le semis 1 qui doit être décalé.

- Pour chaque itération, lorsqu'on décalle le semis 1 certains points se retrouvent dans des triangles. Ils doivent être supprimés avant le calcul, donc le nombre de points et la densité considérés varient d'une itération à l'autre. Dans certains cas, le nombre de points restant du semis 1 peut être trop faible pour permettre le calcul.

- Les valeurs des fonctions $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$ et $g_{1.2}(r)$ sont calculées avec la routine *intertype_tri()* (cf. annexe D42.1).

```
// Calcul des intervalles de confiance par la méthode de Monte Carlo : cas d'indépendance des sous-populations.

        /* initialisation des statistiques d'ordre */
        i0=(nbiter+0.0)*(100.0-valic)/200.0;
        if (i0<1) i0=1;
        i1=i0+2;
        i2=i0;

        /* Début des simulation */
        for(i=1;i<=nbiter;i++)
        {       printf("\n%d",i);
                dx=alea((xma-xmi)/prec)*prec;                   // calcule du decalage aleatoire
                dy=alea((yma-ymi)/prec)*prec;
                point_nb0=point_nb;
                for(j=1;j<=point_nb0;j++)
                {       x0[j]=x[j]+dx;
```

```
                if (x0[j]>xma)
                        x0[j]=x0[j]-(xma-xmi);
                y0[j]=y[j]+dy;
                if (y0[j]>yma)
                        y0[j]=y0[j]-(yma-ymi);
        }
                                                // elimination des points dans des triangles
        ii=1;
        erreur=0;
        while (ii<=point_nb0)
        {       jj=1;
                while ((jj<=triangle_nb)&&(erreur==0))
                {       if (in_triangle(x0[ii],y0[ii],ax[jj],ay[jj],bx[jj],by[jj],cx[jj],cy[jj]))
                        {       printf(".");
                                erreur=1;
                        }
                        jj=jj+1;
                }
                if (erreur==1)
                {       if (ii<point_nb0)
                        {       x0[ii]=x0[point_nb0];
                                y0[ii]=y0[point_nb0];
                                ii=ii-1;
                        }
                        point_nb0=point_nb0-1;
                }
                ii=ii+1;
                erreur=0;
        }
        erreur=0;
         printf("-%d-",point_nb0);
                                                /* on calcule les fonctions */
        intertype_tri(point_nb0, x0, y0, xmi, xma, ymi, yma,triangle_nb,ax,ay,bx,by,cx,cy, point_nb2,
x2, y2, t2, dt, g, k, l, n, surface);

        ...
        la suite est identique au listing présenté en annexe (D41.2).
        ...

}
```

D42.3. Calcul des intervalles de confiance correspondant à l'hypothèse de répartition aléatoire des marques.

Le calcul de intervalles de confiance local correspondant à l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des marques (cf. 221.3) pour un domaine de forme complexe suit exactement le même principe que dans le cas rectangulaire (annexe D41.3). En effet, comme la position des points ne varie pas, la forme du domaine n'est pas importante, et en particulier le nombre de points est constant. La seule modification réside dans le fait que les valeurs des fonctions $K_{1.2}(r)$, $L_{1.2}(r)$, $n_{1.2}(r)$ et $g_{1.2}(r)$ sont calculées avec la routine[363] *intertype_tri()* (cf. annexe D42.1).

[363] En réalité pour gagner du temps j'ai calculé seulement les fonctions g(r) et k(r) non normalisées, dans un routine légèrement différente, et je n'ai calculé les valeurs finales de g(r), K(r), L(r) et n(r) que sur les bornes des intervalles.

Annexe D5 : Routines d'estimation de la fonction $K_{cor}(r)$.

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement les différentes routines que j'ai utilisées pour estimer la fonction $K_{cor}(r)$ et son intervalle de confiance. Il s'agit bien de calculer l'estimateur $\hat{K}_{cor}(r)$, mais pour simplifier les notations j'écrirai en fait "$K_{cor}(r)$" à la place de "$\hat{K}_{cor}(r)$".

Je ne présente dans cette annexe que le listing correspondant au calcul dans un domaine d'étude rectangulaire. L'estimation de la fonction $K_{cor}(r)$ dans le cas d'un domaine d'étude de forme complexe est obtenue en faisant les mêmes modifications que celles présentées au sous-chapitre (D22) pour les fonctions de Ripley.

D50.1. Calcul de la fonction $K_{COR}(r)$.

La routine *k_cor_rect()* calcule les valeurs de la fonction $K_{cor}(r)$ sur un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma*. Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points de semis, le tableau c*[]* contient les valeurs de la marque qualitative étudiée, et les variables *cmoy* et *cvar* sa moyenne et sa variance. La fonction est estimée pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans le tableaux *km[]*.
Dans un premier temps, la routine calcule le nombre de paires de points correspondant à chaque intervalle de distance. La fonction *perim_in_rect()* permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe D21.2). Dans un deuxième temps, la fonction $K_{cor}(r)$ est calculée par intégration et normalisation.

```
void k_cor_rect(  int point_nb, float x[], float y[], float c[], float xmi, float xma, float ymi, float yma,
                  int t2, float dt, float g[], float k[], float gm[], float km[], float cmoy, float cvar)
{       int tt,i,j;
        float ddd;

// initialisation :     g : nombre de couples de points a distance tt*dt;
//                      gm : somme des covariances
        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
        {       g[tt]=0;
                k[tt]=0;
                gm[tt]=0;
                km[tt]=0;
        }
// somme sur tous les couples de points
        for(i=1;i<=point_nb-1;i=i+1)
        {       for(j=i+1;j<=point_nb;j=j+1)
                {       // calcul de la distance entre les deux points pour identifier la classe de distance
                        ddd=sqrt((x[i]-x[j])*(x[i]-x[j])+(y[i]-y[j])*(y[i]-y[j]));
                        if (ddd<t2*dt)
                        {       tt=ddd/dt+1;
                                g[tt]+=2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],ddd,xmi,xma,ymi,yma);
                                g[tt]+=2*pi/perim_in_rect(x[j],y[j],ddd,xmi,xma,ymi,yma);
                                gm[tt]+=(c[i]-cmoy)*(c[j]-
                                        cmoy)*2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],ddd,xmi,xma,ymi,yma);
                                gm[tt]+=(c[i]-cmoy)*(c[j]-
                                        cmoy)*2*pi/perim_in_rect(x[j],y[j],ddd,xmi,xma,ymi,yma);
                        }
                }
        }
        k[1]=g[1];                      // pour le calcul de Km : intégration
```

```
        for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
                k[tt]=k[tt-1]+g[tt];
        km[1]=gm[1];
        for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
                km[tt]=km[tt-1]+gm[tt];
        for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                // on normalise
        {       if (g[tt]>0)
                {       gm[tt]=gm[tt]/(g[tt]*cvar);
                }
                else
                {       gm[tt]=9999;
                }
                if (k[tt]>0)
                {       km[tt]=km[tt]/(k[tt]*cvar);
                }
                else
                {       km[tt]=9999;
                }
        }
}
```

D50.2. Calcul de l'intervalle de confiance.

Le calcul de l'intervalle de confiance local (correspondant à l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des marques (cf. 222.2)) est réalisé par la méthode de Monte Carlo. Pour cela, on considère que la position des points du semis est fixe, mais que l'attribution des marques aux différents points est aléatoire. Pour un grand nombre (*nbiter*) de répétitions, on permute donc les valeurs des marques de façon aléatoire. A chaque répétition, on calcule les valeurs de la fonction $K_{cor}(r)$ pour *t2* distances r égales à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans le tableau *k[]*, puis triés par ordre croissant. Pour un risque α (variable *valic*), les bornes de l'intervalle de confiance local sont estimées, de façon robuste, par les statistiques d'ordre $i1=nbiter*\alpha/2$ et $i2=nbiter*(1-\alpha/2)$ sur l'ensemble des *nbiter* valeurs obtenues. De façon à minimiser la taille mémoire utilisée, le tri est réalisé après chaque simulation par la routine *trirapide* (Kernighan & Ritchie, 1992), et seules les plus petites et les plus grandes valeurs sont conservées.

```
// Calcul des intervalles de confiance par la méthode de Monte Carlo

        /* initialisation des statistiques d'ordre */
        i0=(nbiter+0.0)*(100.0-valic)/200.0;
        if (i0<1) i0=1;
        i1=i0+2;
        i2=i0;

        /* Début des simulation */
        for(i=1;i<=nbiter;i++)
        {       printf("\n%d",i);
                for(j=1;j<=point_nb;j++)        // on effectue une permutation des marques
                        c2[j]=-1;
                j=1;
                while (j<=point_nb)
                {       jj=1+alea(point_nb-1);
                        while (c2[jj]>-1)
                        {       jj=1+alea(point_nb-1);
                        }
                        c2[jj]=d[j];
                        j=j+1;
                }
```

```
                                                        /* on calcule les fonctions */
        k_cor_rect(point_nb,x,y,c2,xmi,xma,ymi,yma,t2,dt,gmic1,kmic1,g, k, cmoy, cvar);
        if (i<=2*i0+1)                                  /* on stocke les premiers résultats */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                {       kic[tt][i]=k[tt];
                        }
        }
        else                                            /* puis on commence le tri */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                {       trirapide(kic[tt],1,2*i0+1);    /* on ne garde que les */
                                kic[tt][i0+1]=k[tt];    /* plus petites et les plus grandes */
                }
        }
}

/* calcul des bornes de l'intervalle */
for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                                        /* dernier tri */
{       trirapide(kic[tt],1,2*i0+1);
}
for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)                                        /* définition des bornes */
{       kic1[tt]=kic[tt][i1];
        kic2[tt]=kic[tt][i2];
}
```

Annexe D6 : Routines de calcul des indices de compétition.

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement les différentes routines que j'ai utilisées pour calculer les indices de compétition $n_i(R)$ et $ng_i(R)$ utilisés dans ce mémoire. Je ne présente dans cette annexe que le listing correspondant au calcul dans un domaine d'étude rectangulaire. Le cas d'un domaine d'étude de forme complexe est obtenue en faisant les mêmes modifications que celles présentées au sous-chapitre (D22) pour les fonctions de Ripley.

D60.1. Calcul de l'indice $n_i(R)$.

La routine *calculn_rect()* calcule les valeurs de l'indice $n_i(R)$ sur un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma.* Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points de semis. Les tableaux *x2[]* et *y2[]* contiennent les coordonnées des *point_nb2* points pour lesquels on souhaite calculer l'indice de compétition. Ce dernier est estimée pour *t2* rayons R égaux à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans le tableaux *n[]*.
Dans un premier temps, la routine calcule le nombre de paires de points correspondant à chaque intervalle de distance. La fonction *perim_in_rect()* permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe D21.2). Dans un deuxième temps, l'indice $n_i(R)$ est calculé par intégration.

```
void calculn_rect(      int point_nb, float x[], float y[], int point_nb2, float x2[], float y2[],
                        float xmi, float xma, float ymi, float yma,  int t2, float dt, float *g[], float *n[])
{       int tt,i,j;
        float a,b,d;

        for(i=1;i<=point_nb2;i=i+1)     /* On calcule le nombre de couples de points par distance g */
        {       for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
                        g[tt][i]=0;
                for(j=1;j<=point_nb;j=j+1)
                {       if ((x2[i]!=x[j])||(y2[i]!=y[j]))
                        {       d=sqrt((x2[i]-x[j])*(x2[i]-x[j])+(y2[i]-y[j])*(y2[i]-y[j]));
                                if (d<t2*dt)
                                {       tt=d/dt+1;
                                        g[tt][i]+=2*pi/perim_in_rect(x2[i],y2[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
                                }
                        }
                }
                n[1][i]=g[1][i];
                for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
                        n[tt][i]=g[tt][i]+n[tt-1][i];
        }
}
```

D60.2. Calcul de l'indice $ng_i(R)$.

La routine *calculng_rect()* calcule les valeurs de l'indice $ng_i(R)$ sur un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi, xma, ymi, yma.* Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[], y[] et m[]* contiennent les coordonnées et les marques (par exemple la surface terrière) des *point_nb* points de semis. Les tableaux *x2[]* et *y2[]* contiennent les coordonnées des *point_nb2* points pour lesquels on souhaite calculer l'indice de compétition. Ce dernier est estimée pour *t2* rayons R égaux à *dt, 2*dt, ..., t2*dt*. Les résultats sont stockés dans le tableaux *n[]*.

Le principe du calcul est le même qu'au paragraphe (D60.1).

```
void calculng_rect(	int point_nb, float x[], float y[], float m[], int point_nb2, float x2[], float y2[],
		float xmi, float xma, float ymi, float yma,  int t2, float dt, float *g[], float *n[])
{	int tt,i,j;
	float a,b,d;

	for(i=1;i<=point_nb2;i=i+1)	/* On calcule le nombre de couples de points par distance g */
	{	for(tt=1;tt<=t2;tt=tt+1)
			g[tt][i]=0;
		for(j=1;j<=point_nb;j=j+1)
		{	if ((x2[i]!=x[j])||(y2[i]!=y[j]))
			{	d=sqrt((x2[i]-x[j])*(x2[i]-x[j])+(y2[i]-y[j])*(y2[i]-y[j]));
				if (d<t2*dt)
				{	tt=d/dt+1;
					g[tt][i]+=m[j]*2*pi/perim_in_rect(x2[i],y2[i],d,xmi,xma,ymi,yma);
				}
			}
		}
		n[1][i]=g[1][i];
		for(tt=2;tt<=t2;tt=tt+1)
			n[tt][i]=g[tt][i]+n[tt-1][i];
	}
}
```

Annexe D7 : Programme de simulation du modèle théorique.

L'objectif de cette annexe est de présenter brièvement le programme que j'ai utilisé pour le modèle théorique construit au sous-chapitre (252). Je ne présente dans cette annexe que le listing correspondant au calcul proprement dit, il conviendrait d'ajouter les éléments pour sauver régulièrement les données qu'on souhaite étudier.

D70.1. Simulation du modèle théorique.

Le programme ci-dessous simule l'évolution des variables $N(A_i)$, $C(L_i)$ et $C(S_G)$ du modèle théorique construit au sous-chapitre (252), au cours de *nbiter* itérations correspondant chacune à un pas de temps *dt*. Les résultats sont stockés dans les variables m[i], l[i] et CSG respectivement. Les dérivées sont estimées dans les variables *dm[i]*, *dl[i]* et *dCSG*. On considère un domaine d'étude rectangulaire dont les limites sont définies par les variables *xmi*, *xma*, *ymi*, *yma*. Lors de l'appel de la routine, les tableaux *x[]* et *y[]* contiennent les coordonnées des *point_nb* points de semis. A l'instant initial, les différentes variables sont initialisées à la valeur C_0 (variable R0). Pour chaque itération, on commence par estimer l'influence des arbres voisins dans la variable *compet*. Selon la variable *voistype*, on utilise un voisinage circulaire de rayon *dmax*, ou bien un voisinage constitué des 6 plus proches voisins. La fonction *perim_in_rect()* permet de corriger les effets de bord en utilisant le terme correctif proposé par Ripley (cf. annexe D21.2). On calcule ensuite les dérivées pour tous les arbres, puis dans un deuxième temps toutes les variables sont mises à jour pour commencer l'itération suivante.

```
// valeurs initiales de la simulation
    for(i=1;i<=point_nb;i++)
    {   m[i]=R0;
        l[i]=R0;
    }
    CSG=R0;

 // Calcul de la croissance : boucle des iterations
    for (j=1;j<=nbiter;j++)
    {    // calcul des derivees
        for(i=1;i<=point_nb;i++)
        {   dm[i]=dt*ai[e[i]]*m[i]*(l[i]-ci[e[i]]);          // derivee de N(Ai)
            compet=0;                                        // calcul des effets des voisins
            if (voistype==1)                                 // Voisinage rayon constant dmax
            {   for(k=1;k<=point_nb;k++)
                {   if ((k!=i))
                    {   dist=sqrt((x[i]-x[k])*(x[i]-x[k])+(y[i]-y[k])*(y[i]-y[k]));
                        if (dist<dmax)
                        {compet=compet+(nuij/Vi)*(l[k]-l[i])*2*pi/perim_in_rect(x[i],y[i],dist,xmi,xma,ymi,yma);
                        }
                    }
                }
            }
            else                          // Voisinage 6 plus proches voisins
            {   for(k=1;k<=6;k++)
                {   voisindice[k]=0;
                    voisdist[k]=32000;
                }
                voisdist[7]=-1;
                for(k=1;k<=point_nb;k++)      // on cherche les voisins
                {   if ((k!=i)&&(m[i]>0))
                    {   dist=sqrt((x[i]-x[k])*(x[i]-x[k])+(y[i]-y[k])*(y[i]-y[k]));
```

```
                    indice=1;
                    while ((voisdist[indice]<dist)&&(indice<7))
                    {   indice=indice+1;
                    }
                    if (indice<7)
                    {   if (indice<6)
                        {   for(indice2=5;indice2>=indice;indice2=indice2-1)
                            {   voisindice[indice2+1]=voisindice[indice2];
                                voisdist[indice2+1]=voisdist[indice2];
                            }
                        }
                        voisindice[indice]=k;
                        voisdist[indice]=dist;
                    }
                }
            }
            for(k=1;k<=6;k++)           //on calcule compet
            {   compet=compet+(nuij/Vi)*(l[voisindice[k]]-l[i]);
            }
        }
        dl[i]=dt*((qi/Vi)*(CSG-l[i])-(ai[e[i]]/Vi)*m[i]*l[i]+compet);       // derivee de C(Li)
    }
    compet=0;
    for(i=1;i<=point_nb;i++)
    {   compet=compet+(qi/V)*(CSG-l[i]);
    }
    dCSG=dt*((q/V)*(R0-CSG)-compet);                    // derivee de C(SG)

// calcul des nouvelles valeurs

    nbesp2=0;
    nbesp2m=0;
    for(i=1;i<=point_nb;i++)
    {   l[i]=l[i]+dl[i];
        if (l[i]<0)                 // erreur si le pas de calcul est trop grand
        {   printf("erreur l....");
        }
        if (m[i]>0)                 // seulement pour les arbres vivants
        {   m[i]=m[i]+dm[i];
        }
        if (m[i]<0)                 // erreur si le pas de calcul est trop grand
        {   printf("erreur m....");
        }
        if (m[i]<seuil)                 // mortalité
        {   m[i]=0;
        }

        if (e[i]==2)                // calcul des statistiques sur le peuplement de chene
        {   if (m[i]>0)
            {   nbesp2+=1;
            }
            else if (l[i]>ci[2])
            {   nbesp2m+=1;
            }
        }
    }
    CSG=CSG+dCSG;

// ici, mettre d'eventuelles sauvegarde des données en cours de simulation

}
```

Pour répondre à la demande sociale, les forestiers doivent gérer des peuplements de plus en plus complexes (mélangés en espèces et irréguliers en âge), pour lesquels les modèles classiques ne sont plus suffisants. Pour améliorer ces modèles, il est nécessaire de mieux connaître le fonctionnement de l'écosystème forestier.

L'objectif de cette thèse est de montrer comment l'analyse de la structure spatiale, c'est à dire de la façon dont les arbres sont disposés en forêt, couplée avec des modèles dendrométriques et de modèles d'écologie théorique, peut nous aider à mieux comprendre et modéliser ces peuplements forestiers complexes.

Dans ce mémoire je présente quelques exemples de questions écologiques pour lesquelles la prise en compte de la structure spatiale apporte des éléments de réponse. J'ai utilisé le formalisme des processus ponctuels, et plus particulièrement la fonction de Ripley K(r), pour analyser des peuplements réels et simuler des peuplements virtuels.

Ces outils ont été utiles pour décrire les peuplements, pour concevoir, utiliser et évaluer des modèles. J'ai par exemple proposé un modèle spatialisé de la mortalité lors des tempêtes dans la réserve de la Tillaie, et j'ai évalué différents modèles d'éclaircie sur le dispositif de Lamotte-Beuvron. Sur le dispositif du Beau Poirier, l'utilisation conjointe de modèles dendrométriques et de modèles d'écologie théorique m'a permis d'étudier la survie du chêne dans le mélange chêne et hêtre, et a apporté des éléments de réponse à la question plus générale de la survie en mélange d'une espèce moins compétitive.

A moyen terme, l'analyse de la structure spatiale pourrait jouer un rôle important dans l'évolution des modèles dendrométriques, et en particulier dans la réflexion sur les données et les dispositifs, dans la prise en compte du compartiment sol, et dans le couplage avec des modèles d'écologie théorique pour faciliter le passage de l'échelle de l'arbre à l'échelle du peuplement.

Mots Cles : Peuplement forestier mélangé, Peuplement forestier complexe, Hétérogénéité, Modélisation, Modèle dendrométrique, Modèle d'écologie théorique, Structure spatiale, Statistique spatiale, Processus ponctuel, Fonction de Ripley, Fonction L(r), Fonction intertype.

Discipline : Sciences Forestières.

Use of spatial structure analysis in temperate forests applied to the study and the modeling of complex stands.

In order to take social needs into account, foresters have to manage more complex, mixed or uneven, stands. Classical models are not adapted to predict the evolution of such complex stands. In order to improve them, it is necessary to understand the dynamics of forest ecosystems.

The aim of this thesis is to show how the analysis of the spatial structure, i.e. of the way trees are scattered in the forest, coupled with models from dendrometry and from theoretical ecology, can help us to understand and to model such complex forest stands.

Therefore, I present a few examples of ecological questions where the analysis of the spatial structure contributes to the overall understanding of the problem. For real stands analysis, and virtual stands simulation, I used the point processes formalism, and especially Ripley's K(r) function.

These tools have been useful for the description of stands, and for the conception, use and evaluation of models. I proposed for instance a model for the mortality after major storms in the "La Tillaie" biological reserve, and I evaluated various thinning models in the "Lamotte-Beuvron" experimental plot. On the Beau Poirier plot, the parallel use of models from dendrometry and from theoretical ecology allowed me to study oak survival in a beech-oak mixed stand. It also contributes to the overall understanding concerning the broader question of the survival of a less competitive species within a mixed stand.

Spatial structure analysis can play a key role in the evolution of the models from dendrometry. It especially concerns the reflection on data and experimental plots ; the integration of the soil compartment ; and possibly the link between models from dendrometry with models from theoretical ecology, thus facilitating the shift from stand scale toward tree scale.

Key Words : Forest stands, Mixed stands, Complex stands, Heterogeneity, Modeling, Dendrometrical models, Theoretical Ecology, Spatial structure, Spatial statistics, Point processes, Ripley's function, L(r) function.

ENGREF
Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers
14, rue Girardet
54000 N*ANCY - France*

CEMAGREF
Laboratoire d'Ingénierie pour les Systèmes Complexes
24, avenue des Landais - BP 50085
63172 AUBIERE CEDEX 1 - France