



HAL
open science

**Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique
de renouvellement d'une forêt dense humide
sempervirente (Forêt d'Uppangala - Ghâts occidentaux
de l'Inde)**

Raphaël Pelissier

► **To cite this version:**

Raphaël Pelissier. Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala - Ghâts occidentaux de l'Inde). *Ecologie, Environnement*. Université Claude Bernard - Lyon I, 1995. Français. NNT : . tel-00488916

HAL Id: tel-00488916

<https://theses.hal.science/tel-00488916>

Submitted on 3 Jun 2010

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.

N° d'ordre 244-95

Année 1995

THESE

présentée

devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I -

pour l'obtention du

DIPLOME DE DOCTORAT
Spécialité Ecologie Forestière

par

Raphaël PELISSIER

RELATIONS ENTRE L'HETEROGENEITE SPATIALE ET
LA DYNAMIQUE DE RENOUVELLEMENT D'UNE FORET
DENSE HUMIDE SEMPERVIRENTE
(Forêt d'Uppangala - Ghâts occidentaux de l'Inde)

soutenue le 26 Octobre 1995

JURY MM. A. PAVE *Président*
F. BLASCO *Rapporteur*
F. HOULLIER *Rapporteur*
J.-P. PASCAL *Directeur*
D. DEBOUZIE
B. RIERA

Laboratoire de Biométrie, Génétique et Biologie des Populations - URA CNRS 2055
Institut Français de Pondichéry

*à ma femme et à mon fils,
à Mam et à l'Ancien.*

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES	5
LISTE DES TABLEAUX.....	9
AVANT-PROPOS.....	11
1 - INTRODUCTION.....	13
2 - SITE D'ETUDE	19
2.1 - Le cadre physique des Ghâts occidentaux.....	20
2.1.1 - Le cadre climatique.....	20
2.1.2 - Le cadre géomorphologique et pédologique.....	22
2.1.3 - Le couvert forestier.....	22
2.2 - La station forestière d'Uppangala	25
2.2.1 - Le climat.....	25
2.2.2 - Le sol	26
2.2.3 - Le dispositif d'étude.....	27
2.2.4 - Le stockage des données.....	30
3 - METHODOLOGIE	33
3.1 - La problématique.....	33
3.2 - Méthodes d'échantillonnage.....	37
3.3 - Méthodes analytiques	37
3.3.1 - Analyse de la structure spatiale.....	38
3.3.1.1 - Densité et surface terrière.....	38
3.3.1.2 - Distribution des diamètres.....	38
3.3.1.3 - Relation hauteur-diamètre et ensembles structuraux	39

3.3.1.4 - L'arbre moyen du peuplement.....	41
3.3.1.5 - Répartition spatiale.....	42
3.3.1.6 - Profils verticaux et projections des couronnes.....	47
3.3.1.7 - Indice foliaire.....	47
3.3.2 - Analyse de la structure floristique.....	49
3.3.2.1 - Richesse et diversité floristiques.....	49
3.3.2.2 - Indice de Valeur d'Importance.....	51
4 - CARACTERISTIQUES DU PEUPEMENT.....	53
4.1 - Densité et surface terrière.....	53
4.2 - Composition et richesse floristiques.....	54
4.3 - Diversité floristique.....	56
4.4 - Structure diamétrique des populations.....	57
4.5 - Place des espèces dans la structure verticale.....	60
4.6 - Variabilité spatiale des structures.....	63
4.7 - Conclusion : caractéristiques générales de la forêt.....	64
5 - TYPOLOGIE DES STRUCTURES.....	69
5.1 - Choix des situations.....	69
5.2 - Analyse structurale des placeaux.....	71
5.2.1 - Les densités et surfaces terrières.....	71
5.2.2 - Les distributions diamétriques.....	72
5.2.3 - Les allométries hauteur-diamètre.....	74
5.2.4 - Les structures floristiques.....	75
5.2.5 - Les ensembles structuraux.....	81
5.2.6 - La place des principales espèces.....	85
5.2.7 - Les répartitions spatiales.....	88
5.2.7.1 - Cas des placeaux R_H et R_R	90
5.2.7.2 - Cas du placeau S_H	95
5.2.7.3 - Cas des placeaux P_R et P_S	97
5.3 - Conclusions de l'analyse structurale.....	101
6 - TENTATIVE DE FORMALISATION DES PROCESSUS SPATIAUX.....	105
6.1 - Introduction : les processus ponctuels spatiaux.....	105
6.2 - Application aux placeaux étudiés.....	109
6.2.1 - Les cas d'inhibition compétitive.....	109
6.2.2 - Les situations de proximité.....	114
6.2.3 - Les zones perturbées.....	118
6.3 - Conclusions de l'analyse des processus spatiaux.....	121

7 - DISCUSSION.....	123
7.1 - Originalité du site d'étude.....	123
7.2 - Synthèse des principaux résultats.....	125
7.3 - Conséquences pour le renouvellement de la forêt.....	127
7.4 - Perspectives.....	132
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	137
ANNEXES.....	147
ANNEXE 1a : programmes de calcul des fonctions $\hat{L}(d)$, $\hat{L}_{12}(d)$ et $\hat{L}_j(d)$	149
ANNEXE 1b : programmes de calcul des enveloppes de confiance par la procédure de Monte Carlo.....	159
ANNEXE 1c : programmes de simulation des processus ponctuels de Markov.....	167
ANNEXE 1d : programmes de calcul des fonctions $\hat{g}(d)$ et $\hat{g}_{12}(d)$	177
ANNEXE 2 : liste floristique et Indices de Valeur d'Importance.....	183
ANNEXE 3a : résultats des régressions aire-espèces pour l'échantillon systématique en bandes.....	193
ANNEXE 3b : résultats des régressions aire-espèces pour chacun des placeaux.....	195
ANNEXE 4a : résultats des régressions hauteur-diamètre pour les principales espèces de l'échantillon systématique.....	199
ANNEXE 4b : résultats des régressions hauteur-diamètre pour l'ensemble des individus de chacun des placeaux.....	201
ANNEXE 4c : résultats des régressions hauteur-diamètre pour les espèces principales de chacun des placeaux.....	205
ANNEXE 5 : cartes des coordonnées factorielles de l'AFC sur les structures floristiques.....	211
ANNEXE 6 : cartes des placeaux.....	213
ANNEXE 7 : profils structuraux et projections de couronnes.....	219

ANNEXE 8 : cartes de répartition de l'indice foliaire.....	233
RESUME	237
SUMMARY	239

LISTE DES FIGURES

2.1 - Carte administrative de la péninsule indienne et localisation du site d'étude.....	19
2.2 - Carte hypsométrique de la péninsule indienne.....	20
2.3 - Carte de pluviosité annuelle de la péninsule indienne.....	21
2.4 - Carte des grandes zones géologiques de la région des Ghâts occidentaux.....	23
2.5 - Carte de répartition des types forestiers sempervirents des Ghâts occidentaux.....	24
2.6 - Diagramme ombrothermique de Sampaji.....	25
2.7 - Profil pédologique de la forêt d'Uppangala.....	26
2.8 - Carte schématique du dispositif d'étude de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala.....	28
2.9 - Les unités d'échantillonnage du dispositif d'étude de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala.....	29
2.10 - Structure de la base de données "UPPANG2".....	30
3.1 - Phénomène de substitution.....	34
3.2 - Glissement progressif d'unités d'organisation circulaires.....	35
3.3 - Courbe de la relation hauteur-diamètre pour une forêt naturelle en équilibre.....	40
3.4 - Représentation graphique de $d - \hat{L}(d)$ en fonction de d	43
3.5 - Représentation graphique de $d - \hat{L}_{12}(d)$ en fonction de d	45
3.6 - Grille d'échantillonnage des mesures d'intensité lumineuse.....	48
4.1 - Densités et surfaces terrières moyennes cumulées par quadrats.....	54
4.2 - Distribution des effectifs par classes de diamètre.....	54

4.3 - Courbes aire-espèces.....	55
4.4 - Indices de Valeurs d'Importance (IVIr) pour les 91 espèces de l'échantillon systématique.....	57
4.5 - Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures diamétriques et distribution en classes de diamètre des espèces caractéristiques des groupes identifiés.....	58
4.6 - Courbes des régressions hauteur-diamètre des quatre espèces principales.....	61
4.7 - Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures floristiques et projections des IVIr des principales espèces.....	65
5.1 - Plan d'échantillonnage de la typologie des structures.....	70
5.2 - Histogrammes des fréquences relatives par classes de diamètre.....	72
5.3 - Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures diamétriques des placeaux et de l'échantillon systématique en bandes.....	73
5.4 - Hauteur de l'arbre moyen de chacun des placeaux en fonction de son diamètre.....	75
5.5 - Représentation des relations d'allométrie hauteur-diamètre.....	75
5.6 - Indices de Valeurs d'Importance (IVIr) des espèces pour chacun des placeaux.....	77
5.7 - Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures floristiques des placeaux et de l'échantillon systématique en bandes.....	78
5.8 - Projections des densités et surfaces terrières relatives des principales espèces sur le plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures floristiques des placeaux et de l'échantillon systématique en bandes.....	79
5.9 - Répartition des individus en ensemble structuraux.....	82
5.10 - Fréquences relatives des principales espèces des ensembles d'avenir et du présent par classes de hauteur.....	84
5.11 - Courbes des régressions hauteur-diamètre des principales espèces de chacun des placeaux.....	87
5.12 - Régression linéaire du nombre d'individus par quadrats sur les coordonnées du centre des quadrats pour le placeau P_R	89
5.13 - Graphe des fonctions de Ripley normalisées $W_{d-\hat{L}(d)}$ pour l'ensemble des individus de chacun des placeaux.....	89
5.14 - Graphes des fonctions de Ripley et intertypes pour les placeaux R_H et R_R	91

5.15 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour les arbres du présent et les arbres d'avenir des placeaux R_H et R_R	93
5.16 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour l'ensemble des individus des placeaux R_H et R_R	94
5.17 - Graphes des fonctions de Ripley et intertypes pour le placeau S_H	95
5.18 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour l'ensemble des individus du placeau S_H	96
5.19 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour les arbres du présent et les arbres d'avenir du placeau S_H	97
5.20 - Graphes des fonctions de Ripley et cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour l'ensemble des individus des placeaux P_R et P_S	98
5.21 - Graphes des fonctions de Ripley et intertypes pour le placeau P_R	99
5.22 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour les arbres du présent et les arbres d'avenir du placeau P_R	100
6.1 - Formes caractéristiques de la fonction $g(d)$ pour un processus d'inhibition et un processus d'agrégation	109
6.2 - Graphes des fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour les arbres du présent des placeaux R_H et R_R	109
6.3 - Graphes des fonctions d'interaction pour les arbres du présent des placeaux R_H et R_R et fonctions de Ripley estimées à partir de simulations de processus ponctuels de Markov.....	111
6.4 - Formes d'organisations circulaires générées par les modèles de répulsion simulés pour les placeaux R_H et R_R	112
6.5 - Graphes des fonctions de corrélation de paire $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres du présent et d'avenir des placeaux R_H et R_R	113
6.6 - Graphes des fonctions de Ripley et des fonctions intertypes des placeaux R_H et R_R estimées à partir de simulations de processus ponctuels de Markov bivariés.....	115
6.7 - Graphes des fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour l'ensemble des individus du placeau S_H	116
6.8 - Graphes de la fonction d'interaction pour l'ensemble des individus du placeau S_H et fonction de Ripley estimée à partir de simulations de processus ponctuels de Markov.....	117

6.9 - Graphes des fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour les arbres du présent et $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres du présent et d'avenir du plateau S_H	117
6.10 - Graphes des fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour l'ensemble des individus des plateaux P_R et P_S	118
6.11 - Graphes des fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour les arbres du présent et les arbres d'avenir et $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres d'avenir et du présent du plateau P_R	119
6.12 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour les arbres d'avenir du plateau P_R	120
7.1 - Schéma des différents potentiels floristiques intervenant dans le processus de cicatrisation des chablis en fonction de la taille de l'ouverture.....	129
7.2 - Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour les individus du plateau H responsables d'un processus d'agrégation à $d \leq 1$ m et d'un processus d'inhibition à $d \leq 5$ m.....	133

LISTE DES TABLEAUX

4.1 - Coefficients des régressions hauteur-diamètre des quatre espèces principales.....	60
4.2 - Comparaison de l'accroissement annuel moyen sur le diamètre : (1) des quatre espèces principales ; (2) de l'ensemble des espèces des groupes de l'AFC sur les structures diamétriques.....	62
4.3 - Variabilité de la densité et de la surface terrière moyennes des quadrats élémentaires.....	63
4.4 - Paramètres structuraux moyens et richesses spécifiques de quelques forêts tropicales naturelles.....	66
5.1 - Densités et surfaces terrières moyennes des arbres ≥ 30 cm gbh de chacun des placeaux.....	71
5.2 - Coefficients des régressions hauteur-diamètre des individus ≥ 30 cm gbh de chacun des placeaux.....	74
5.3 - Richesses et diversités floristiques pour l'échantillon systématique en bandes et pour chacun des placeaux.....	76
5.4 - Proportions d'individus appartenant aux ensembles d'avenir, du présent et du passé de chacun des placeaux.....	81
5.5 - Coefficients des régressions hauteur-diamètre des espèces principales de chacun des placeaux.....	86
5.6 - Coefficients de détermination et seuils de probabilité des régressions du nombre d'individus par quadrats de 10 x 10 m sur les coordonnées du centre des quadrats.....	88
6.1 - Modèles d'interaction dominants pour chacun des placeaux et caractéristiques de la structure locale du peuplement.....	121

AVANT-PROPOS

En y réfléchissant, je crois que c'est du spectacle des piles de "*bois exotiques*" sur les quais des ports du sud de la France, qu'est vraiment né mon désir de connaître les forêts tropicales. C'était dans les années 70, mais c'est beaucoup plus tard, lors de mon année de DEA, que me fut offerte l'occasion de la première découverte. Henri Puig, alors Directeur du Laboratoire de Botanique Tropicale de l'Université de Paris 6, et Bernard Riéra en furent les principaux artisans et m'initèrent à la forêt guyanaise.

Bernard Riéra, que je suis heureux de compter aujourd'hui parmi les membres du jury, fut également à l'origine de la rencontre avec mon Directeur de thèse, Jean-Pierre Pascal. Je tiens à saluer ici, l'enthousiasme communicatif de ce dernier et le soutien sans faille qu'il m'a prodigué tout au long de ce travail.

J'ai finalement passé trois années à l'Institut Français de Pondichéry, sous les directions successives de Jacques Pouchepadass, Gérard Bourgeon et François Houllier. Je remercie particulièrement ce dernier pour ses encouragements, ses critiques pertinentes et pour avoir également accepté le rôle de rapporteur.

Lors de mes passages en France, la collaboration entretenue avec le Laboratoire de Biométrie de l'Université de Lyon, m'a été particulièrement précieuse. Merci à Messieurs A. Pavé et D. Debouzie d'être aujourd'hui Président et membre du jury.

Ma reconnaissance va également à Monsieur F. Blasco pour avoir accepté, au pied levé, d'être rapporteur de ce mémoire.

L'aboutissement de ce travail n'a été possible qu'avec l'aide de

l'ensemble des chercheurs et techniciens de l'Institut Français de Pondichéry, sur le terrain comme au Laboratoire. Qu'en soient particulièrement remerciés les botanistes du tandem R & D, Ramesh (B.R.) & Dario (De Franchesci), sans oublier S. Ramalingam, qui fut de toutes les missions sur le terrain et S. Ramohan pour l'assistance en informatique.

Merci enfin à tous les autres, collègues, amis, famille et tout spécialement à ma femme, qui a patiemment souffert ces trois années de vie commune intermittente.

1 - INTRODUCTION

L'étendue actuelle des forêts intertropicales primitives est estimée à moins du tiers de la superficie qu'elles auraient occupé en l'absence de toute intervention humaine (Wilcox 1995). La nécessité d'organiser une gestion rationnelle des espaces persistants devient donc impérieuse et passe inévitablement par la compréhension des mécanismes qui régissent leur évolution à long terme. Pour les forêts denses humides, le problème est particulièrement délicat et la complexité des formations, leur très grande richesse floristique, le nombre important d'espèces rares qu'elles renferment, mais aussi l'impossibilité de connaître l'âge des arbres qui les composent et la très grande longévité de ces derniers (très supérieure à celle de l'homme) sont autant d'arguments qui rendent indispensable l'installation de dispositifs d'observation permanents de grande envergure.

Par soucis de rentabilité, ces dispositifs sont souvent à vocation sylvicole, aménagés pour apprécier l'effet de différents traitements sur la productivité des peuplements (voir, entre autres, les essais mis en place depuis une quinzaine d'années en Afrique, en Asie et en Amérique par le CIRAD-Forêts, par exemple sur le site de Paracou en Guyane française (Schmitt & Bariteau 1990)). Si ces expériences se sont également révélées intéressantes sur le plan de la connaissance fondamentale des écosystèmes, d'autres dispositifs sont dédiés exclusivement à l'étude des peuplements naturels, comme ceux de La Selva au Costa Rica (Hartshorn 1983), de Barro Colorado Island au Panama (Leigh *et al.* 1982), de Pasoh en Malaisie (Manokaran *et al.* 1990) ou celui, plus récent, des Nouragues en Guyane française. C'est à cette deuxième catégorie qu'appartient le dispositif de la

station d'Uppangala au sud de la péninsule indienne, siège de l'étude présentée dans ce mémoire.

Lancé en 1984 sur le thème de la reconstitution après exploitation sélective (Loffeier 1989), le programme Uppangala a été réorienté vers l'étude du fonctionnement en forêt dense humide sempervirente à partir de 1990 (IFP 1990). Les nouveaux objectifs procèdent à la fois : (1) d'un ensemble de travaux menés depuis une trentaine d'années par le Département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry (IFP) dans la région des Ghâts occidentaux (sud-ouest de l'Inde) ; (2) d'une problématique qui dépasse les frontières de l'Inde et relève de préoccupations plus générales, visant à développer un modèle mathématique fiable de la dynamique des forêts denses humides sempervirentes.

Les premiers travaux du Département d'Ecologie de l'IFP ont assez rapidement conduit à concentrer l'essentiel des activités sur la zone des Ghâts occidentaux, pour laquelle sont maintenant bien connus le climat, les sols et la végétation. Une série d'études a d'abord donné lieu à une synthèse des grandes formations végétales à l'échelle de l'Inde (Legris 1963), complétée par une cartographie de la végétation du sous-continent au 1/1 000 000, dont trois feuilles couvrent la région des Ghâts occidentaux (Gausson *et al.* 1961, 1965a, 1965b). Les études se sont ensuite focalisées sur les montagnes du sud (Blasco 1971), avant que soit entreprise, à la demande des services forestiers des états du Karnataka et du Kerala, une nouvelle série de cartes de la végétation. Quatre feuilles au 1/250 000 (Pascal 1992a, Pascal *et al.* 1982a, 1982b, 1984) et leur notice (Pascal 1986) ont paru à ce jour. Les deux dernières, concernant l'extrême sud, sont en cours d'achèvement. Parallèlement à la réalisation de ces cartes, Pascal (1984) a proposé une typologie des formations denses humides sempervirentes de la région, à partir de leurs caractéristiques floristiques et structurales et des différents gradients climatiques. Il a également abordé certains aspects de leur répartition, de leur dynamique et de leur fonctionnement.

L'ensemble de ces travaux a nécessité un inventaire assez complet des formations végétales qui couvrent les Ghâts occidentaux, révélant une très forte dégradation des forêts, particulièrement inquiétante pour les types sempervirents. A la suite de ces constatations et sur la base de coopérations avec les services forestiers indiens, de nouveaux programmes d'études ont été mis en place. Ils s'intéressent pour une part à la biodiversité des forêts et aux problèmes d'endémisme, de vicariance et de répartition des espèces le

long des gradients bioclimatiques (De Franceschi 1993, *Atlas des espèces endémiques des Ghâts occidentaux* (Ramesh & Pascal en préparation), *Evaluation et conservation de la biodiversité dans les forêts des Ghâts occidentaux* (projet IFP)) et, d'autre part, au fonctionnement et à la dynamique des forêts sempervirentes.

Le programme Uppangala (IFP 1990) est une étude à long terme, qui entend concentrer sur un site privilégié, les travaux des diverses disciplines de l'écologie (botanique, pédologie, zoologie...) et de la modélisation (biométrie, mathématique, informatique...), le but poursuivi étant de fournir les bases d'un modèle de renouvellement des populations arborées. L'intérêt d'un tel modèle est évidemment de pouvoir simuler la dynamique forestière sur des périodes de temps bien supérieures à celle d'une vie d'homme. On entrevoit alors son utilité en matière de gestion forestière durable, mais aussi en tant qu'outil de recherche capable de tester des hypothèses de fonctionnement à long terme.

Les formes de modélisation peuvent être variées, dépendant essentiellement du niveau d'organisation (massif forestier, peuplement, population, individu, etc.) auquel on s'adresse. La typologie des modèles dynamiques proposée par Houllier *et al.* (1991) distingue : (1) les modèles de peuplement basés sur une description globale (hauteur dominante, diamètre moyen, etc.) ou sur celle de l'individu moyen ; (2) les modèles d'arbre, qui s'attachent à décrire la croissance individuelle de chacun des arbres du peuplement en fonction de son environnement. Si le manque de précision des premiers les ont rapidement limité à la description de peuplements homogènes (*i.e.* monospécifiques équiennes), le degrés de complexité atteint par les seconds, qui utilisent des indices de compétition bi voire tridimensionnels et des descriptions de la croissance individuelle parfois très détaillées (*cf.* le cas extrême des modèles architecturaux (De Reffye *et al.* 1994)), rend leur application quasiment impossible dans le cas de peuplements à forte diversité spécifique (Shugart & Seagle 1985), où chaque espèce réagit différemment à son environnement. Une autre catégorie de modèles connus sous le nom de "*gap models*", a donc vu le jour avec les travaux de Botkin *et al.* (1972) puis de Shugart & West (1977). Il s'agit en fait de modèles d'arbre, mais simplifiés, ne considérant que les effets de la compétition pour la ressource lumineuse, disponible verticalement, sur la croissance et la régénération. S'appliquant assez bien au phénomène de régénération dans les trouées, décrit à peu près simultanément en forêt

tropicale par Whitmore (1975) et Hallé *et al.* (1978), le principe des "gap models", érigé en théorie de la dynamique forestière (Shugart 1984), est rapidement devenu le leitmotiv d'un grand nombre de travaux (*cf.* entre autres, le volume spécial "*Treefall gaps and forest dynamics*" d'*Ecology* (1989) ou les modèles de Koop (1989) et de Bossel & Krieger (1991)).

Bien que fournissant des prédictions vraisemblables à grande échelle (de temps et d'espace), les "gap models" se révèlent toutefois insuffisants pour expliquer (et décrire) certains éléments fins de la mosaïque forestière et les mécanismes dynamiques qui y sont observés, dont, par contre, pourraient rendre compte d'autres types de modèle (*cf.* § 3.1). Dans ce contexte, Uppangala a une vocation de laboratoire naturel où peuvent être élaborées et testées de nouvelles hypothèses, susceptibles d'être ensuite transposées et validées sur des surfaces plus importantes en Asie du sud-est, en Afrique ou en Amérique du sud.

La modélisation imposent : (1) un choix des échelles d'espace et de temps que l'on désire prendre en compte ; (2) une sélection d'outils appropriés à la représentation des phénomènes (Houllier 1995, Houllier & Millier 1995). Afin de laisser le programme ouvert à des approches variées, l'option retenue à Uppangala est de concevoir un petit nombre de modèles "*primaires*", susceptibles de s'intégrer dans un cadre plus général de fonctionnement de l'écosystème. Ils devront s'organiser en une démarche s'attachant à décrire : (1) les différents mécanismes impliqués dans la sylvigénèse et leur répartition spatio-temporelle ; (2) le rôle et la place des différentes populations dans l'évolution de l'écosystème (IFP 1990). A ces thèmes centraux s'ajoutent des sujets connexes concernant les paramètres démographiques (croissance, mortalité et recrutement), l'architecture des arbres, la phénologie des espèces, les modes de pollinisation et de dispersion, les relations plantes-animaux, les relations sol-végétation, la biologie du sol, les mycorhizes et interactions racinaires, etc.

Les différents aspects sont bien évidemment liés les uns aux autres et ne peuvent être abordés que de manière interdépendante. Mais dans l'optique modulaire du programme, la problématique que l'on se propose d'aborder ici se rapporte préférentiellement à l'identification et à la répartition spatio-temporelle des différents mécanismes impliqués dans la sylvigénèse. Il s'agit concrètement d'analyser l'hétérogénéité spatiale des structures (verticales et horizontales) en essayant de la relier à une hétérogénéité de fonctionnement, dans la mesure où la structure locale du peuplement est à la fois, une

empreinte des mécanismes dynamiques passés et la condition initiale des mécanismes présents et à venir (Houllier *comm. pers.*).

Ce travail se situe donc en amont de la modélisation proprement dite et devrait permettre d'ouvrir de nouvelles perspectives pour une représentation plus réaliste de la dynamique des forêts denses humides tropicales. Il s'organise en sept chapitres qui présentent, après cette brève introduction (chap. 1), le site d'étude de la station forestière d'Uppangala (chap. 2), puis la problématique précise du sujet de ce mémoire et les méthodes d'analyse utilisées pour y répondre (chap. 3). Viennent ensuite une description des caractéristiques générales du peuplement (chap. 4), une analyse des principaux types structuraux rencontrés à Uppangala (chap. 5) et une tentative de formalisation de certains phénomènes par des processus ponctuels spatiaux (chap. 6), dont l'importance pour le fonctionnement de l'écosystème est discutée au dernier chapitre (chap. 7).

2 - SITE D'ETUDE

Après un survol général des caractéristiques de la région des Ghâts occidentaux, ce chapitre présente les particularités du site d'étude : la forêt d'Uppangala dans le sud du Karnataka (fig. 2.1).

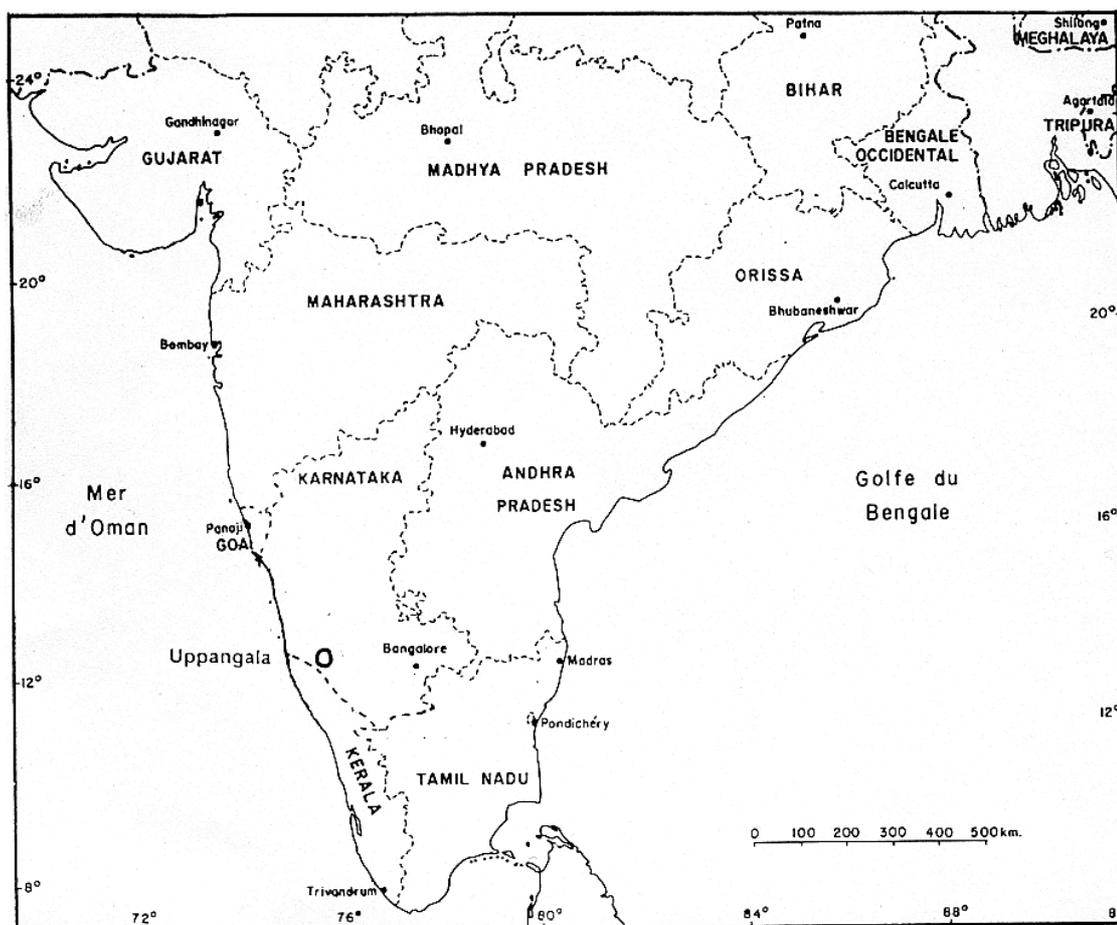


Figure 2.1. Carte administrative de la péninsule indienne. (---) Limites d'état et (O) localisation du site d'étude (d'après Bourgeon 1992 modifié).

2.1 - Le cadre physique des Ghâts occidentaux

Les forêts sempervirentes humides du sud de l'Inde sont aujourd'hui confinées aux reliefs de l'étroite bande montagneuse des Ghâts occidentaux, qui culmine à 2 695 m à Anai Mudi dans les monts Anamalai et s'étend sur 1 600 km (de 8° à 21° de latitude nord) le long de la côte ouest. Au nord de Palghât, les Ghâts, dont le nom signifie "*marches d'escalier*" en hindi, constituent le rebord ouest, abrupt, du plateau du Deccan qui couvre une grande partie du sud de la péninsule indienne (fig. 2.2).

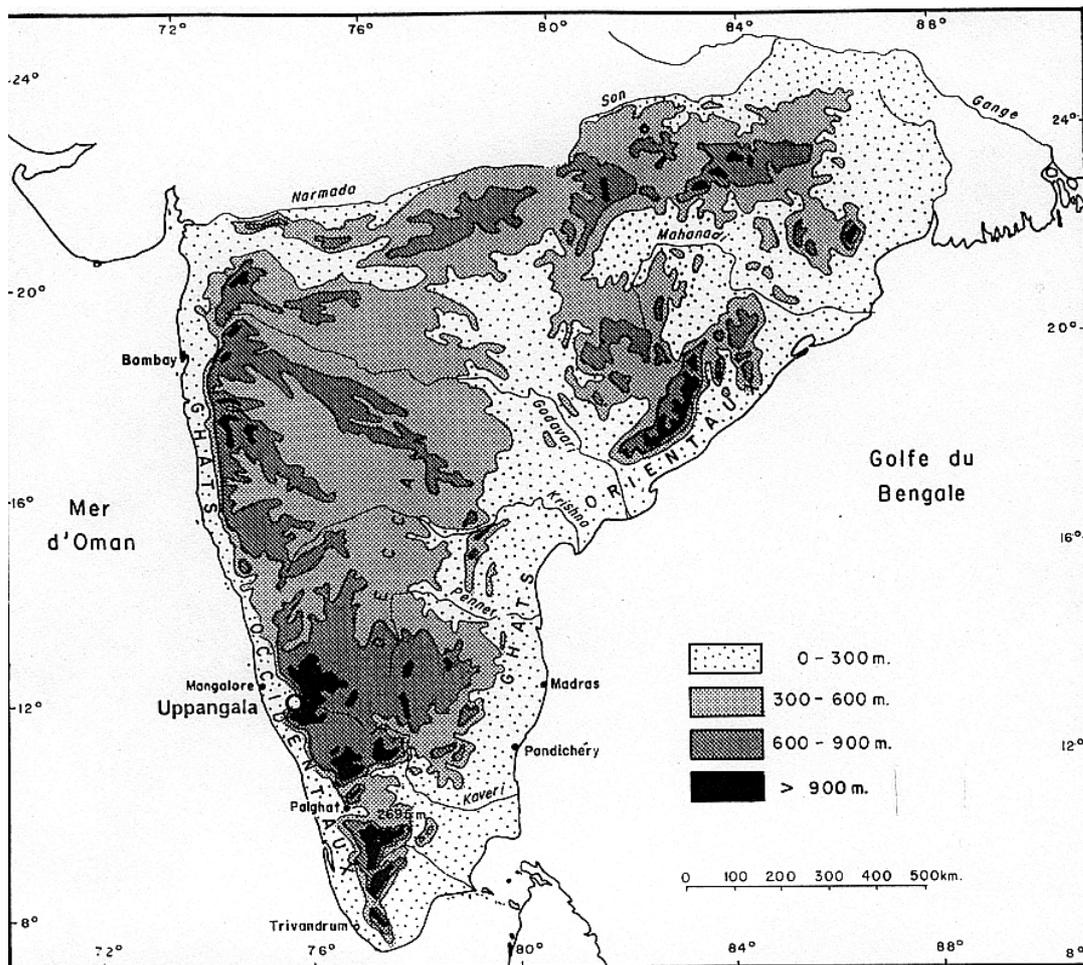


Figure 2.2. Carte hypsométrique de la péninsule indienne (dessinée par A.G. Petrus d'après Bourgeon 1992 modifié).

2.1.1 - Le cadre climatique

Les Ghâts occidentaux constituent une barrière naturelle sur laquelle se heurtent les vents de mousson venus du sud-ouest, y déversant l'essentiel des pluies. La plaine côtière peut recevoir jusqu'à 5 000 mm d'eau chaque année

et les contreforts montagneux encore plus, alors que sur le plateau, le total des précipitations annuelles ne dépasse pas 1 000 mm (fig. 2.3).

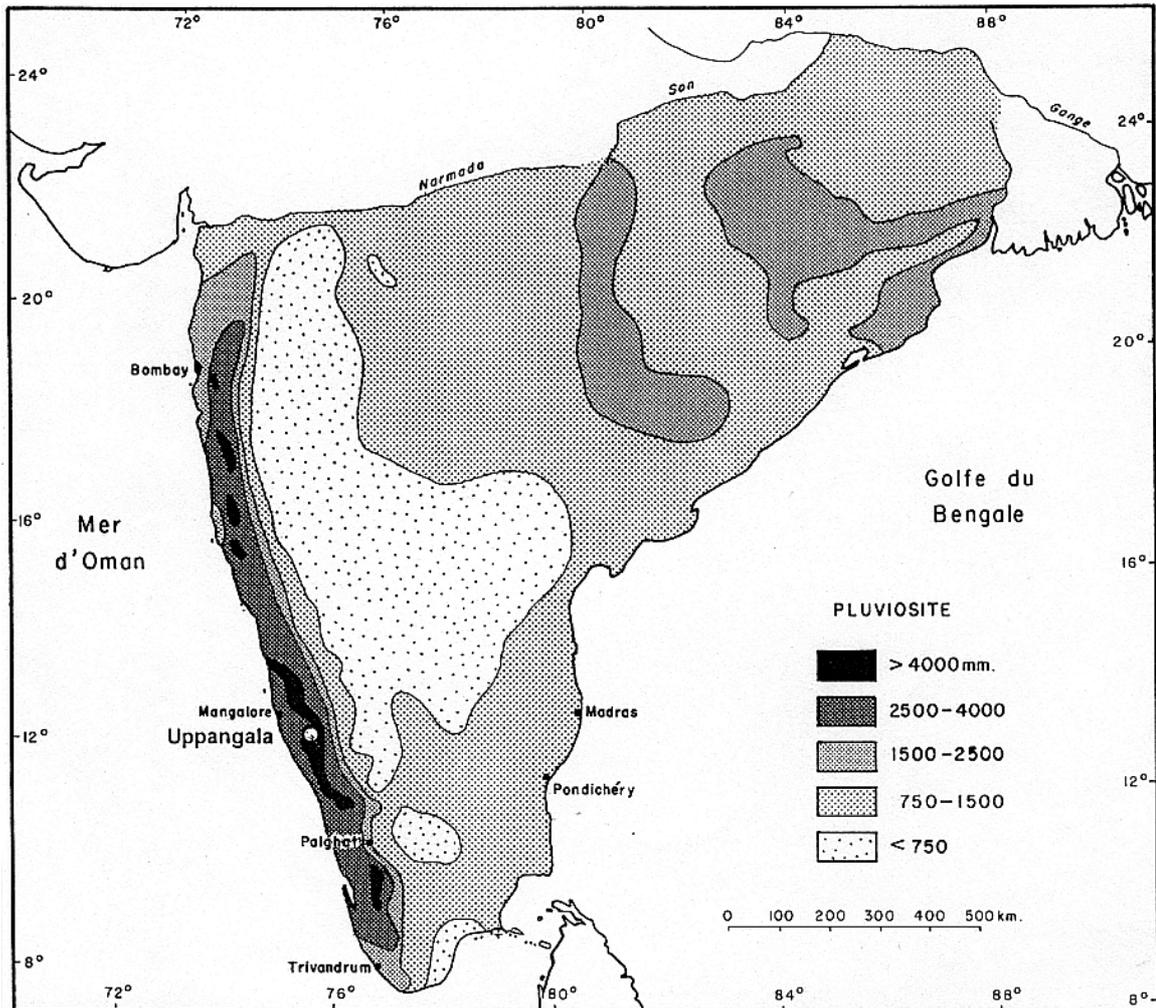


Figure 2.3. Carte de pluviosité annuelle de la péninsule indienne (dessinée par A.G. Petrus d'après Bourgeon 1992 modifié).

Si le climat du sud de l'Inde est principalement déterminé par un gradient pluviométrique d'ouest en est, le flux et le reflux annuels de la mousson induisent une variation de la longueur de la saison sèche du sud au nord ; au Cap Comorin, pointe sud de la péninsule, la mousson arrive à la fin du mois de mai et se retire début décembre, alors qu'à la latitude de Bombay, 1 400 km plus au nord, les pluies ne débutent que mi-juin et s'arrêtent dès la fin du mois de septembre (Banerji 1952, Legris & Viart 1961, Labroue *et al.* 1965, voir aussi Pascal 1982 pour les cartes bioclimatiques). Signalons également au niveau des Ghâts un gradient pluviothermique lié à l'altitude.

2.1.2 - Le cadre géomorphologique et pédologique

La péninsule indienne, au sud du 16^{ème} parallèle, est en grande partie constituée de roches archéennes du bouclier précambrien. Le plateau du Karnataka, qui constitue le sud du Deccan est dominé par les gneiss péningulaires (fig. 2.4).

Bourgeon (1989) distingue trois zones dans la couverture pédologique de la région des Ghâts occidentaux :

(1) à l'ouest, une zone ferrallitique à pédogenèse favorisée par les fortes précipitations, où les argiles sont presque exclusivement de type kaolinite et gibbsite,

(2) une zone fersiallitique à l'est, caractérisée par la présence de smectite et d'illite, liée au climat semi-aride du plateau du Karnataka,

(3) une zone de transition entre les deux précédentes avec des argiles de type kaolinite en abondance et de type smectite en profondeur.

2.1.3 - Le couvert forestier

Les forêts sempervirentes se limitent à la région des Ghâts proprement dits, c'est-à-dire à l'ouest de l'isohyète 2 000 mm. Pascal (1984) y distingue onze types forestiers s'organisant selon un gradient altitudinal de température et un gradient latitudinal déterminé par la longueur de la saison sèche. La plupart des types de plaine et de basse altitude sont riches en Dipterocarpaceae (fig. 2.5).

Soumises à réglementation par les services forestiers, ces forêts ont été abondamment exploitées par le passé (Pouchepadass 1990, Buchy 1990). Et, malgré de nombreuses mises en réserve, la pression anthropique croît, encore aujourd'hui, très fortement dans tous les Ghâts. Les cartes de la végétation au 1/250 000 ou les cartes thématiques qui en sont tirées sont édifiantes à ce sujet ; l'importance des formations dégradées, voire secondarisées, et des zones reconverties en plantations repoussent sans cesse la forêt naturelle. On en est arrivé à une quasi élimination des forêts de la frange côtière, où les densités de population sont très élevées (jusqu'à 2 000 habitants au km² dans certaines parties du Kerala) et une dégradation de presque toutes les formations sempervirentes restantes. Dans certains états cependant (notamment au Karnataka), l'arrêt total des exploitations a

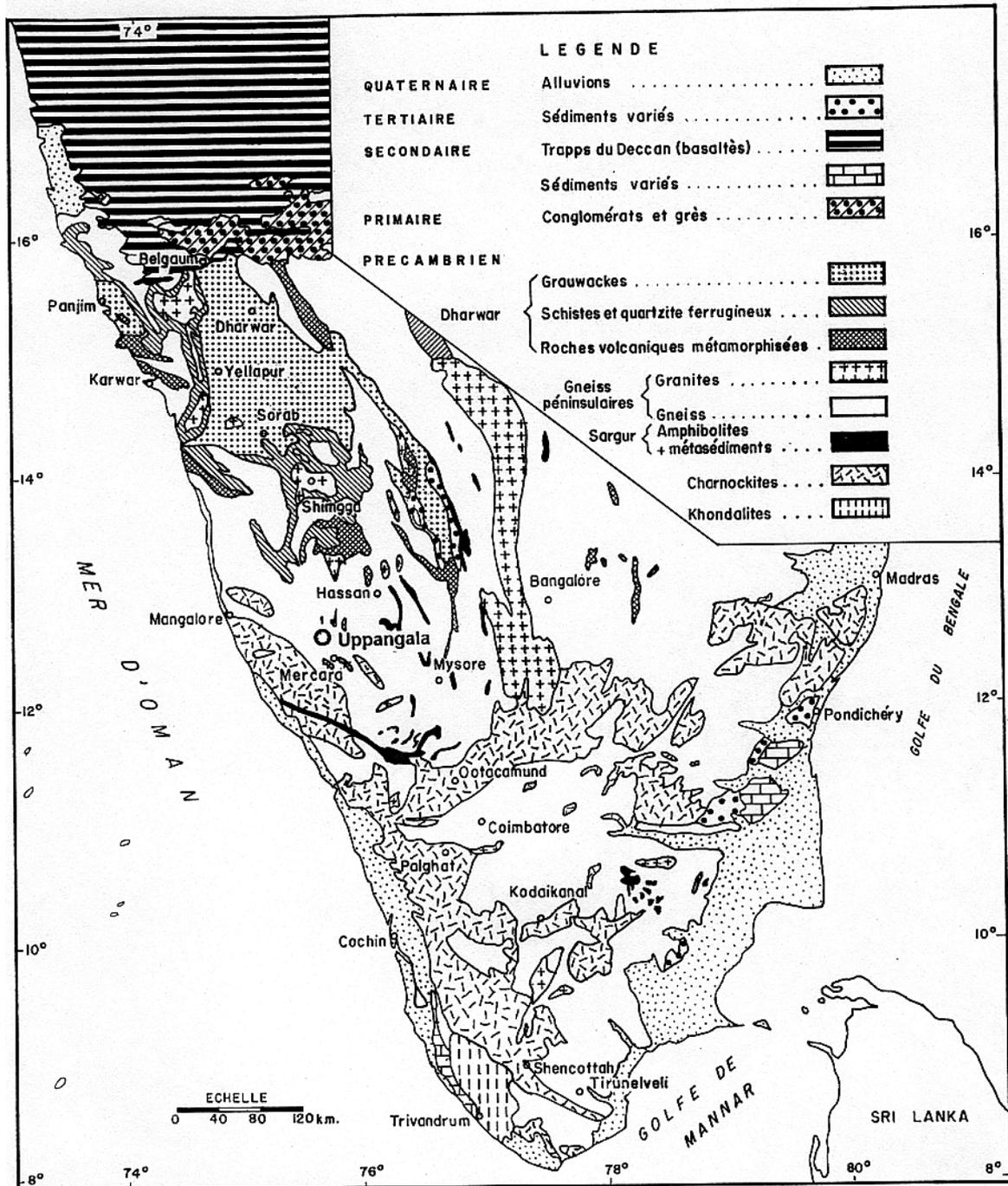


Figure 2.4. Carte des grandes zones géologiques de la région des Ghâts occidentaux (dessinée par A.G. Petrus d'après Peterschmitt 1993 modifié).

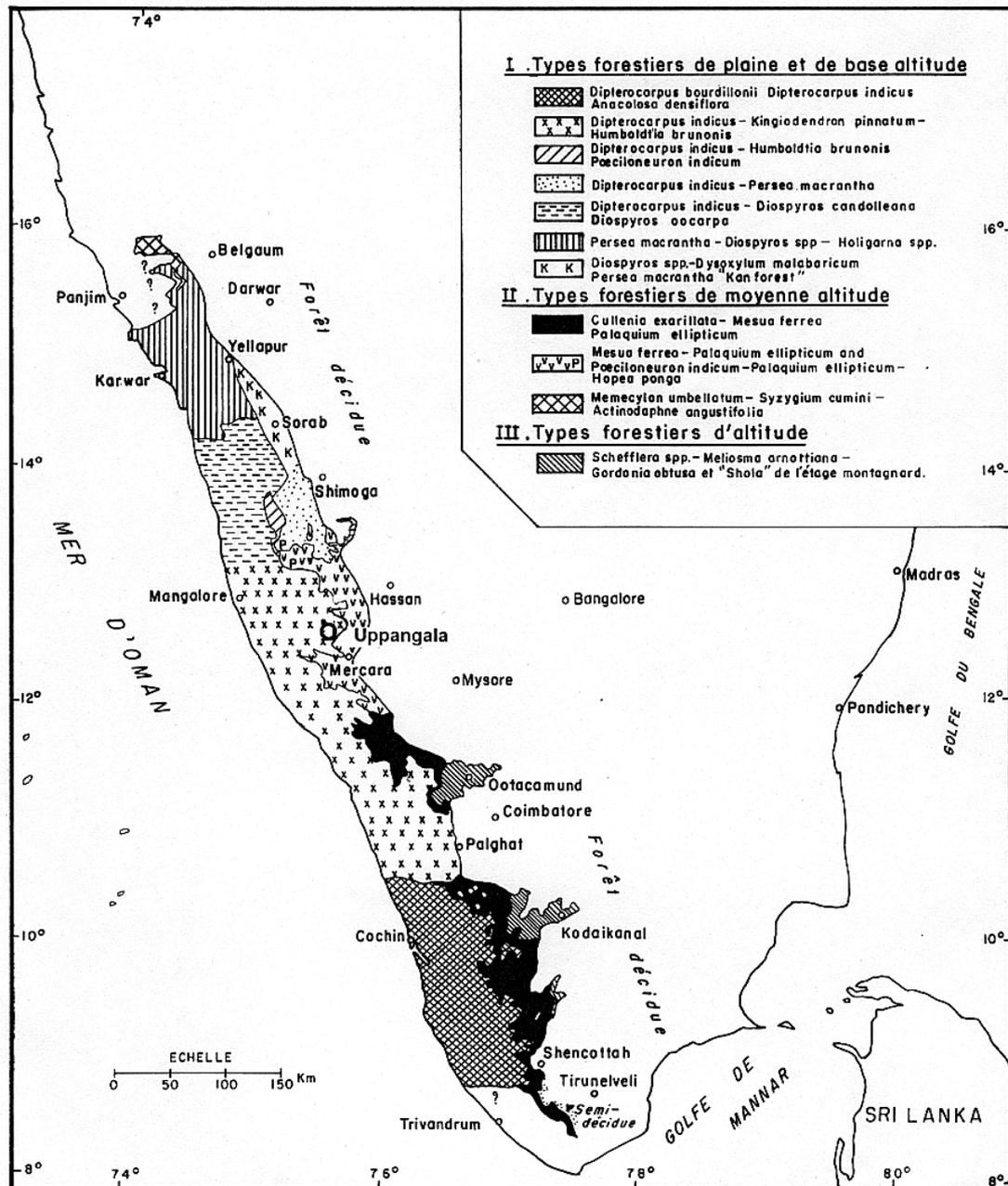


Figure 2.5. Carte de répartition des types forestiers sempervirents des Ghâts occidentaux (dessinée par G. Anandam d'après Pascal 1984 modifié).

laissé de rares massifs bien conservés, en particulier dans les endroits d'accès difficile.

2.2 - La station forestière d'Uppangala

La forêt d'Uppangala (Kadamakal Reserve Forest, Karnataka) se trouve au pied des Ghâts (alt. 300 à 600 m), aux confins des districts forestiers du Coorg et du South-Canara, par 12°30' de latitude nord et 75°39' de longitude est.

2.2.1 - Le climat

La zone d'étude est soumise à un climat de type tropical (régime Allepey-Mangalore de Pascal 1982) illustré par le diagramme ombrothermique de Sampaji (fig. 2.6).

Uppangala se caractérise par des précipitations un peu supérieures, de l'ordre de 5 100 mm par an, avec un pic très important en juin ou juillet, et une saison sèche de 4,5 mois (au sens de Bagnouls & Gausson 1953 : $P < 2 \cdot T$, où P et T correspondent aux moyennes mensuelles des précipitations (en mm) et de la température (en °C)). Le pic des précipitations coïncide avec le minimum des températures moyennes mensuelles (environ 25°C), le maximum se situant au mois d'avril (environ 29°C).

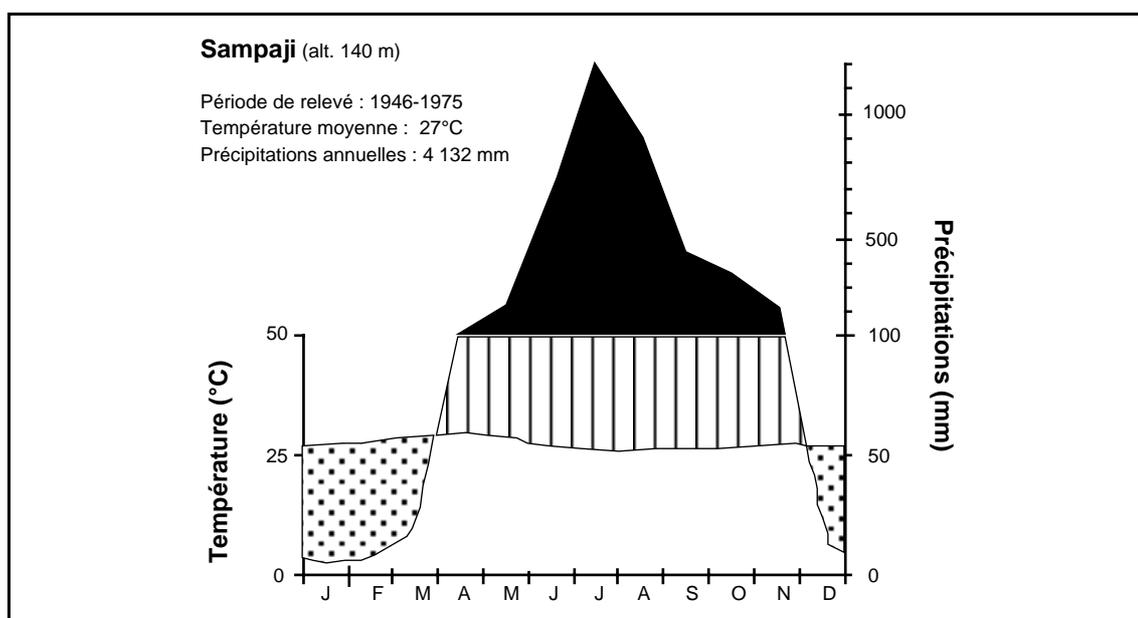


Figure 2.6. Diagramme ombrothermique de Sampaji.

2.2.2 - Le sol

Ferry (1994) place les sols de la forêt d'Uppangala dans la catégorie des sols ferrallitiques fortement désaturés, appauvris. Ce sont des sols acides, sur altérites épaisses et très anciennes (argiles de type kaolinite), dont les minéraux échangeables sont essentiellement dus à la matière organique de l'horizon supérieur (fig. 2.7).

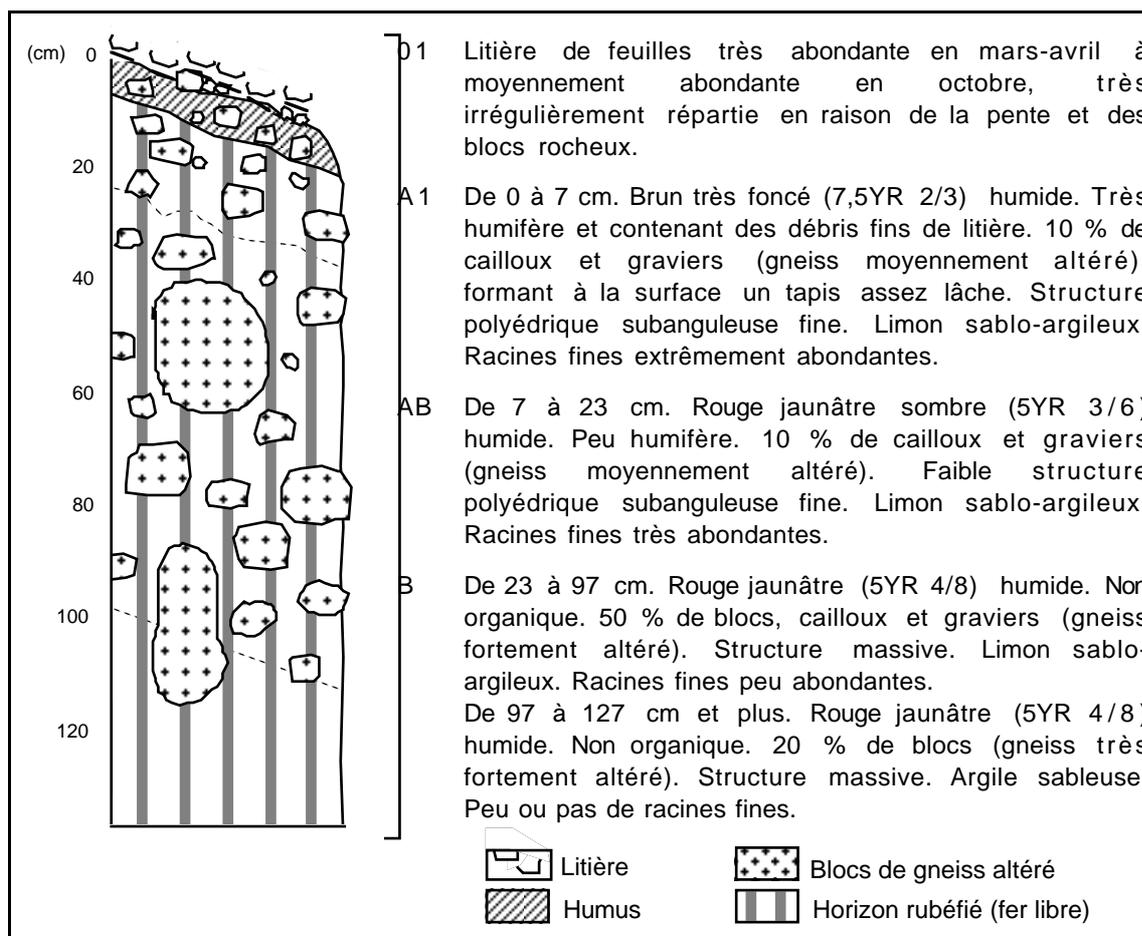


Figure 2.7. Profil pédologique de la forêt d'Uppangala (d'après Ferry 1994 modifié).

Pour Bhagamandala, station voisine d'Uppangala et située dans le même type forestier, Peterschmitt (1993) montre qu'en situation de replat, la réserve utile après la mousson atteint 81 mm par mètre de sol, ce qui est suffisant pour éviter toute sécheresse physiologique jusqu'à la fin de la saison sèche. Les altérites profondes (3 m à Bhagamandala) sont favorables à la constitution d'une réserve utile importante. A partir de 17 prélèvements, régulièrement répartis en forêt d'Uppangala, Loffeier (1989) montre toutefois que ces sols, qu'il qualifie de "vieilles altérites", se rencontrent préférentiellement en position élevée des interfluves. Dans les pentes, les sols

ont parfois une profondeur inférieure à 1 m et sont envahis de gros éléments (graviers, cailloux ou blocs rocheux). Dans ces profils sur éboulis, des argiles de type illite ou chlorite, appartenant à des éléments moins altérés, témoignent de sols peu évolués, constamment rajeunis par une érosion superficielle importante (Bourgeon *comm. pers.*).

2.2.3 - Le dispositif d'étude

Le massif forestier d'Uppangala a été choisi pour sa bonne conservation, comme site privilégié d'étude du fonctionnement des forêts denses humides sempervirentes dès 1984. Loffeier (1989) a pu établir, à partir de documents fournis par les services forestiers indiens, que la forêt d'Uppangala : (1) n'apparaît dans aucune des zones exploitées avant 1954 ; (2) ne comporte aucune trace d'activité agroforestière recensée (plantations de cardamome notamment) ; (3) était inaccessible par route avant 1959 (donc protégée d'une pénétration anthropique précoce) ; (4) a été subdivisée en parcelles d'une trentaine d'hectares dont l'exploitation sélective en rotation n'a débuté qu'en 1974. Lorsqu'en 1988, l'arrêt total des exploitations forestières a été proclamé dans tout l'état du Karnataka, le massif n'avait été exploité qu'une seule fois, selon un schéma d'extraction modéré (< 10 arbres à l'hectare) et assez peu destructeur (débardage par des éléphants). Etudiant la reconstitution après exploitation, Loffeier (*ibid.*) a montré que la structure et le fonctionnement de l'écosystème n'avaient pas été fondamentalement affectés par l'exploitation.

En 1988, une seule parcelle située au coeur de la concession, donc protégée par une ceinture de parcelles modérément exploitées, avait échappé à la coupe, bien que déjà viabilisée et même martelée (marquage des arbres destinés à être abattus). Mise en réserve par les services forestiers, elle fut aménagée par l'IFP en dispositif d'étude permanent à partir de 1990. Elle est aujourd'hui, l'un des rares représentants des forêts denses humides sempervirentes naturelles du sud de l'Inde.

Cette parcelle de forêt naturelle, qui couvre 28 ha au total, comporte plusieurs systèmes d'échantillonnage (fig. 2.8) :

(1) cinq bandes (A à E) de 20 m de large et de longueur variable de 180 à 370 m, orientées nord-sud et espacées de 100 m, forment un échantillon systématique de 3,12 ha,

(2) trois placeaux rectangulaires (H, R et S) d'une surface de 0,24 à 1,74 ha, sont utilisés pour l'étude de la mosaïque forestière,

(3) trois placeaux (1, 2 et 3) correspondant à des ouvertures de la canopée de 300 à 1 000 m² créées par des chablis, permettent le suivi de la régénération.

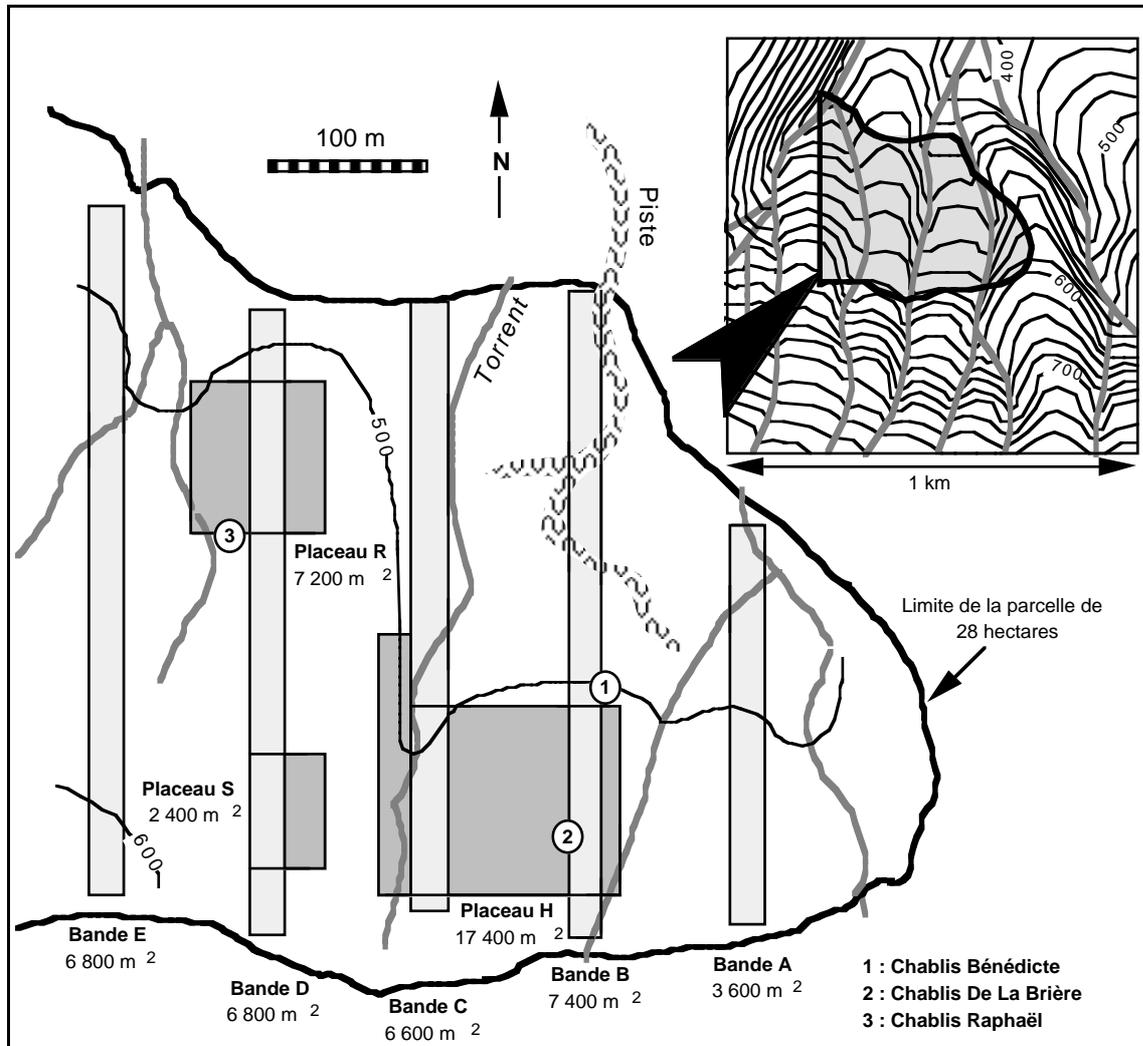


Figure 2.8. Carte schématique du dispositif d'étude de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala.

Sur l'ensemble du dispositif, les relevés sont effectués par quadrats élémentaires de 10 x 10 m en projection horizontale, c'est-à-dire que la longueur des côtés est corrigée sur le terrain en fonction de la pente mesurée au Blume-Leiss. Il est ainsi créé un réseau de quadrats dont le regroupement permet la constitution de placettes d'étude de taille variable, de bandes ou de placeaux (fig. 2.9).

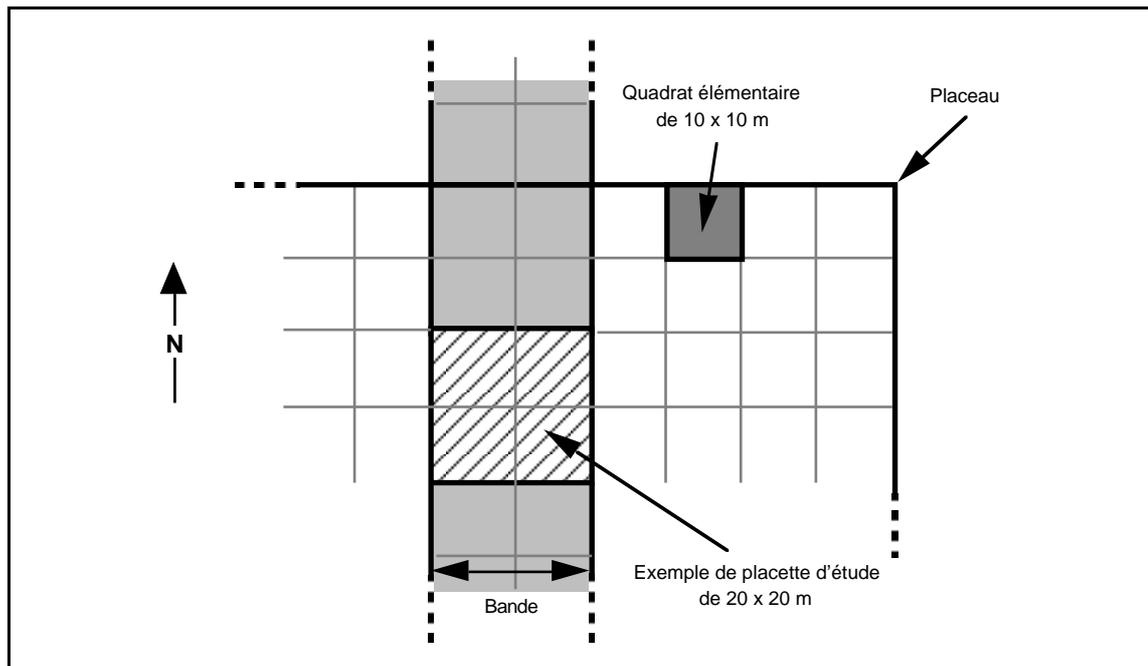


Figure 2.9. Les unités d'échantillonnage du dispositif d'étude de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala.

Les données de pente sont également utilisées pour la réalisation de cartes topographiques, le calcul de la pente moyenne et de l'exposition des quadrats ou de l'altitude relative des individus.

Dans chacun des quadrats, les individus de plus de 30 cm de circonférence à 1,30 m du sol, ou au dessus des contreforts (≥ 30 cm gbh), sont numérotés à la peinture et localisés sur une carte au 1/100. Les coordonnées (x;y) des arbres sont déterminées par rapport au coin sud-est du quadrat. De cette façon, la position des individus dans une bande, un placeau ou une placette peut être facilement recalculée. Chaque arbre répertorié est muni d'un microdendromètre fixe qui permet de suivre les accroissements. Deux campagnes de lecture des circonférences sont organisées chaque année ; au mois d'avril (fin de la saison sèche) et au mois de novembre (fin de la saison des pluies). La plupart des identifications botaniques sont réalisées sur le terrain à l'aide d'une clé de détermination basée sur la reconnaissance de caractères végétatifs (Pascal & Ramesh 1987). Les échantillons qui présentent un problème d'identification ou un intérêt particulier (fleurs, fruits, etc.) sont collectés et déposés à l'Herbier de l'Institut Français de Pondichéry (HIFP).

En fonction des besoins, des données complémentaires sont parfois recueillies. Il s'agit de mesures de hauteur (hauteur totale des individus, hauteur de la base du feuillage et hauteur de la première fourche lorsqu'elle

existe) effectuées au Blume-Leiss et de mesures de projection au sol des houppiers dans les quatre directions cardinales.

Au total, depuis avril 1990, 3 386 arbres ≥ 30 cm gbh sur 5,07 ha, ont été munis d'un microdendromètre, auxquels il faut ajouter 140 individus supplémentaires, équipés à l'occasion de l'inventaire du recrutement (passage à la futaie) réalisé sur les bandes en avril 1994 (Laborde *et al.* en *préparation*). Pour être complet, signalons que 2 077 individus ≥ 2 m de haut recensés dans les chablis sont mesurés chaque année, en diamètre et en hauteur.

2.2.4 - Le stockage des données

L'ensemble des informations qui concernent la parcelle de forêt naturelle est consigné dans une base de données relationnelle utilisant le logiciel 4^e DIMENSION® 4.2.2 (ACI 1991). Une première version de la base disponible en 1992 a du être profondément remaniée afin d'y incorporer l'ensemble des données (fig. 2.10).

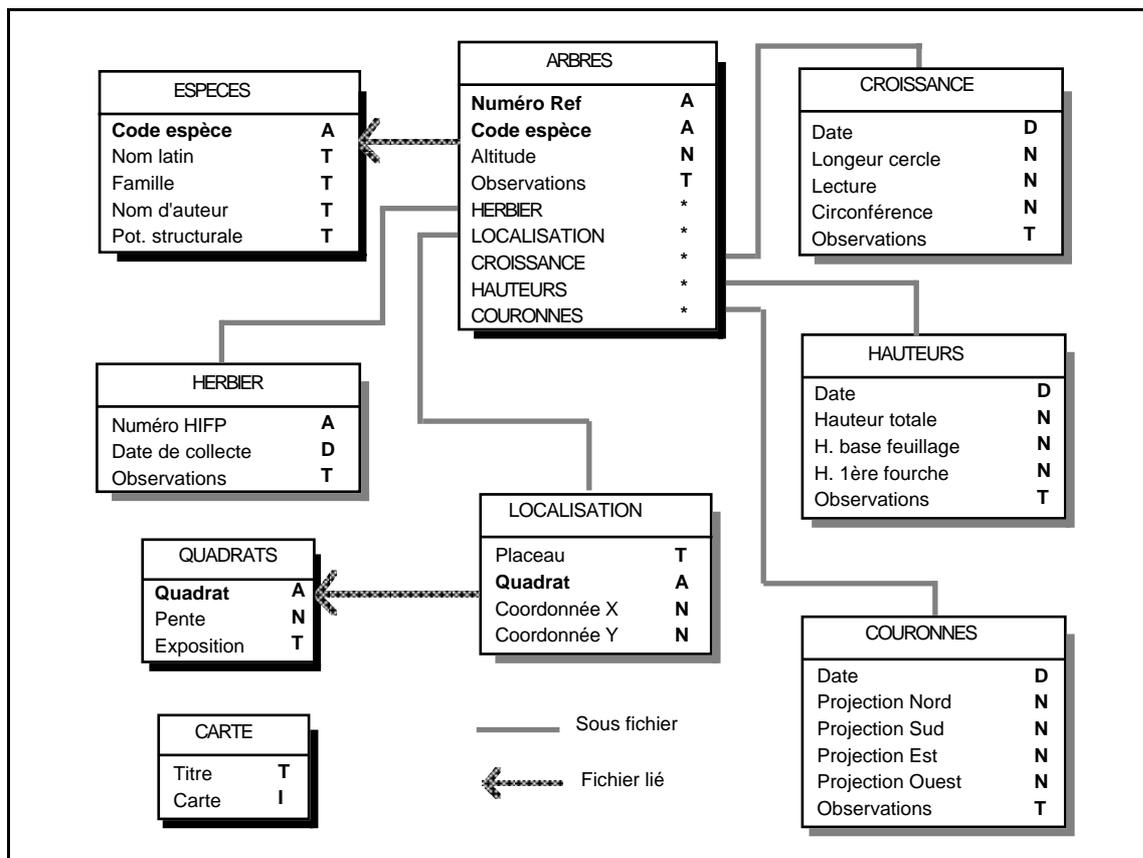


Figure 2.10. Structure de la base de données "UPPANG2".

Des menus déroulants permettent des tris sélectifs par bande, plateau ou chablis. Un certain nombre de procédures réalisent des calculs simples sur des sous-sélections du fichier principal ou permettent l'exportation de données en vue de traitements plus complexes.

D'autres données, qui sont (ou ont été) également recueillies sur la parcelle, devraient à terme être incorporées à la base. Elles proviennent : (1) de récoltes mensuelles de chute de litière et bisannuelles de litière au sol, effectuées entre novembre 1991 et novembre 1994 ; (2) du suivi mensuel de novembre 1992 à novembre 1994, de la phénologie de 500 arbres numérotés du dispositif. On pourrait également envisager le stockage dans la même structure, de l'ensemble des données collectées sur le site d'Uppangala, en y ajoutant les relevés de Loffeier (*ibid.*) qui concernent les individus ≥ 10 cm gbh d'un échantillon de 4 800 m² de forêt non exploitée (car inaccessible pour le débardage) et d'un échantillon de 7 200 m² en parcelle exploitée, inventorié deux fois entre 1985 et 1988, puis à nouveau en 1993.

3 - METHODOLOGIE

La première partie de ce chapitre précise la problématique particulière qui est abordée dans ce mémoire. Viennent ensuite quelques remarques concernant l'utilisation des différents systèmes d'échantillonnage de la parcelle de forêt naturelle, puis l'exposé des méthodes de l'analyse structurale. Les techniques propres à l'identification des processus spatiaux ne sont présentées qu'au moment de leur utilisation (chapitre 6).

3.1 - La problématique

Comme précisé en introduction, l'objectif du programme Uppangala est de développer un outil mathématique qui permette de simuler aussi exactement que possible l'évolution d'un peuplement dans le temps. Eu égard à la complexité des forêts, et en particulier des forêts tropicales, la modélisation passe inévitablement par une étape de simplification préalable de la réalité (Botkin 1993), qui nécessite la définition d'unités de base dont les paramètres statistiques seront les entrées du modèle.

Depuis Hallé *et al.* (1978), les chablis¹, en tant que point de départ des processus dynamiques, sont les unités de base généralement considérées. Les modèles qui s'appuient sur cette conception sont connus sous le terme anglo-saxon de "*gap models*" (Shugart 1984, Koop 1989, Bossel & Krieger 1991, Wissel 1991, etc.). La forêt est alors présentée comme une mosaïque d'éco-unités (Oldeman 1983, 1990), petites surfaces forestières juxtaposées de 50 à 1 000 m², qui évoluent selon des cycles sylvigénétiques

¹ La notion de chablis définie par Hallé *et al.* (1978), désigne selon les cas, le phénomène de la chute d'un arbre, l'arbre (ou les arbres) affecté(s) ou le résultat, c'est-à-dire la trouée ("*gap*" pour les anglo-saxons).

désynchronisés et se trouvent à des stades différents à l'instant de l'observation.

Cependant, ces modèles, qui sont à peu près les seuls proposés jusqu'à présent pour les forêts tropicales, sont encore loin de fournir des réponses totalement satisfaisantes à l'échelle de l'écosystème, essentiellement parce que le cycle d'évolution de la forêt est unique. Si des "raccourcis" sont parfois envisagés selon la taille de l'ouverture, l'état préalable du milieu, ou encore le stade dans lequel se trouvent les unités voisines de la mosaïque (Wissel *ibid.*), dans tous les cas il y a passage d'un état initial ouvert à un état final, la forêt reconstituée, qui sera à nouveau ouverte et ainsi de suite.

En premier lieu, cette idée conduit souvent à amalgamer abusivement la dynamique interne d'une forêt en équilibre et la succession forestière, c'est-à-dire, la reconstitution de la forêt après exploitation ou catastrophe naturelle de grande envergure. D'autre part, "forests are not just Swiss cheese", pour reprendre l'expression de Lieberman *et al.* (1989), illustrant ainsi une simplification extrême de la forêt en zones ouvertes ("gaps") et zones fermées ("non-gaps"), qui néglige tout autre phénomène dynamique que celui de la régénération dans les chablis.

S'il est reconnu que les ouvertures varient en taille (Riéra 1983) et en fréquence (Putz & Milton 1982, Riéra & Alexandre 1988), des alternatives de fonctionnement sont rarement envisagées pour les zones aussi peu perturbées que celles parfois rencontrées en forêt. De très nombreux travaux s'intéressent pourtant à d'autres aspects de la dynamique comme la

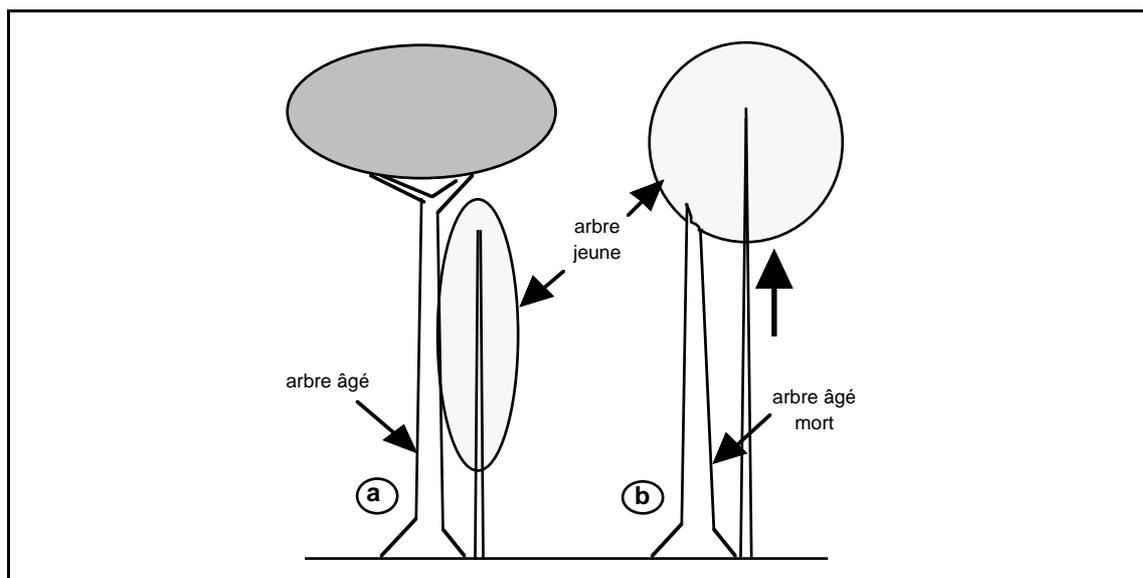


Figure 3.1. Phénomène de substitution (d'après Pascal, 1995). **a)** Tentative de substitution. **b)** Substitution réussie.

croissance, la compétition ou la mortalité, notamment en forêts tempérées. La plupart du temps, ces études servent à l'élaboration de modèles de production destinés à la gestion sylvicole (*cf.* les exemples présentés dans la typologie des modèles dynamiques par Houllier *et al.* 1991). Mais il n'existe à peu près aucune formalisation des phénomènes en tant que mécanismes biologiques participant au fonctionnement et au renouvellement de la forêt naturelle.

Pascal (1995) propose cependant deux modalités originales d'évolution du peuplement :

(1) la substitution, définie comme le remplacement d'un arbre de la voûte, mort sur pied, par un autre plus jeune, installé à proximité immédiate, sans intervention de chablis (fig. 3.1),

(2) le glissement progressif d'unités d'organisation circulaires ; autour d'un ou deux grands arbres s'organise une ceinture d'arbres plus petits s'installant à la périphérie de sa couronne, où la concurrence pour la lumière et l'espace est moindre (fig. 3.2a). Lorsque l'arbre central meurt sur pied, un ou plusieurs jeunes du pourtour occupent la voûte. Avec le temps, se constituera une nouvelle ceinture autour de leur couronne, décalée par rapport à la précédente (fig. 3.2b-c).

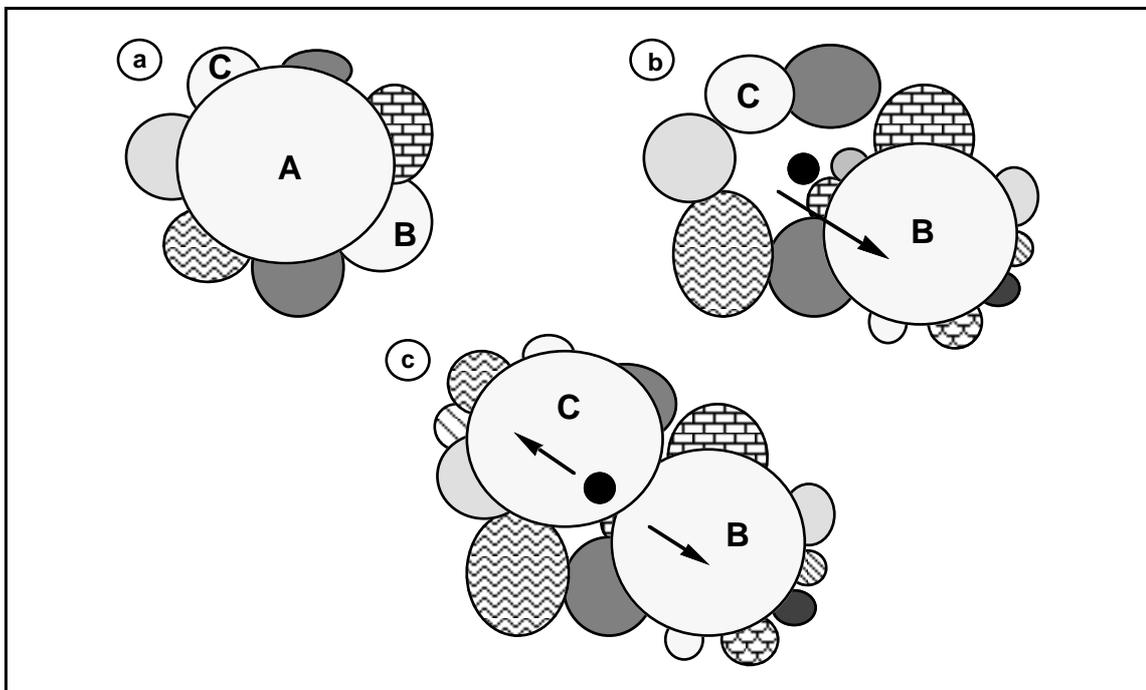


Figure 3.2. Glissement progressif d'unités d'organisation circulaires (d'après Pascal, 1995). **a)** Ceinture de petits arbres autour d'un arbre plus grand. **b)** et **c)** A la mort de l'arbre central, occupation de la voûte par un (ou plusieurs) jeune(s) du pourtour et apparition d'une nouvelle ceinture de petits arbres, décalée par rapport à la précédente.

Ces deux exemples, qui s'appuient essentiellement sur des observations de terrain, semblent devoir être renforcés par les résultats de travaux récents ; Durrieu de Madron (1993) montre qu'en forêt guyanaise, environ 50 % des arbres meurent sur pied sans créer de véritable chablis. Curtet (*non publié*) met en évidence la réalité statistique des situations de proximité (développement d'individus à des distances interindividuelles < 2 m) en forêt d'Uppangala. Enfin, des essais de simulation de la dynamique spatiale (Pascal *et al.* 1995a) ont montré que certains paramètres, de croissance et d'ensemencement notamment, conduisaient à l'apparition d'organisations structurales circulaires en nombre plus important que ne le laisserait supposer le hasard.

Plus que sur les mécanismes eux-mêmes, les observations de Pascal (*ibid.*) mettent l'accent sur le problème fondamental des différentes échelles d'espace et de temps liées au fonctionnement de l'écosystème. En effet, les mécanismes décrits s'opposent, dans l'espace et/ou dans le temps, aux chablis (limités aux petites ouvertures créées par la chute d'un ou de quelques arbres) et aux "*perturbations de grandes tailles*" affectant de plusieurs centaines de m² à plusieurs ha, à la suite de phénomènes catastrophiques (cyclones, glissements de terrain, propagations de vagues de chablis, etc.).

C'est donc par la prise en compte de l'hétérogénéité spatio-temporelle du fonctionnement de la forêt que pourront être élaborés des modèles fiables de renouvellement. Bien entendu la variabilité du fonctionnement dans le temps est difficile à apprécier sur une courte période. Mais la variabilité spatiale peut, au contraire, être étudiée sur des dispositifs aussi récents que celui d'Uppangala, à partir des structures en place à la date de l'observation qui, d'une certaine manière, reflètent l'histoire récente de la forêt et déterminent son évolution à court, moyen, voire long terme.

Le but principal de ce travail est donc de réaliser une typologie des structures forestières de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala. Il ne s'agit pas d'être exhaustif et de décrire l'ensemble des formes d'organisation du peuplement, mais d'examiner un petit nombre de types structuraux (supposés témoigner de mécanismes dynamiques particuliers), qui représenteraient une forme d'hétérogénéité spatiale liée à une hétérogénéité de fonctionnement.

3.2 - Méthodes d'échantillonnage

On a coutume, pour appréhender l'ensemble de l'hétérogénéité d'un milieu, d'avoir recours à un plan d'échantillonnage systématique (Ho *et al.* 1987, Loffeier 1989, Riéra *et al. en préparation*, etc.). L'échantillonnage systématique en bandes est d'ailleurs celui qui est utilisé pour dégager les caractéristiques du peuplement de la forêt d'Uppangala (Pascal & Pélissier 1995), dont les principaux résultats sont repris au chapitre 4. Or, en forêt tropicale, les variations des structures, de la composition floristique ou des conditions du milieu s'effectuent à des échelles spatiales très différentes. Il devient alors particulièrement délicat de construire un plan d'échantillonnage qui mette statistiquement en évidence l'ensemble des variations.

La problématique souligne par ailleurs, qu'il ne s'agit pas de réaliser une typologie exhaustive des structures forestières, mais de tester une hypothèse. Elle consiste en l'idée *a priori*, formulée à la suite de travaux préliminaires et d'observations de terrain (Loffeier *ibid.*, Pascal 1995, Pascal & Pélissier *ibid.*, Pascal *et al.* 1995a), de l'existence d'au moins deux modalités de renouvellement du peuplement ne nécessitant pas l'intervention de chablis. De fait, l'échantillonnage se réduira à un petit nombre de placeaux (*cf.* § 5.1), dont les structures seront décrites en détail, puis comparées aux données issues de l'échantillon systématique en bandes. Ce type d'approche pose évidemment le problème de l'extrapolation des résultats acquis sur de petites surfaces, à l'ensemble de la parcelle (voire de la forêt). Les données disponibles à Uppangala ne permettent pas pour l'instant, d'envisager une validation à l'échelle des 28 ha de la parcelle (qui nécessiterait un échantillonnage exhaustif) et l'on considérera que les situations prises en compte représentent un premier niveau de simplification, susceptible d'être affiné en fonction de l'avancée des connaissances.

3.3 - Méthodes analytiques

En foresterie, la description des structures utilise souvent des critères qualitatifs (analyse architecturale, composition floristique, etc.) dont il est difficile de valider la représentativité statistique, même si leur valeur informative n'est pas négligeable. L'accent a cependant été mis sur certaines méthodes, en particulier d'analyse de répartition spatiale, qui permettent une validation statistique.

3.3.1 - Analyse de la structure spatiale

3.3.1.1 - Densité et surface terrière

Ces paramètres sont calculés pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh de l'échantillon considérée, puis rapportés à l'hectare. Pour 1 ha, la densité correspond alors au nombre d'individus recensé et la surface terrière à la somme des surfaces terrières individuelles des arbres mesurés (Duplat & Perotte 1983), c'est-à-dire :

$$G = \sum_{i=1}^N (C_i^2 / 4 \cdot \pi)$$

où, C_i , est la circonférence à 1,30 m du sol d'un individu i ,
 N , le nombre total d'individus.

3.3.1.2 - Distribution des diamètres

Les distributions des effectifs sont présentées par classes de diamètre. Les diamètres ont été préférés aux circonférences afin de rétablir une certaine homogénéité des unités avec les autres calculs, en particulier ceux des allométries hauteur-diamètre. On ne s'étonnera donc pas d'une légère variation des effectifs totaux, due au diamètre minimum de 10 cm correspondant à une circonférence de 31,4 cm seulement.

Il est assez tentant d'essayer d'ajuster la distribution des diamètres à une fonction. Il s'avère cependant qu'un bon ajustement nécessite assez vite l'emploi de fonctions complexes et ne présente vraiment d'intérêt que si l'on cherche à en donner une interprétation démographique. L'utilisation d'une exponentielle décroissante reste pourtant fréquente en forêt tropicale, car elle est sensée représenter un état d'équilibre avec des taux de mortalité et de recrutement constants pour chaque classe de diamètre (Rollet 1969), ce qui en fait est rarement vérifié. L'ajustement aux données est par conséquent, souvent grossier et l'état d'équilibre "*théorique*" qu'il représente n'est pas forcément celui de l'échantillon considéré (Houllier *comm. pers.*). L'interprétation des histogrammes de la distribution des effectifs en classes de diamètre se passera donc volontairement d'ajustement.

3.3.1.3 - Relation hauteur-diamètre et ensembles structuraux

A partir d'une étude en forêt guyanaise, Oldeman (1974) met en évidence une relation entre le rapport hauteur/diamètre d'un individu et son stade de développement architectural : les arbres d'avenir poussant conformément à leur modèle de croissance initial ont un rapport h/d (en m) ≥ 100 ; les arbres du présent, qui sont les adultes ayant réalisé leur modèle architectural et réitérant spontanément au niveau des branches, se caractérisent par un rapport $h/d < 100$. Etablis dans leur strate, les arbres du présent privilégient la croissance secondaire (en diamètre) par rapport à la croissance primaire (en hauteur). Une troisième catégorie est constituée par les arbres du passé ($h/d \ll 100$) qui sont les individus sénescents ou ayant subi des traumatismes majeurs. Ces observations, confirmées en d'autres lieux, ont conduit à généraliser l'utilisation de la droite $h = 100 \cdot d$ pour distinguer de manière pratique, les différentes phases de développement.

Cusset (1980), s'intéressant à la fonction mathématique qui lie le diamètre à la hauteur, remarque qu'en forêt naturelle, exempte de perturbation de grande envergure, elle est de la forme :

$$h = c \cdot d^a$$

avec, h , la hauteur en m,

d , le diamètre en cm,

c et a , des constantes calculées, a étant généralement proche de 2/3.

Cet auteur donne alors une interprétation de la courbe en termes de croissance et de concurrence vitale et distingue quatre phases dans la vie d'un individu :

(1) une phase de libre développement aérien des arbres jeunes,

(2) une phase de développement en concurrence pendant laquelle le diamètre croît peu par rapport à la hauteur,

(3) une seconde phase de libre développement après un effet de libération correspondant au passage des arbres au-dessus d'une strate qu'ils vont surcimer, échappant ainsi à une trop forte concurrence interindividuelle,

(4) une phase de sénescence correspondant à la descente de cime.

Pour une forêt naturelle en équilibre, la relation hauteur-diamètre correspond alors à l'assemblage de quatre segments (fig. 3.3).

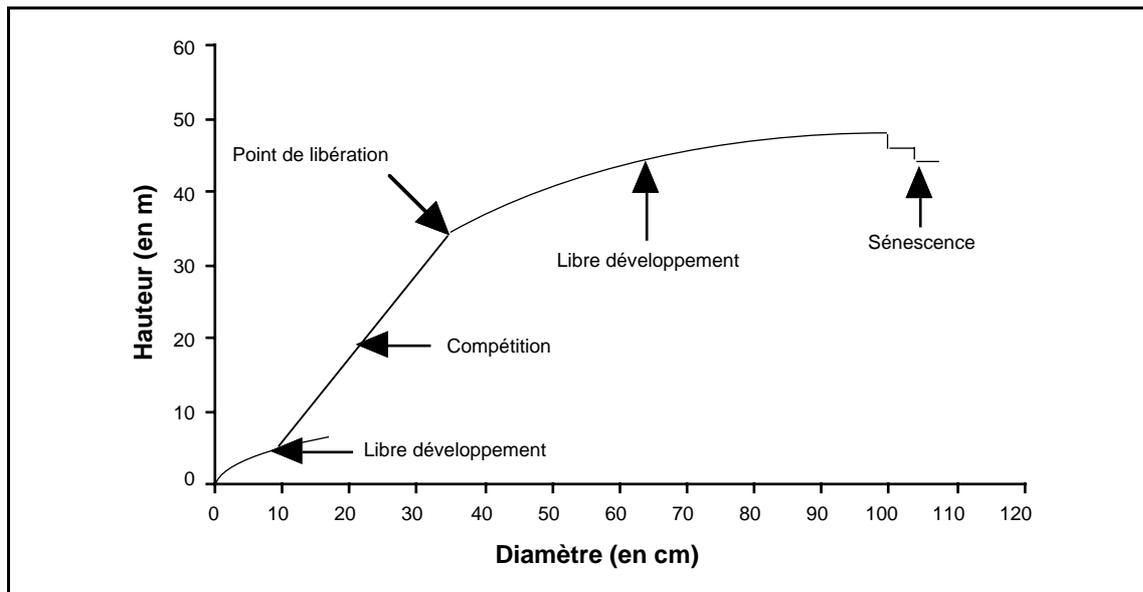


Figure 3.3. Courbe de la relation hauteur-diamètre pour une forêt naturelle en équilibre (d'après Cusset 1980 modifié).

Le passage de la phase de développement en concurrence à la seconde phase de libre développement détermine un point de libération marquant un changement dans la vie de l'individu qui a surcimé ses concurrents.

On a donc ici la description du même phénomène abordé sous deux angles différents ; abstraction faite de la première phase de libre développement (que Cusset (*ibid.*) considère d'ailleurs comme facultative, et qui de toute manière, échappe à la plupart des inventaires du fait du diamètre minimum pris en compte), les phases de compétition, de libre développement et de sénescence, caractérisent respectivement les arbres d'avenir, du présent et du passé d'Oldeman (*ibid.*).

Dans la pratique, l'une et l'autre des conceptions posent quelques problèmes de généralisation ; l'utilisation systématique de la droite $h = 100 \cdot d$ pour ce que les forestiers appellent des peuplements hétérogènes, ne tient compte : (1) ni des différents comportements de croissance des espèces qui constituent ces peuplements (pour lesquelles la relation qui lie le diamètre à la hauteur peut être variable) ; (2) ni de la variété des situations rencontrées en forêt (un individu adulte ayant poussé isolé aura, à diamètre égal, une hauteur inférieure à celle d'un individu ayant poussé en concurrence). La courbe de Cusset est de ce point de vue plus intéressante, puisqu'il s'agit d'une régression, c'est-à-dire d'une courbe moyenne tenant compte de l'ensemble du nuage de points. Elle ne permet pas cependant de discriminer les arbres d'avenir des arbres du présent, car aucune méthode objective ne permet d'identifier les quatre phases de développement.

La droite $h = 100 \cdot d$ a donc été conservée comme ligne de partage entre arbres d'avenir et du présent. En complément, une courbe d'allométrie hauteur-diamètre est ajustée aux données, mais selon une formule légèrement différente de celle proposée par Cusset (*ibid.*) La circonférence des individus étant mesurée à 1,30 m du sol, l'équation utilisée est de la forme :

$$h = 1,3 + c \cdot d^a, \quad \text{tel que } h = 1,3 \text{ pour } d = 0$$

Le calcul est effectué par une régression linéaire sur les logarithmes népériens de la hauteur et du diamètre de l'ensemble des individus d'un plateau, ce qui donne une droite d'équation générale :

$$\text{Ln}(h - 1,3) = a \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(c)$$

En utilisant la même formule, des courbes allométriques par espèce sont également ajustées. On définit alors le point de libération d'une espèce comme l'intersection de la droite d'Oldeman ($h = 100 \cdot d$) et de la courbe de régression hauteur-diamètre, dont la hauteur peut être estimée avec un intervalle de confiance de la forme (Scherrer 1984) :

$$I = \hat{y} \pm t_{\alpha/2} \cdot \sqrt{\text{var}(\hat{y})} \quad \text{où,} \quad \text{var}(\hat{y}) = s_e^2 \cdot \left[\frac{1}{N} + \frac{(x_i - \bar{x})^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2} \right]$$

avec, N , le nombre total d'individus échantillonnés,

\hat{y} , la valeur estimée de $\text{Ln}(h - 1,3)$ au point de libération,

x_i , la valeur de $\text{Ln}(d)$ correspondant à \hat{y} ,

s_e^2 , la variance résiduelle estimée par la régression,

$t_{\alpha/2}$ obéissant à une loi de Student à $\nu = N - 2$ degrés de liberté.

3.3.1.4 - L'arbre moyen du peuplement

Pour caractériser un peuplement, les forestiers utilisent couramment ses paramètres moyens : diamètre moyen, surface terrière moyenne et hauteur moyenne (Pardé & Bouchon 1988). On définit les égalités :

$$\bar{d} = \sum_{i=1}^N (d_i / N) \quad \text{et} \quad \bar{g} = \sum_{i=1}^N (g_i / N)$$

avec, \bar{d} et \bar{g} , le diamètre moyen et la surface terrière moyenne,

d_i et g_i , le diamètre et la surface terrière de l'individu i ,

N , le nombre total d'individus.

L'arbre de surface terrière moyenne est en général considéré comme l'arbre moyen du peuplement. Son diamètre est toujours supérieur au diamètre moyen arithmétique \bar{d} (Pardé & Bouchon *ibid.*). Le diamètre de l'arbre moyen d'un placeau est donc pris comme :

$$d_g = \sqrt{4 \cdot \bar{g} / \pi}$$

Le même type de calcul sera utilisé pour l'adulte moyen d'une espèce, entendu comme l'individu de surface terrière moyenne parmi les arbres de l'ensemble du présent de l'espèce considérée. On pourra, à partir des allométries hauteur-diamètre estimer h_g , la hauteur correspondante de l'adulte moyen, avec un intervalle de confiance à 95 % (calculé comme pour le point de libération *cf.* § 3.3.1.3).

3.3.1.5 - Répartition spatiale

L'idée générale qui sous-tend les examens de la répartition spatiale, considère que si l'hypothèse d'une distribution aléatoire de points dans l'espace doit être rejetée, c'est qu'il existe des phénomènes particuliers qui lui font subir certaines modifications (Cormack 1979). Dans notre cas, les points représentent des individus (ou du moins l'emplacement du centre de la base du tronc des individus), l'espace étant réduit à un placeau.

Pour décrire la répartition spatiale des individus d'un placeau, l'analyse de voisinage de second ordre, basée sur la statistique $K(d)$ introduite par Ripley (1976, 1977), a été retenue. Dans la pratique, l'analyse consiste, à partir de l'ensemble des distances interindividuelles, en un dénombrement des voisins j présents à une distance $\leq d$ d'un individu i , que l'on compare à ce que l'on obtiendrait pour une distribution aléatoire des points dans l'espace. Comme alternatives d'une distribution aléatoire, on considère les distributions agrégative et régulière, pour lesquelles le nombre moyen de voisins est respectivement supérieur et inférieur à celui qu'on attendrait pour une distribution aléatoire. Trois méthodes d'analyse complémentaires sont utilisées ; la méthode de Ripley (*ibid.*) proprement dite, l'analyse intertype de Diggle (1983) et la méthode de Getis & Franklin (1987). Les calculs ont été programmés en PASCAL selon les formules développées ci-dessous (édition des programmes en annexe 1a).

La méthode de Ripley (1976, 1977)

Elle utilise la fonction $K(d)$ estimée par la formule :

$$\hat{K}(d) = \left(A \cdot \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N k_{ij} \right) / N^2$$

avec, d , la distance en m,

A , la surface du plateau en m^2 ,

N , le nombre total d'individus,

k_{ij} , prenant la valeur 1 si la distance entre i et j est $\leq d$, sinon 0.

$K(d)$ s'interprète avec la densité λ ($\hat{\lambda} = N / A$) ; si la population est infinie, $\lambda K(d)$ correspond au nombre attendu de voisins à une distance $\leq d$ d'un point pris au hasard, égal à πd^2 pour une distribution aléatoire.

Pour le calcul, on utilise en fait un estimateur linéarisé de $K(d)$, proposé par Besag (*in* Ripley 1977) :

$$\hat{L}(d) = \sqrt{\hat{K}(d) / \pi} = \frac{1}{N} \cdot \sqrt{A \cdot \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N k_{ij} / \pi}$$

$L(d)$ prend la valeur de d pour une distribution aléatoire, ce qui permet une représentation graphique de $d - \hat{L}(d)$ en fonction de d , pour laquelle les valeurs positives indiquent une régularité, les valeurs négatives une agrégation et la valeur 0 une distribution aléatoire stricte (fig. 3.4). La statistique procure pour chaque valeur de d , un résultat global pour le plateau.

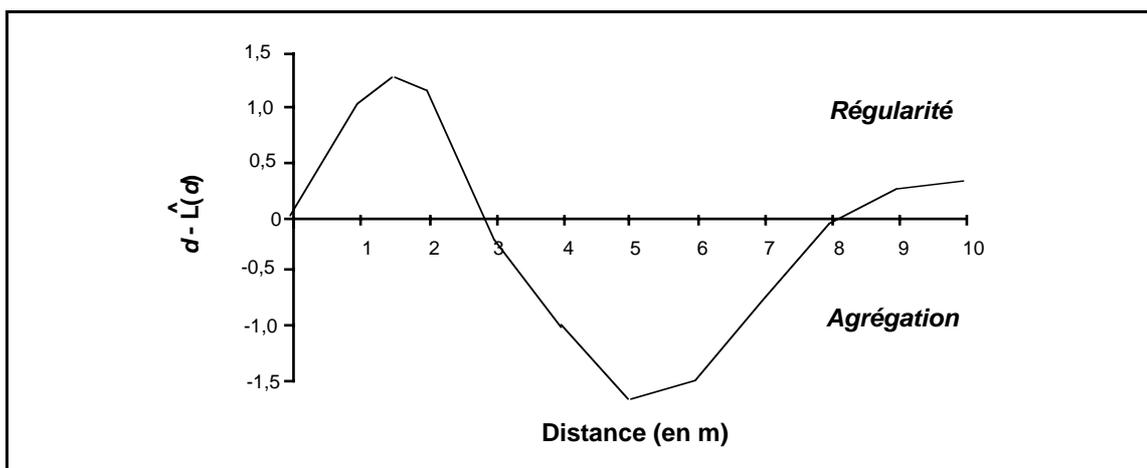


Figure 3.4. Représentation graphique de $d - \hat{L}(d)$ en fonction de d .

Les bornes d'un intervalle de confiance de $d - \hat{L}(d)$ peuvent être estimées par :

$$\pm 1,42 \cdot \sqrt{A} / N, \text{ pour un risque d'erreur de 5 \% et}$$

$$\pm 1,68 \cdot \sqrt{A} / N, \text{ pour un risque d'erreur de 1 \% (Ripley 1979a).}$$

La répartition est significativement régulière au-dessus de la limite supérieure et significativement agrégative au-dessous de la limite inférieure.

L'analyse intertype de Diggle (1983)

C'est une méthode dérivée de celle de Ripley qui permet d'analyser les interactions entre plusieurs catégories de points ; on dénombre les voisins de type 2 présents à une distance $\leq d$ d'un individu de type 1, puis les voisins de type 1 présents à une distance $\leq d$ d'un individu de type 2 par les formules :

$$\hat{K}_{12}(d) = \frac{n_2 \hat{K}_{12}^*(d) + n_1 \hat{K}_{21}^*(d)}{n_1 + n_2}$$

$$\text{où, } \hat{K}_{12}^*(d) = A \cdot \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} k_{ij} / n_1 n_2 \quad \text{et} \quad \hat{K}_{21}^*(d) = A \cdot \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} k_{ji} / n_1 n_2$$

avec, A , la surface du plateau en m^2 ,

n_1 , le nombre total d'individus du type 1,

n_2 , le nombre total d'individus du type 2,

k_{ij} (ou k_{ji}), prenant la valeur 1 si la distance entre i de type 1 et j de type 2 est $\leq d$, sinon 0.

$\lambda_2 K_{12}^*(d)$ correspond au nombre de voisins de type 2 attendu à une distance $\leq d$ d'un point de type 1 pris au hasard. En principe on a $K_{12}^*(d) = K_{21}^*(d) = K_{12}(d)$ (Diggle *ibid.*), mais ce n'est pas toujours vrai pour les estimations, à cause des effets de bordure discutés un peu plus loin. $K_{12}(d)$ prend la valeur πd^2 et, par analogie avec la méthode de Ripley, $L_{12}(d) = \sqrt{K_{12}(d) / \pi}$ la valeur de d , pour une distribution aléatoire.

De la même manière que précédemment, les résultats sont présentés sous la forme de graphes de $d - \hat{L}_{12}(d)$ en fonction de d , prenant la valeur 0 si les deux populations sont indépendantes. Une valeur positive indique un effet répulsif des populations et une valeur négative un effet attractif (fig. 3.5). Il n'est pas donné d'estimation des bornes de l'intervalle de confiance qui sont en principe tirées de simulations de Monte Carlo (voir plus loin).

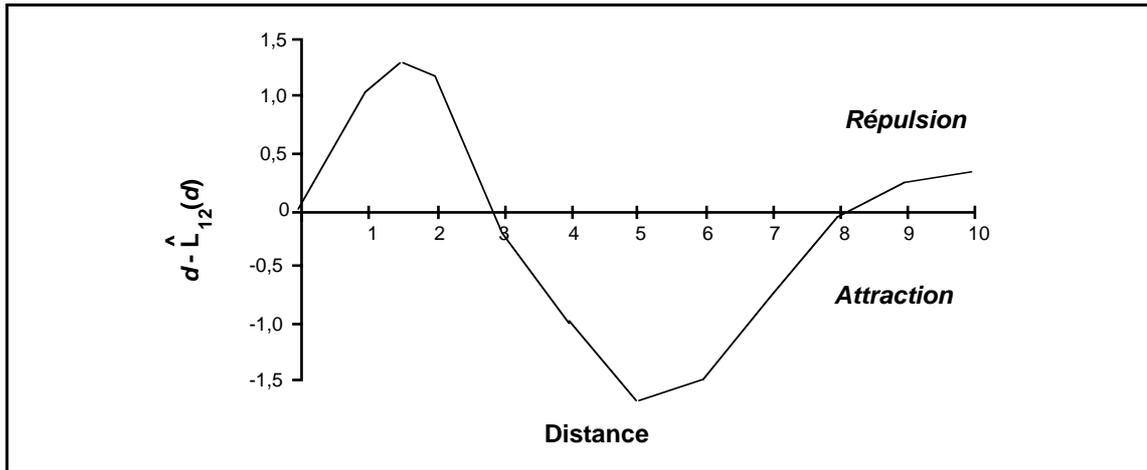


Figure 3.5. Représentation graphique de $d - \hat{L}_{12}(d)$ en fonction de d .

La méthode de Getis & Franklin (1987)

Elle se base, par analogie avec la méthode de Ripley, sur le calcul d'une statistique individuelle, estimée pour un individu i , par :

$$\hat{L}_i(d) = \frac{1}{N-1} \cdot \sqrt{A \cdot \sum_{j=1}^N k_{ij} / \pi}$$

avec, A , la surface du plateau en m^2 ,

N , le nombre total d'individus,

k_{ij} , prenant la valeur 1 si la distance entre i et j est $\leq d$, sinon 0.

On obtient une valeur $\hat{L}_i(d)$ pour chaque individu i à d donnée. Pour une distribution aléatoire stricte $L_i(d)$ prend la valeur de d et $d - L_i(d)$ la valeur 0. Les bornes de l'intervalle de confiance sont estimées par :

$$\pm 1,42 \cdot \sqrt{A} / (N-1), \text{ pour un risque d'erreur de } 5 \% \text{ et}$$

$$\pm 1,68 \cdot \sqrt{A} / (N-1), \text{ pour un risque d'erreur de } 1 \%.$$

La répartition est significativement régulière au-dessus de la limite supérieure et significativement agrégative au-dessous de la limite inférieure.

Des représentations cartographiques sont réalisables à partir de la position des individus en coordonnées $(x;y)$ sur le plateau et de l'interpolation des valeurs $\hat{L}_i(d)$, à d donnée. Le module Sysgraph du logiciel Systat 5.1 (Wilkinson 1989) permet le tracé de courbes d'iso-densité à partir d'une grille de points, en utilisant des pondérations exponentielles négatives

("Negative exponentially weighted smoothing", d'après la méthode de Mc Lain (1974)), l'influence des points sur la courbe diminuant de manière exponentielle avec la distance.

Correction des effets de bordure

Dans les programmes de calcul des analyses de voisinage de second ordre, une correction des effets de bordure est introduite lorsque les individus se trouvent à une distance de la (ou des) bordure(s) du plateau $< d$. Elle suppose que la distribution des individus à l'extérieur du plateau est la même qu'à l'intérieur (Getis & Franklin 1987). On prend alors, lorsque $d > e_1$ (la distance de i à l'une des bordures du plateau) :

$$k_{ij} = \{1 - \text{Arccos}(e_1 / d) / \pi\}^{-1}$$

et lorsque $d > e_1$ et e_2 (les distances de i aux deux bordures du plateau) :

$$k_{ij} = \{1 - [\text{Arccos}(e_1 / d) + \text{Arccos}(e_2 / d) + \pi / 2] / 2\pi\}^{-1}$$

L'analyse se limite en principe à $d = \sqrt{A/2}$ (Upton & Fingleton 1985). Mais les corrections n'étant effectuées que pour deux bordures au maximum, il paraît plus prudent de se limiter à d inférieure à la moitié de la largeur du plateau.

Une autre solution consisterait à introduire une zone tampon autour du plateau. On prend alors en compte en tant qu'individus les arbres situés dans le plateau et en tant que voisins les arbres situés dans le plateau et dans la zone tampon (Szwagrzyk 1990). La largeur de la zone tampon devient alors la distance maximum de l'analyse (Galiano 1982, Getis & Franklin *ibid.*). Cette solution n'a pas été retenue parce que réduisant de beaucoup la taille des plateaux.

Intervalle de confiance par la procédure de Monte Carlo

D'une manière générale, la procédure de Monte Carlo fournit un intervalle de confiance pour les statistiques dont la distribution n'est pas connue, comme c'est ici le cas pour les statistiques de voisinage de second ordre. La technique détaillée par Moeur (1993) d'après Besag & Diggle (1977), consiste à simuler S séries aléatoires de N couples de coordonnées $(x_i; y_i)$, N correspondant au nombre d'individus présents sur le plateau. Les statistiques $\hat{L}(d)$ (ou $\hat{L}_{12}(d)$) sont alors calculées pour chacune des séries de

coordonnées, puis ordonnées de manière croissante à chaque pas de distance. On considère alors que les $k^{\text{ième}}$ et $(S - k)^{\text{ième}}$ valeurs fournissent les seuils d'un test bilatéral au risque $2 \cdot k/S$. Il est recommandé de réaliser un minimum de 100 simulations pour définir l'enveloppe de confiance à 90 % d'une répartition aléatoire (Diggle 1983), dont les bornes seront les 5^{ième} et 95^{ième} valeurs. L'hypothèse d'une répartition aléatoire sera rejetée lorsque les valeurs observées sont à l'extérieur de cette enveloppe de confiance.

Hypothèses de stationnarité et d'isotropie

Ces hypothèses conditionnent l'emploi des méthodes d'analyse de voisinage de second ordre (Getis 1983). La stationnarité implique l'homogénéité de la région d'étude, les arbres pouvant se localiser sur toute la surface. Ainsi, la présence de cours d'eau constitue un non respect de l'homogénéité, les arbres ne pouvant s'installer à cet endroit. Les cours d'eau devront être, dans la mesure du possible, éliminés. L'isotropie est réalisée lorsqu'il n'existe pas de direction privilégiée dans les données, c'est-à-dire, dans notre cas, si l'on n'observe pas de variation significative de la densité dans une direction particulière. Cette hypothèse pourra être testée par la régression multiple du nombre d'individus par quadrats élémentaires sur les coordonnées (x;y) du centre des quadrats (Legendre & Fortin 1989).

3.3.1.6 - Profils verticaux et projections des couronnes

La structure verticale des placeaux est illustrée par des représentations schématiques de profils verticaux et de projections au sol des couronnes des arbres (annexe 7). Les profils sont réalisés à partir d'un programme en PASCAL adapté de Loffeier (1989). Le programme des projections de couronnes est dérivé du précédent. Le fichier de données comporte pour chaque individu, son diamètre, sa hauteur, la hauteur de la base de son feuillage, l'altitude de la base du tronc et les mesures des projections au sol de sa couronne dans les quatre directions cardinales. Les trames de remplissage des houppiers tiennent compte de l'espèce à laquelle appartient l'individu.

3.3.1.7 - Indice foliaire

Le LAI ("*Leaf Area Index*") est calculé à partir de mesures simultanées de l'intensité lumineuse reçue par deux capteurs, l'un placé sous forêt, l'autre

à découvert. Les mesures sont effectuées à l'aide d'appareils de type LI-COR LAI-2000 (LI-COR 1990). Ils se composent d'un capteur muni d'une lentille hémisphérique permettant la détection des radiations lumineuses selon cinq angles d'incidence (de 0 à 74°), relié à un boîtier enregistreur.

Deux séries de mesures ont été effectuées sur les placeaux selon un maillage systématique ; (1) tous les 10 m au niveau du sol ; (2) tous les 20 m à une hauteur de 10 m, c'est-à-dire au dessus de la plupart des espèces de sous-bois (fig. 3.6). Notons que chaque mesure est une moyenne d'au moins deux enregistrements.

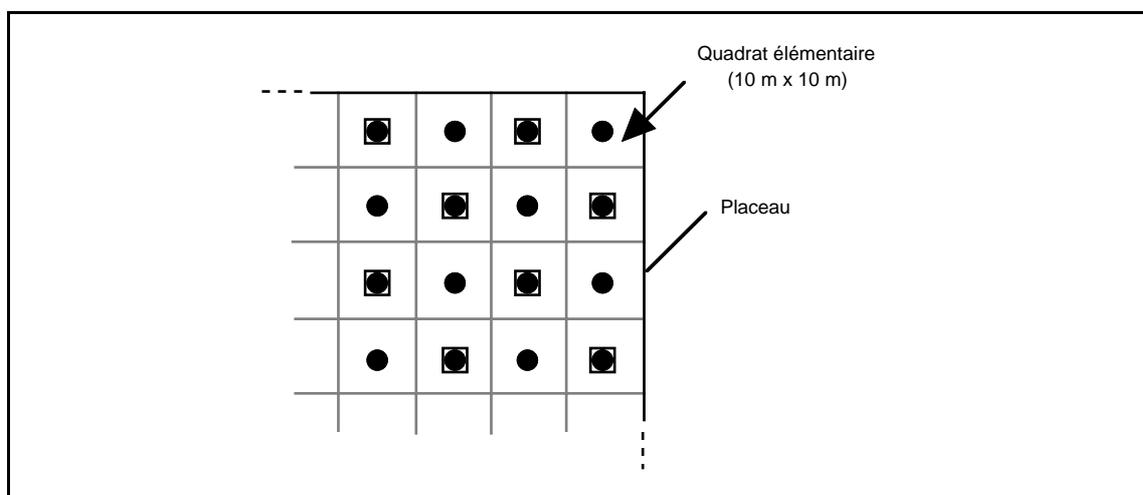


Figure 3.6. Grille d'échantillonnage des mesures d'intensité lumineuse. • Mesures effectuées au niveau du sol, ◼ mesures effectuées à 10 m de haut.

Un deuxième appareil est placé dans une clairière en culture située à environ 5 km à vol d'oiseau. Il est programmé pour réaliser, à chaque minute de la période de relevé, une prise de données à découvert. Un logiciel de communication met en relation les deux appareils et calcule, à partir des mesures effectuées au maximum à trente secondes d'intervalle, la part des radiations interceptées par le couvert. Les résultats sont traduits en LAI, exprimé en m² de feuillage par m² de sol. Signalons que les valeurs absolues du LAI ne sont qu'indicatives, le capteur témoin devant en principe être placé à découvert, au-dessus du point de mesure sous couvert, ce qui n'est évidemment pas possible dans le cas d'une forêt atteignant 50 m de haut. Les comparaisons des mesures entre elles n'en demeurent pas moins intéressantes, le biais introduit par la distance au point de référence étant systématique.

Les résultats sont présentés sous la forme de cartes (annexe 8) réalisées par la même méthode d'interpolation que celle présentée un peu plus haut pour les statistiques $\hat{L}_i(d)$ (cf. § 3.3.1.5).

3.3.2 - Analyse de la structure floristique

3.3.2.1 - Richesse et diversité floristiques

La richesse floristique est définie à partir des courbes aire-espèces. Pour l'échantillon systématique en bandes, deux types de courbe ont été réalisés en employant des techniques différentes : (1) à partir du cumul, dans le sens est-ouest puis dans le sens ouest-est, du nombre d'espèces supplémentaires apporté par chacune des bandes ; (2) à partir de plusieurs séries de tirages aléatoires des 312 quadrats élémentaires de 100 m². La première technique vise à tester l'homogénéité floristique de la parcelle en analysant l'évolution de la richesse spécifique dans deux directions opposées, alors que la seconde permet de donner une estimation de la richesse floristique moyenne de la parcelle sans privilégier de direction particulière.

Dans les deux cas, le meilleur ajustement de la courbe aire-espèces est obtenu avec une transformation semi-logarithmique, c'est-à-dire par une fonction du type :

$$S = a \cdot \text{Log}(A + 1) + b$$

avec, S , représentant le nombre d'espèces,

A , l'aire considérée en m².

Elle indique que l'augmentation du nombre d'espèces avec la surface devient très faible au bout de quelques hectares.

Pour les placeaux, les courbes aire-espèces sont réalisées uniquement à partir de tirages aléatoires des quadrats élémentaires de 100 m². Il existe théoriquement $n!$ combinaisons possibles (n représentant le nombre total de quadrats), mais la moyenne du nombre d'espèces cumulé à chaque tirage d'un quadrat élémentaire est, dans tous les cas, stabilisée dès le dixième tirage. Etant donné la faible surface totale des placeaux, le meilleur ajustement est fourni par une double transformation logarithmique :

$$\text{Ln}(S) = a \cdot \text{Ln}(A + 1) + \text{Ln}(c)$$

Avec ce type de courbe l'augmentation du nombre d'espèces avec la surface se stabilise beaucoup moins vite que précédemment, limitant le champ d'utilisation à de petites surfaces.

Les équations permettent d'estimer la richesse floristique de l'ensemble des échantillons (bandes et placeaux) pour une même surface de référence qui sera prise égale à 1 ha. Il est possible de donner un intervalle de confiance de ces estimations par le même calcul que celui utilisé pour les hauteurs de libération (cf. § 3.3.1.3).

Pour estimer la diversité floristique, deux indices ont été calculés. Le premier est l'indice D de Simpson (1949, in Scherrer 1984) calculé selon la formule :

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (n_i / N)^2$$

où, S , est le nombre d'espèces,
 n_i , le nombre d'individus de l'espèce i ,
 N , le nombre total d'individus.

L'indice D, compris entre 0 et 1, s'interprète comme la proportion de paires d'individus d'espèces différentes obtenues lors d'un tirage aléatoire.

Le deuxième indice est celui de Shannon (1948, in Scherrer *ibid.*) calculé par la formule :

$$H' = - \sum_{i=1}^S (n_i / N) \cdot \text{Log}_2(n_i / N)$$

avec S , n_i et N représentant les mêmes grandeurs que dans l'équation de Simpson.

On définit également : $H_{\max} = \text{Log}_2(S)$ et $E = H' / H_{\max}$

H_{\max} représente la valeur maximum que pourrait prendre la diversité, si toute les espèces étaient également représentées et E correspond à l'équitabilité (ou régularité).

3.3.2.2 - Indice de Valeur d'Importance

Il s'agit d'un indice dérivé de l'"*Importance Value Index*" de Curtis & Mc Intosh (1950), mais ne prenant en compte que la densité relative (Dr) et la surface terrière relative (Gr) des espèces. On a :

$$IVIr = Dr + Gr$$

où,
$$Dr = \frac{n_i}{N} \cdot 100 \quad \text{et} \quad Gr = \frac{g_i}{G} \cdot 100$$

avec, n_i , le nombre d'individus de l'espèce i ,

N , le nombre total d'individus sur le plateau,

g_i , la surface terrière due à l'espèce i ,

G , la surface terrière totale du plateau.

Cet indice permet de classer les espèces par ordre d'importance, la somme des IVIr d'un plateau étant de 200.

4 - CARACTERISTIQUES DU PEUPLEMENT

Les résultats présentés dans ce chapitre sont pour l'essentiel repris de Pascal & Pélissier (1995). Ils constituent une approche globale de l'analyse des structures de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala, réalisée à partir des données recueillies à la date du premier relevé (avril 1990), sur l'échantillon systématique de 3,12 ha en cinq bandes.

Des données complémentaires étaient parfois la discussion. Elles proviennent du bilan dynamique réalisé par Laborde *et al.* (*en préparation*) à partir de quatre années de suivi du dispositif, ou bien d'une zone non exploitée, parcelle "*témoin*" de Loffeier (1989).

4.1 - Densité et surface terrière

La densité moyenne de la forêt est de 635 individus par ha (écart-type = 285,5) pour une surface terrière moyenne de 39,70 m²·ha⁻¹ (écart-type = 34,7). La figure 4.1 montre que la moyenne et la dispersion autour de la moyenne se stabilisent assez tôt au voisinage de ces valeurs (à partir de 1,5 ha pour la densité et 1,0 ha pour la surface terrière), qui sont donc de bonnes estimations pour notre échantillon.

La distribution des effectifs par classes de diamètre, a l'allure d'une courbe en "L", classique pour ce type de forêt (fig. 4.2).

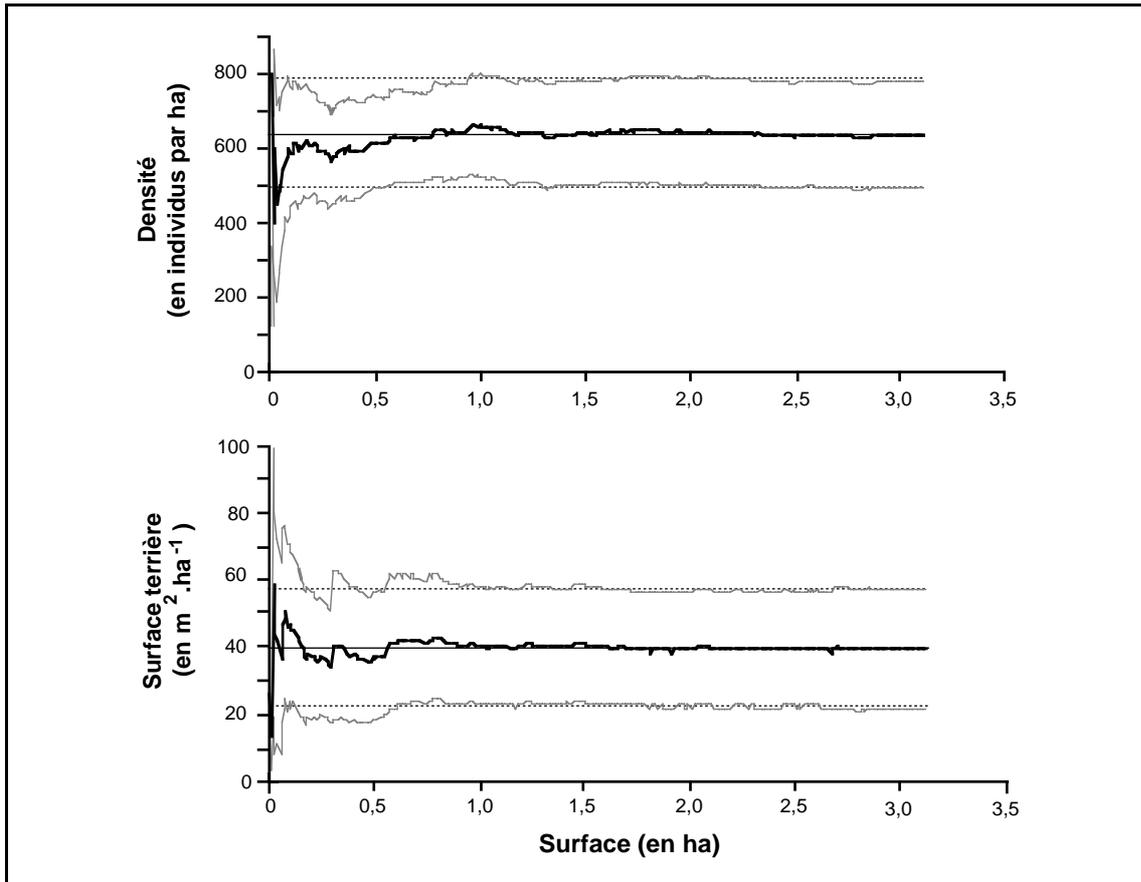


Figure 4.1. Moyennes (—) et écart-types (.....) des densités et surfaces terrières calculés à chaque pas de l'agrégation successive de 312 quadrats de 100 m² tirés au hasard.

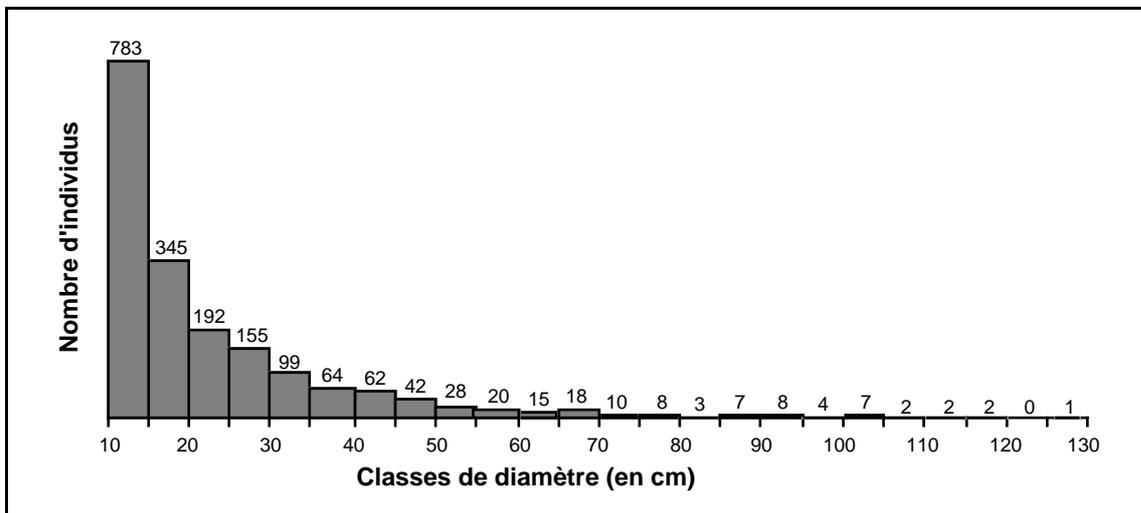


Figure 4.2. Distribution des effectifs par classes de diamètre.

4.2 - Composition et richesse floristiques

La forêt d'Uppangala appartient au type des forêts denses humides sempervirentes de plaine et de basse altitude à *Dipterocarpus indicus*-

Kingiodendron pinnatum-Humboldtia brunonis (Pascal et al. 1982a, Pascal 1984).

Sur les cinq bandes de l'échantillon systématique, on dénombre 91 espèces réparties en 31 familles, alors qu'une douzaine d'autres espèces observées dans la forêt, ne se trouvent pas dans l'échantillon (une liste complète est donnée en annexe 2). En nombre d'espèces, les familles les mieux représentées sont les Euphorbiaceae (20 espèces), les Anacardiaceae (7), les Lauraceae, Ebenaceae et Méliaceae (6), les Annonaceae, Clusiaceae et Dipterocarpaceae (5). Les Dipterocarpaceae à elles seules, constituent 20,1 % du nombre total d'individus, suivies des Myristicaceae (19,4 %) représentées par 3 espèces et des Fabaceae (15,9 %) représentées par 2 espèces. La moitié des espèces (40 sur 91) sont endémiques des Ghâts occidentaux (cf. annexe 2) ce qui représente près de 80 % des individus.

Des régressions aire-espèces ont été réalisées : (1) à partir de l'échantillon discontinu en bandes, dans le sens est-ouest (A vers E) et dans le sens ouest-est (E vers A) ; (2) à partir de dix séries de tirages aléatoires des 312 quadrats de 100 m² (fig. 4.3).

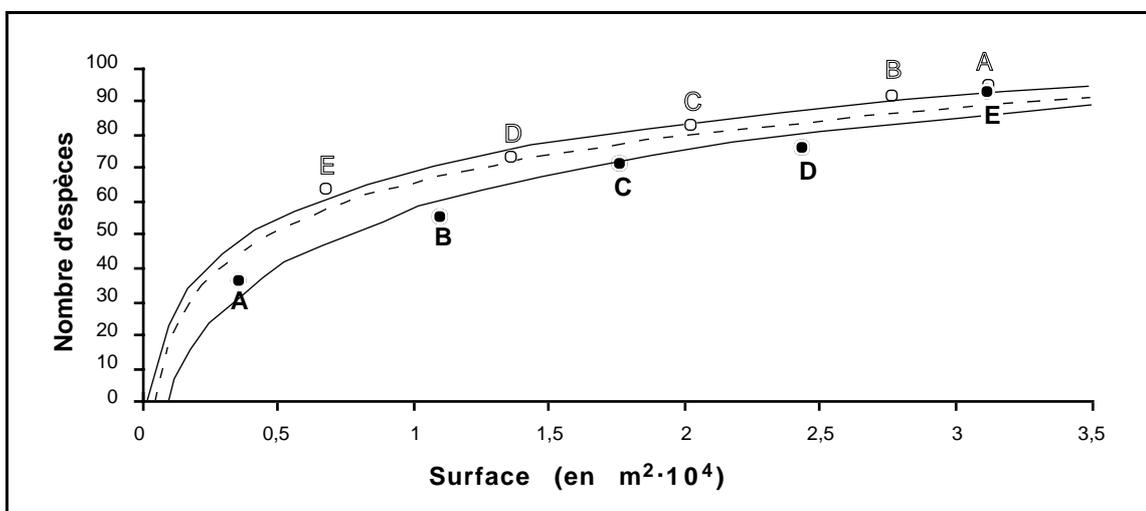


Figure 4.3. Courbes aire-espèces. (●) A vers E : $S = 56,8 \cdot \text{Log}(A + 1) - 169,4$ ($r^2 = 0,94$). (○) E vers A : $S = 46,5 \cdot \text{Log}(A + 1) - 116,6$ ($r^2 = 0,98$). (—) Moyenne pour 10 séries de tirages aléatoires des 312 quadrats de 100 m² : $S = 46,8 \cdot \text{Log}(A + 1) - 121,9$ ($r^2 = 0,97$). S représente le nombre d'espèces et A la surface en m². (Les résultats détaillés des régressions sont présentés en annexe 3a).

La courbe aire-espèces se stabilise plus tôt dans le sens E vers A que dans le sens A vers E, ce qui pourrait être le signe d'une évolution floristique

est-ouest à l'échelle du massif forestier (diversité β), la bande E comportant 63 espèces dont 17 que l'on ne rencontre pas sur les autres bandes.

La régression réalisée à partir des tirages aléatoires permet d'estimer la richesse spécifique moyenne pour les 28 ha avec un intervalle de confiance à 95 %, à 133 (± 1) espèces. Cette valeur est probablement surestimée puisqu'au total 103 espèces d'arbres seulement, ont été répertoriées dans cette forêt. Quoiqu'il en soit, la richesse floristique d'Uppangala reste faible par rapport aux autres forêts denses humides sempervirentes asiatiques ; pour la même limite inférieure de diamètre, Nicholson (1965) dénombre 198 espèces sur 1,81 ha à Sepilok (Sabah), Proctor *et al.* (1983) 214 espèces sur 1 ha à Mulu (Sarawak), Manokaran & Kochummen (1987) 244 espèces sur 2 ha à Pasoh (Malaisie).

4.3 - Diversité floristique

L'indice de diversité D de Simpson s'élève à 0,92, signifiant que 92 paires sur 100 tirées au hasard sont composées d'individus d'espèces différentes et 8 formées d'individus de la même espèce. L'indice H' de Shannon est de 4,56 pour une diversité maximale (H_{\max}) de 6,54 et une équitabilité (E) de 0,70.

La structure floristique est analysée à l'aide de l'indice IVlr = densité relative + surface terrière relative. L'IVlr décroît rapidement (fig. 4.4) ; on obtient des valeurs < 25 dès la deuxième espèce, < 15 à la cinquième et < 5 au delà de la dixième.

Les familles les mieux représentées en nombre d'individus sont aussi dominantes en IVlr ; ce sont les Dipterocarpaceae (IVlr = 63,3), Myristicaceae (35,9) et Fabaceae (23,2). Les espèces dominantes sont *Vateria indica* (IVlr = 46,0), *Myristica dactyloïdes* (24,6), *Humboldtia brunonis* (17,6) et *Dipterocarpus indicus* (15,0). Les trois premières représentent près de 45,0 % des effectifs ; respectivement 16,7 %, 13,2 % et 14,9 %. *Vateria indica* réalise une très forte proportion de la surface terrière (29,3 %) suivi de *Dipterocarpus indicus* (12,1 %) et *Myristica dactyloïdes* (11,4 %), soit au total pour ces trois espèces, plus de la moitié de la surface terrière de l'échantillon. Les espèces peu fréquentes ou rares (au plus 2 individus par ha, *i.e.* $Dr \leq 0,3$) sont au nombre de 56, ce qui représente près des deux tiers des espèces recensées.

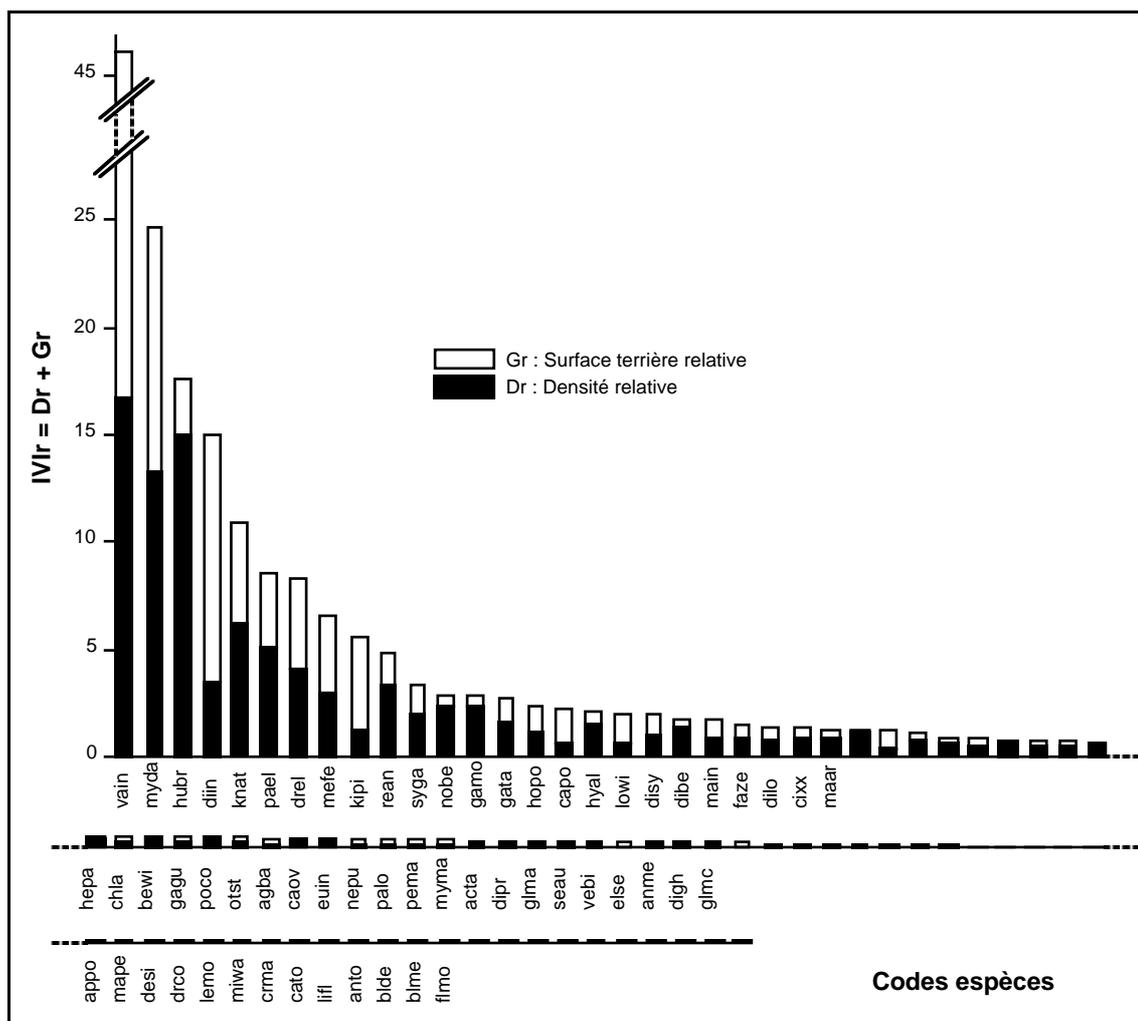


Figure 4.4. Indices de Valeurs d'Importance (IVIr = Densité relative + Surface terrière relative) pour les 91 espèces de l'échantillon systématique. (Les valeurs des IVIr et la correspondance des codes des espèces sont donnés en annexe 2).

4.4 - Structure diamétrique des populations

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) est réalisée sur la distribution en classes de diamètre des 35 espèces représentées par plus de 2 individus à l'hectare. Les axes 1 et 2 absorbent 52,0 % de l'inertie totale du nuage de points.

Le plan factoriel formé par les deux premiers axes (fig. 4.5) montre que les espèces se répartissent le long d'un arc (effet Guttman) en fonction de la taille moyenne de leurs représentants. Mais l'axe 1 représentant l'importance relative des petites classes et l'axe 2 l'importance des classes moyennes par rapport aux extrêmes, quatre groupes caractéristiques peuvent être distingués selon la forme générale de la distribution des diamètres, chacune des espèces principales de la forêt appartenant à l'un d'entre eux :

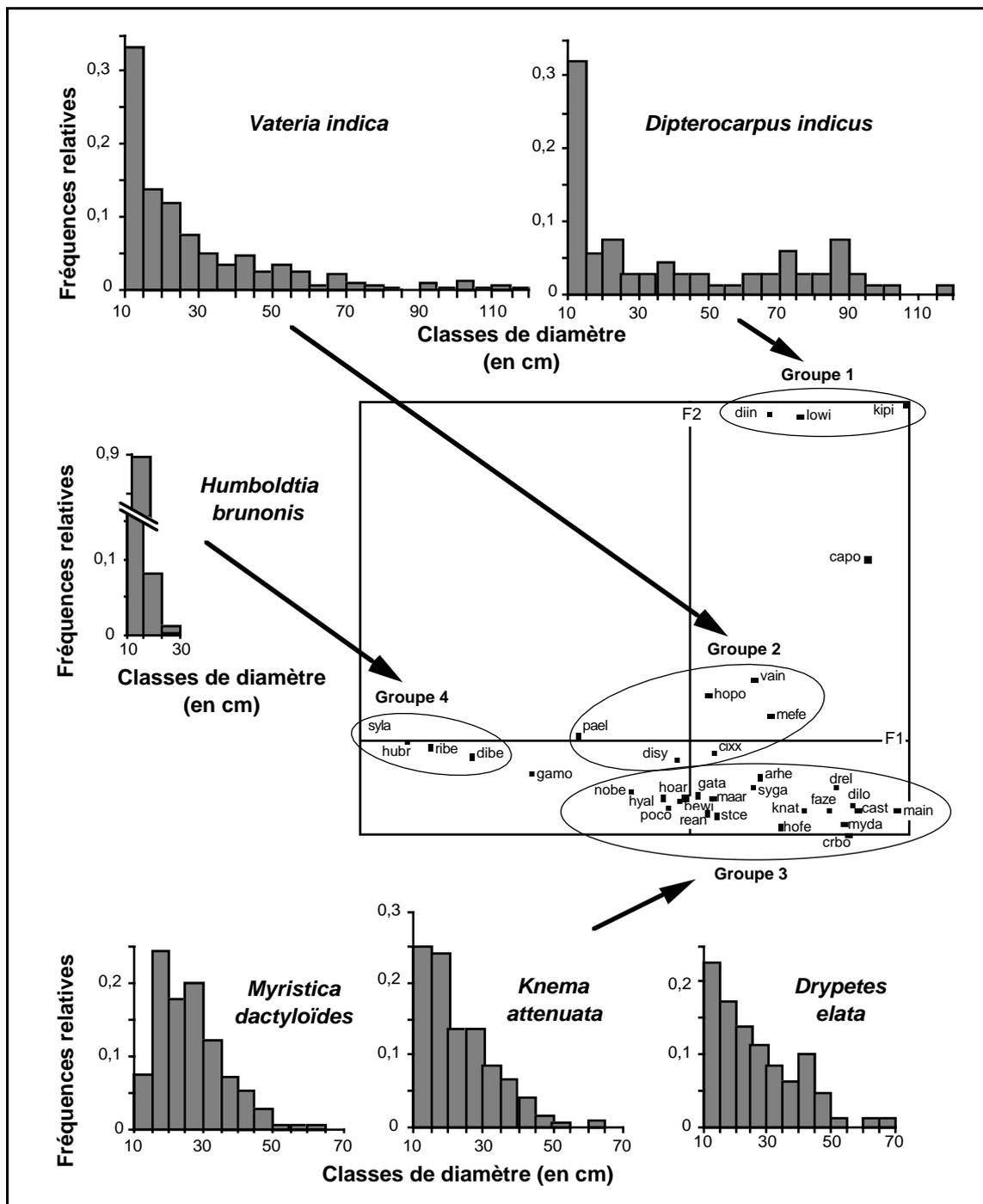


Figure 4.5. Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures diamétriques et distribution en classes de diamètre des espèces caractéristiques des groupes identifiés. (Les correspondances des codes espèces sont données en annexe 2).

Groupe 1 : les espèces *Dipterocarpus indicus*, *Lophopetalum wightianum* et *Kingiodendron pinnatum* appartiennent à ce groupe, auquel on pourrait rattacher *Calophyllum polyanthum*. Leur distribution diamétrique reste, après une forte décroissance dans les premières classes, relativement aplatie. D'un point de vue dynamique, ces populations pourraient subir une très forte mortalité des jeunes individus, dont les survivants auraient de bonnes chances de devenir de gros arbres.

Groupe 2 : l'espèce caractéristique de ce groupe est *Vateria indica*, à laquelle on peut, entre autres, associer *Hopea ponga*, la troisième Dipterocarpaceae, *Mesua ferrea*, *Cinnamomum sp.*, *Diospyros sylvatica* et *Palaquium ellipticum*. Ce sont des espèces à distribution assez faiblement et régulièrement décroissante, capables d'atteindre de gros diamètres. Ce type de courbe qui s'ajusterait assez bien à une exponentielle décroissante, suggère des taux de mortalité et de recrutement à peu près constants dans toutes les classes (Rollet 1969).

Groupe 3 : bien qu'il soit assez hétérogène, on peut considérer que les deux Myristicaceae les plus communes, *Myristica dactyloïdes* et *Knema attenuata*, en sont les espèces caractéristiques avec l'Euphorbiaceae *Drypetes elata*. *Garcinia morella* devrait également avoir sa place dans ce groupe. Il s'agit d'un ensemble d'espèces bien représentées dans les classes moyennes et n'atteignant pas de très gros diamètres. *Myristica dactyloïdes* présente toutefois une structure diamétrique irrégulière, notamment marquée par un fort déficit de la première classe, qui semblerait lié à une perturbation anthropique ancienne (Houllier *comm. pers.*) ; les fruits de *Myristica*, dont l'arille est traditionnellement utilisée comme produit de base dans la fabrication de teintures, auraient pu faire l'objet de collectes importantes avant la mise en réserve de la parcelle. Les autres espèces de ce groupe présentent, en effet, des structures diamétriques beaucoup plus régulièrement décroissantes dans les premières classes (*cf.* fig. 4.5).

Groupe 4 : les meilleurs représentants en sont *Humboldtia brunonis*, *Syzygium laetum*, *Rinorea bengalensis* et *Dimorphocalyx beddomei*. Ce sont des espèces limitées aux petits diamètres, dont les effectifs par classe sont très rapidement décroissants.

4.5 - Place des espèces dans la structure verticale

Une autre caractéristique importante concerne la place qu'occupent les espèces dans la structure verticale de la forêt. Elle est approchée par la fonction qui lie le diamètre à la hauteur pour les quatre espèces principales, les mesures de hauteur n'ayant pas été effectuées pour les autres espèces de l'échantillon systématique (tab. 4.1).

Tableau 4.1. Coefficients des régressions linéaires effectuées sur les logarithmes népériens de la hauteur et du diamètre des quatre espèces principales selon la formule $\ln(h - 1,3) = a \cdot \ln(d) + \ln(c)$ où, h est la hauteur (en m) et d le diamètre (en cm). d_g et h_g correspondent au diamètre et à la hauteur de l'adulte de surface terrière moyenne, h_{lib} à la hauteur de libération. Les hauteurs sont estimées à partir des équations de régression avec un intervalle de confiance à 95 %. (Les résultats détaillés des régressions sont présentés en annexe 4a).

Espèces	a	c	r^2	h_{lib} (en m)	d_g (en cm)	h_g (en m)
<i>Dipterocarpus indicus</i>	0,591	2,956	0,88	15,5 [14,9-16,2]	63,0	35,5 [33,6-37,7]
<i>Vateria indica</i>	0,530	3,222	0,82	13,4 [11,9-15,1]	40,0	24,0 [22,8-25,1]
<i>Myristica dactyloïdes</i>	0,418	3,777	0,51	11,1 [10,4-11,8]	25,2	15,9 [15,4-16,5]
<i>Humboldtia brunonis</i>	0,528	2,223	0,17	6,7 [6,0-7,4]	12,0	9,5 [9,3-9,7]

La qualité des ajustements se révèle assez médiocre pour les espèces de petite taille qui se trouvent ici amputées d'une bonne partie de leurs représentants du fait du diamètre minimum de l'inventaire (30 cm gbh). Derouet (*non publié*) a en effet montré, que pour les espèces de sous-bois, l'ajustement peut être nettement amélioré en abaissant la limite diamétrique.

Ces régressions confirment cependant, que les quatre espèces caractéristiques des quatre types de distributions diamétriques, occupent chacune une strate différente dans la structure verticale de la forêt. L'intersection de la courbe de régression et de la droite $h = 100 \cdot d$ détermine le point de libération (fig. 4.6). Les niveaux moyens d'installation de ces espèces correspondent assez bien aux ensembles structuraux définis par Pascal (1984) dans sa caractérisation du type forestier ; les émergents au-dessus de 39 m, l'ensemble structural I (ES I) entre 25 et 39 m, l'ES II entre 15 et 25 m et l'ES III < 15 m. Les données issues d'autres placeaux du dispositif ou des travaux de Pascal (*ibid.*) et Loffeier (1989), permettent d'élargir la corrélation entre l'appartenance des espèces à un groupe de structure diamétrique et leurs places dans la structure verticale du

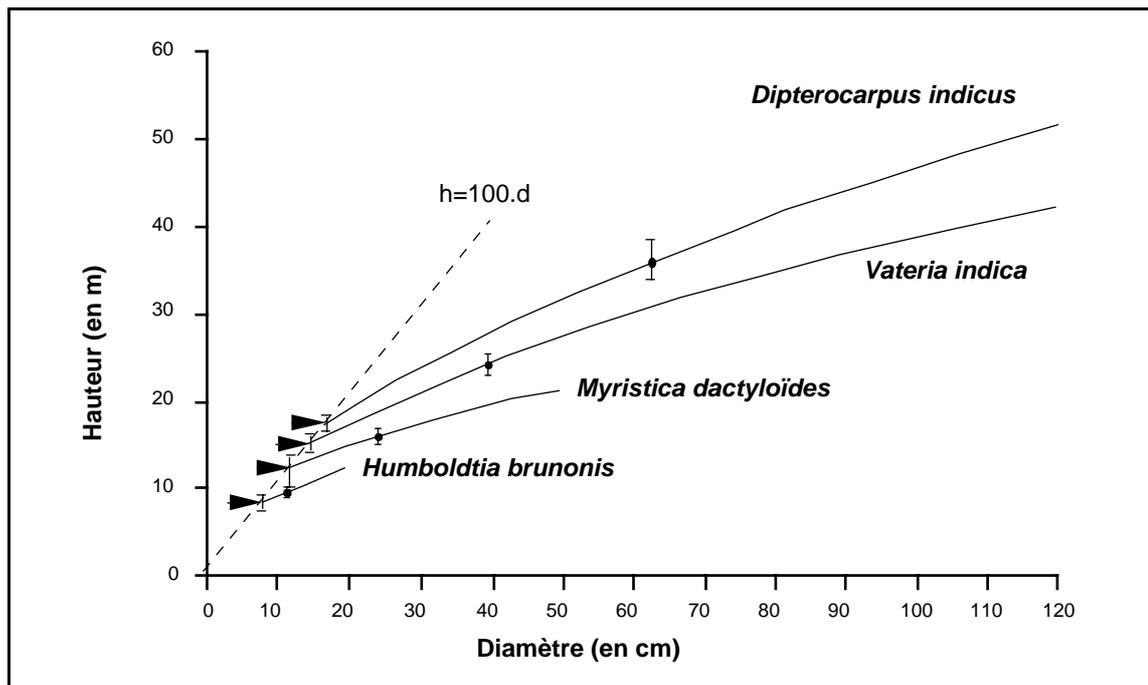


Figure 4.6. Courbes des régressions hauteur-diamètre des quatre espèces principales. \blacktriangle Point de libération, $\bar{\square}$ adulte moyen et intervalles de confiance à 95 % des hauteurs estimées.

peuplement (cf. annexe 2) ; le groupe 1 correspond alors aux émergents, le groupe 2 aux espèces de la canopée (ES I), le groupe 3 aux espèces des strates intermédiaires (ES II) et le groupe 4 aux espèces de sous-bois (ES III).

On montre, par une analyse de variance sur l'accroissement annuel moyen en diamètre (ANOVA à 1 facteur), qu'il existe également des différences très significatives entre les quatre espèces principales du point de vue de leur dynamique de croissance ($F_{946}^3 = 96,78$; $p < 0,0001$). *Vateria indica* présente un accroissement annuel moyen nettement supérieur à celui des autres espèces et notamment à celui de *Dipterocarpus indicus* (tab. 4.2). Ces deux espèces atteignant de très gros diamètres, on peut alors présumer une plus grande longévité de *Dipterocarpus indicus* qui, à diamètre égal, a toutes les chances d'être beaucoup plus âgé que *Vateria indica*. Loffeier (*ibid.*) estime d'ailleurs, à l'aide du modèle de croissance de Gompertz, que *Vateria indica* atteint un diamètre de 60 cm aux alentours de 120 ans contre 200 ans pour *Dipterocarpus indicus*.

L'extension de l'analyse à l'ensemble des espèces des groupes définis précédemment n'est, par contre, pas valable ; s'il existe un effet groupe significatif ($F_{32}^3 = 4,69$; $p = 0,009$), seul l'accroissement moyen des espèces de

Tableau 4.2. Comparaison de l'accroissement annuel moyen sur le diamètre : (1) des quatre espèces principales ; (2) de l'ensemble des espèces des groupes de l'AFC sur les structures diamétriques (** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

Accroissements annuels moyens sur le diamètre (en mm.an ⁻¹)		Différences des moyennes			
<i>Dipterocarpus indicus</i> (diin)	1,74		vain	myda	hubr
<i>Vateria indica</i> (vain)	2,77	diin	-1,02 ***	0,10	1,19 ***
<i>Myristica dactyloides</i> (myda)	1,64	vain		1,12 ***	2,21 ***
<i>Humboldtia brunonis</i> (hubr)	0,55	myda			1,09 ***
Groupe 1	2,10		Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4
Groupe 2	2,41	Groupe 1	0,32	0,65	1,68 **
Groupe 3	1,85	Groupe 2		0,33	1,37 **
Groupe 4	0,63	Groupe 3			1,03 **

sous-bois (groupe 1) est significativement inférieur à celui des autres groupes (tab. 4.2), mais les arbres concernés (≥ 30 cm gbh) ne sont dans ce cas que les plus gros individus qui n'ont pas forcément les accroissements les plus forts.

Il est donc clair que les groupes identifiés ont assez peu de signification du point de vue du comportement des espèces et ne correspondent certainement pas à ce que Favrichon (1994) définit comme des groupes fonctionnels, dans lesquels interviennent d'ailleurs beaucoup d'autres éléments (tempérament des espèces, taille des graines, etc.). *Kingiodendron pinnatum* et *Lophopetalum wightianum* ont, par exemple, des accroissements moyens (respectivement 2,47 et 3,65 mm·an⁻¹) nettement supérieurs à *Dipterocarpus indicus*, bien que ces trois espèces appartiennent aux émergents. De la même façon, *Vateria indica* et *Mesua ferrea* appartiennent aux espèces de la canopée et ont de fort accroissements moyens (respectivement 2,77 et 2,58 mm·an⁻¹), alors que la seconde pourrait avoir un tempérament de demi-lumière plus marqué. Signalons enfin, que les espèces pionnières, dont il n'a pas été question jusqu'ici parce que très peu représentées à Uppangala, ont des accroissements diamétriques largement supérieurs à ceux des autres espèces (> 1 cm·an⁻¹ pour *Macaranga peltata*, *Mallotus tetracoccus* et *Croton malabaricus*).

4.6 - Variabilité spatiale des structures

La variabilité des densités et surfaces terrières moyennes des quadrats élémentaires (10 x 10 m) est très élevée (tab. 4.3), mais il n'a pas pu être établi de corrélation entre ces paramètres et la pente des quadrats malgré une topographie accidentée.

Tableau 4.3. Variabilité de la densité et de la surface terrière moyennes des quadrats élémentaires (10 x 10 m). Coefficient de variation (C.V.) = $100 \cdot \text{Ecart-type} / \text{Moyenne}$.

Bandes	Densité			Surface terrière		
	Moyenne (individus par hectare)	Ecart-type	C.V. (%)	Moyenne (m ² . ha ⁻¹)	Ecart-type	C.V. (%)
A	525	301,3	57,4	42,6	40,7	95,5
B	628	261,2	41,6	39,1	30,3	77,5
C	600	350,5	58,4	35,0	37,5	107,1
D	720	309,8	43,0	44,7	30,5	68,2
E	648	270,4	41,7	39,4	37,3	94,7
Total	635	285,5	44,9	39,7	34,7	86,7

Il semblerait pourtant que certaines situations topographiques favorisent la présence de gros individus. La parcelle "*témoin*" de Loffeier (1989), qui couvre pour l'essentiel une position élevée d'interfluve en faible pente, présente une très forte surface terrière (51,8 m²·ha⁻¹) pour une densité de 692 individus par ha, à peine supérieure à celle de notre échantillon.

La variabilité de la structure floristique est étudiée par une analyse factorielle des correspondances (AFC), réalisée sur les IVIr des espèces par quadrats de 20 x 20 m (20 m correspondant à la largeur des bandes). Dans un premier temps, l'analyse porte sur 35 espèces plus un groupe d'espèces peu fréquentes ou rares ($Dr \leq 0,3$) et 76 quadrats de 400 m². Le premier axe n'absorbe que 9,2 % de l'inertie totale du nuage de points et les valeurs propres ne diminuent que très progressivement (0,20; 0,19; 0,15 et 0,13 pour les quatre premiers axes). Ceci suggère qu'il n'existe pas de partition nette de la dominance, mais que beaucoup d'espèces peuvent localement dominer le peuplement, rendant l'analyse difficile à interpréter.

Dans un deuxième temps, les variables les plus périphériques du premier plan factoriel ont été supprimées, ce qui revient à retirer de l'analyse les espèces que l'on ne trouve que dans un petit nombre de quadrats. Pour 25

espèces et 76 quadrats, l'inertie absorbée par les premiers axes est encore assez faible (respectivement 11,5 % et 9,3 % pour les axes 1 et 2), mais une interprétation du plan factoriel F1-F2 devient possible ; *Dipterocarpus indicus* contribue pour 70,3 % à la formation de l'axe 1 et *Vateria indica* pour 43,5 % à celle de l'axe 2. Ces deux espèces s'opposent à un ensemble d'espèces qui n'atteignent pas de gros diamètres (*Humboldtia brunonis*, *Myristica dactyloïdes*, *Reinwardtiadendron anaimalaiense* et *Drypetes elata*). S'il reste difficile d'identifier des groupes distincts à partir du plan factoriel formé par les axes 1 et 2 (fig. 4.7a), la projection des valeurs des IVlr des principales espèces sur ce même plan (fig. 4.7b), permet pourtant de distinguer trois secteurs :

Secteur 1 : qui regroupe les quadrats dominés par les deux Dipterocarpaceae, *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*, où l'importance des espèces de petite taille se trouve de fait diminuée,

Secteur 2 : où *Vateria indica* est dominant, en association avec *Myristica dactyloïdes* et/ou *Humboldtia brunonis*,

Secteur 3 : correspondant aux quadrats plutôt dominés par des espèces de petite taille, où l'importance des deux Dipterocarpaceae est faible.

Ces variations de la structure floristique ne sont pas liées à une répartition géographique des espèces dans la forêt (cf. carte des coordonnées factorielles des quadrats sur les axes 1 et 2 en annexe 5), mais à une hétérogénéité de la dominance des principales populations à l'échelle des quadrats. *Vateria indica* est largement distribué (seul 5 % des quadrats ne contiennent pas cette espèce) et domine dans de nombreux cas, alors que *Dipterocarpus indicus*, plus rarement dominant, est absent de 47 % des quadrats. Les espèces de petite taille deviennent naturellement majoritaires lorsque les autres espèces sont absentes (rappelons que l'IVlr est un indice relatif).

4.7 - Conclusion : caractéristiques générales de la forêt

Uppangala est une forêt naturelle sans perturbation majeure où les espèces pionnières ne représentent que 1,1 % du nombre total d'individus. Elle se caractérise par une forte densité et une forte surface terrière moyennes qui la placent au niveau des forêts asiatiques et au-dessus des forêts d'Afrique et de d'Amérique (tab. 4.4).

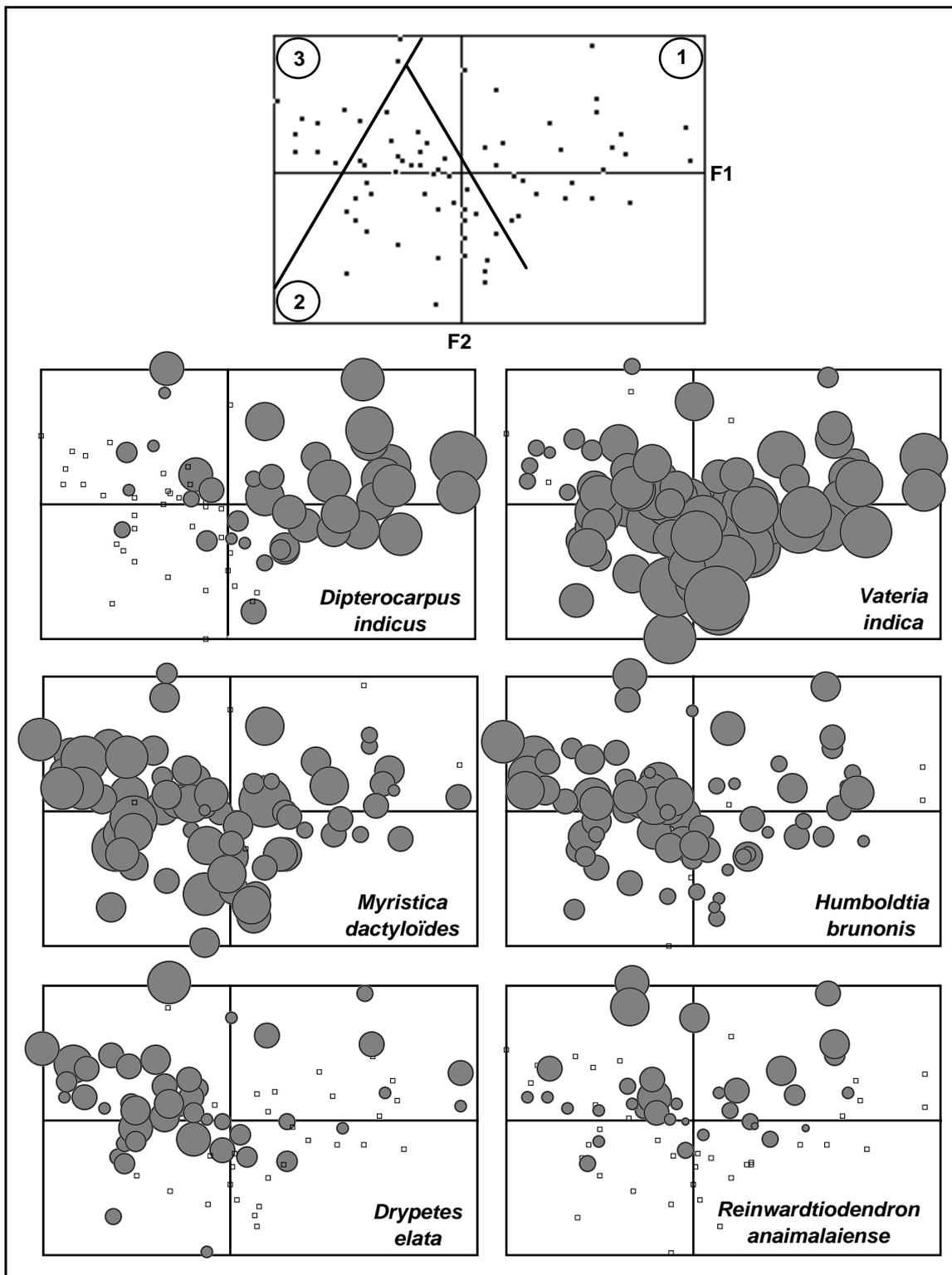


Figure 4.7. Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures floristiques. En haut, projection des quadrats et secteurs identifiés. En bas, projections des IVIr des principales espèces sur chacun des quadrats (la taille des cercles est proportionnelle à la valeur de IVIr, les carrés blancs indiquent des valeurs nulles).

Tableau 4.4. Paramètres structuraux moyens et richesses spécifiques de quelques forêts tropicales naturelles.

Localisation	Circonférence minimum (cm)	Surface échantillon (ha)	Densité (individus par ha)	Surface terrière (m ² . ha ⁻¹)	Richesse spécifique (Nb espèces)	Source
Uppangala (Inde)	30	3,12	625	39,7	91	
Sepilok (Sabah)	30,5	1,81	660	42,1	198	(1)
Danum Valley (Sabah)	30	8	470	26,6	336	(2)
Mulu (Sarawak)	31,4	1	739	57,0	214	(3)
Sungei Menyala (Malaisie)	31,4	2	493	32,4	244	(4)
Pasoh (Malaisie)	31,4	50	530	25,2	210*	(5, 6)
El Verde (Puerto Rico)	31,4	0,70	593	35,7	-	(7)
La Selva (Costa Rica)	31,4	12,4	446	27,8	269	(8)
Central Amazon (Brésil)	31,4	5	625	-	-	(9)
ECEREX (Guyane)	31,4	1,78	609	34,8	130*	(10, 11)
Paracou (Guyane)	31,4	27	618	31,0	-	(12)
Makokou (Gabon)	31,4	0,40	450	34,8	67	(13)
Omo (Nigeria)	31,4	4,05	562	29,6	50	(14)
Kade (Ghana)	31,4	2	552	30,8	120	(15)

* moyenne pour 1 ha.

Références: (1) Nicholson 1965, (2) Newbery *et al.* 1992, (3) Proctor *et al.* 1983, (4) Manokaran & Kochummen 1987, (5) Kochummen *et al.* 1990, (6) Manokaran & La Frankie 1990, (7) Crow 1980, (8) Lieberman & Lieberman 1987, (9) Rankin-de-Merona *et al.* 1990, (10) Pélissier & Riéra 1993, (11) Sabatier & Prévost 1990, (12) Durrieu de Madron 1993, (13) Hladik 1982, (14) Okali & Ola-Adams 1987, (15) Swaine *et al.* 1987.

La richesse spécifique n'est pas très élevée (tab. 4.4), mais la diversité reste forte à cause de quelques espèces très abondantes et d'un grand nombre d'espèces peu fréquentes ou rares. Les endémiques représentent 48 % des espèces. Legris & Meher-Homji (1968) considèrent les séries sempervirentes et semi-sempervirentes de la côte de Malabar (côte sud-ouest de l'Inde) comme l'une des deux zones de concentration en Inde, de l'élément floristique Indo-Malais (comprenant les espèces communes aux péninsules indienne et malaise). Dominée par la famille des Dipterocarpaceae, la forêt d'Uppangala, et les forêts denses humides sempervirentes de l'Inde du sud en général, se rapprochent donc des formations de plaine du sud-est asiatique dont elles représentent le terme le plus occidental.

Une des caractéristiques principales des forêts des Ghâts est la très forte dominance d'un petit nombre d'espèces (Pascal 1984). A Uppangala, les quatre espèces principales (*Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloïdes* et *Humboldtia brunonis*) représentent à elles seules plus de 48 % des individus et 55 % de la surface terrière. Ces espèces, chacune d'elles présentant une structure diamétrique particulière et occupant un niveau différent dans l'organisation verticale du peuplement, constituent l'ossature de la forêt et en déterminent largement la structure. Par cette caractéristique, Uppangala se singularise de la plupart des autres forêts denses humides et présente ainsi l'avantage non négligeable dans les essais de modélisation du fonctionnement, de pouvoir, en première approximation, être simplifiée aux quatre espèces dominantes (*cf.* modèle de dynamique spatiale de Pascal *et al.* (1995a) et simulation de l'évolution du peuplement basé sur les modèles architecturaux (Durand *en préparation*)).

Il convient cependant de souligner, que les caractéristiques dégagées ici, correspondent à ce que l'on pourrait qualifier de structure moyenne de la forêt, dont rend compte un système d'échantillonnage systématique. Il a été montré, en effet, qu'il existe au sein de la forêt, une assez forte variabilité. Elle s'exprime aussi bien au niveau des paramètres de la structure spatiale (densité et surface terrière) qu'au niveau de la structure floristique, sans qu'il puisse être établi, contrairement à ce que l'on observe dans d'autres régions, comme en Guyane (Lescure & Boulet 1985), au Nigeria (Ola-Adams & Hall 1987) ou à Bornéo (Ashton & Hall 1992), de corrélations directes avec la topographie ou le type de sol (Loffeier 1989). Notre hypothèse de travail conduit justement à s'intéresser à cette variabilité structurale, non plus considérée comme l'expression de conditions stationnelles particulières, mais plutôt en tant que révélatrice d'une variabilité de fonctionnement.

Il s'avère cependant que le type d'échantillonnage choisi pour décrire les caractéristiques générales de la forêt, se prête assez mal à ce type d'analyse. Par contre, un échantillonnage *a priori* de situations visiblement différentes sur le terrain, devrait aider à la mise en évidence de certaines formes de variations et en permettre l'analyse. C'est ce que se proposent d'étudier les chapitres qui vont suivre.

5 - TYPOLOGIE DES STRUCTURES

Dans ce chapitre sont analysées et comparées les structures de cinq placeaux, choisis pour représenter des situations caractéristiques des principaux types d'organisation du peuplement rencontrés à Uppangala. Les méthodes d'analyse ayant été exposées préalablement (*cf.* § 3.3), la discussion se base directement sur les résultats, éventuellement complétés d'illustrations renvoyées en annexes ; cartographies des placeaux (annexe 6), profils structuraux et plans des projections au sol des houppiers (annexe 7), cartes de répartition de l'indice foliaire (annexe 8).

5.1 - Choix des situations

Un choix tout à fait subjectif, basé essentiellement sur la physionomie du peuplement, a conduit à la délimitation de cinq placeaux de surface variable de 2 400 à 4 000 m² au sein du dispositif permanent de la parcelle de forêt naturelle d'Uppangala (fig. 5.1). Le placeau R_H reprend une bonne partie du carré H installé en 1990. Les autres placeaux (R_R, P_R et P_S), ainsi que l'extension ouest du carré H (S_H), ont été mis en place suivant le protocole général du dispositif, au cours de campagnes de mesures échelonnées de février 1992 à avril 1993. Les individus pris en compte dans ces cinq échantillons, avaient une circonférence, mesurée à 1,30 m du sol ou au-dessus des contreforts, ≥ 30 cm en novembre 1993 (≥ 30 cm gbh).

Ces cinq placeaux, dont une cartographie détaillée est présentée en annexe 6, incarnent trois grands types de situations :

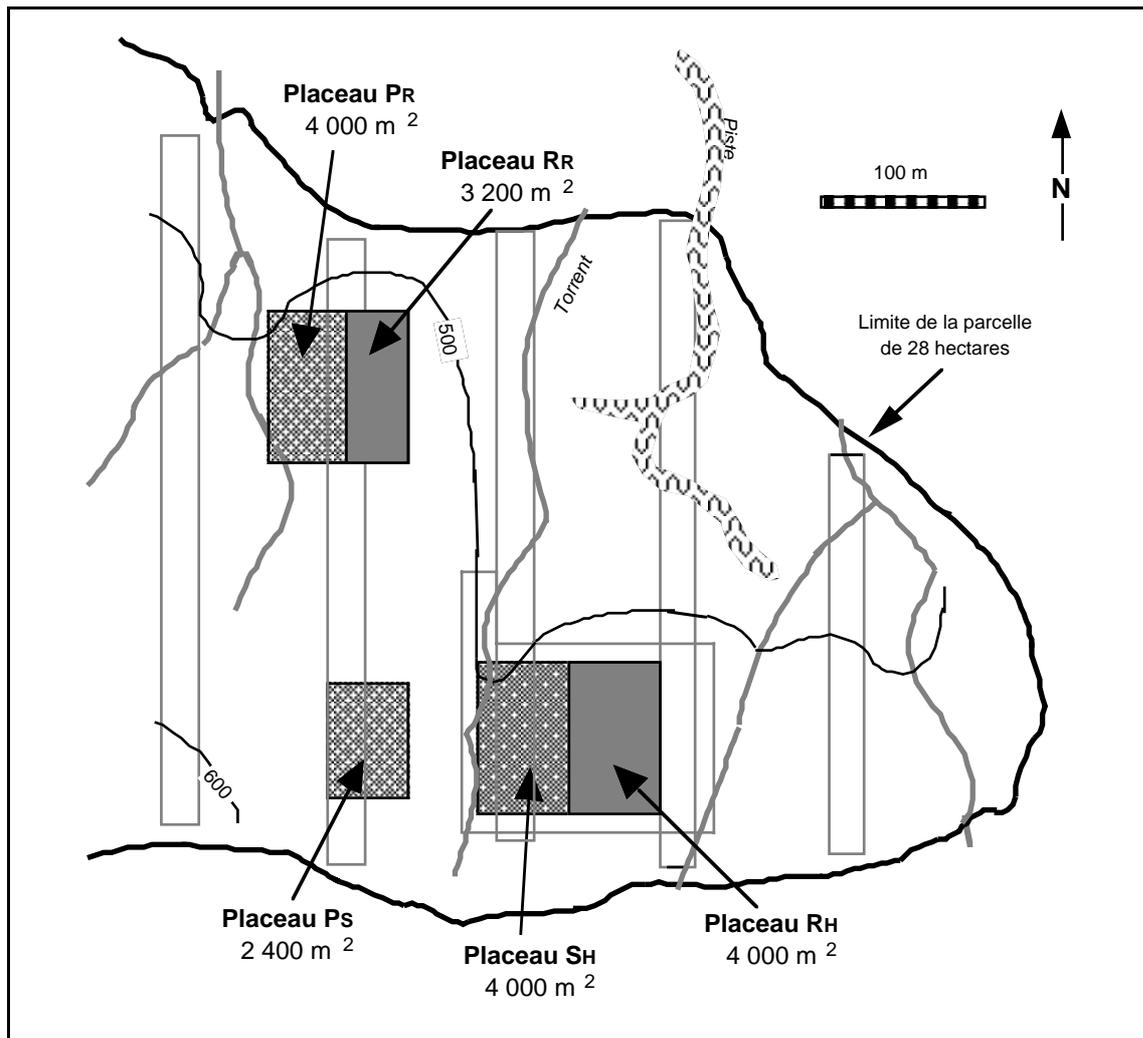


Figure 5.1. Plan d'échantillonnage de la typologie des structures.

(1) les placeaux R_H et R_R représentent les zones de replat (pente moyenne $\leq 30^\circ$) de la forêt, où se développe un peuplement haut, d'aspect homogène et dépourvu de grand chablis,

(2) le placeau S_H , situé dans un versant en forte pente (pente moyenne $> 40^\circ$) où le sol est accidenté (présence de ravines), possède de beaux arbres, mais ne présente pas le même aspect d'homogénéité qu'en situation de replat malgré l'absence de perturbation majeure,

(3) les placeaux P_R et P_S , dans des versants en forte pente ($> 40^\circ$), sont perturbés par des chablis (présence d'arbres en décomposition gisant au sol) et montrent des physionomies hétérogènes qui témoignent d'ouvertures récentes et de perturbations plus anciennes.

5.2 - Analyse structurale des placeaux

5.2.1 - Les densités et surfaces terrières

Les densités moyennes se situent entre des valeurs à l'hectare de 695 et 844 individus et les surfaces terrières moyennes sont comprises entre 38,45 et 62,00 m²·ha⁻¹ (tab. 5.1).

Tableau 5.1. Densités et surfaces terrières moyennes des arbres ≥ 30 cm gbh pour les cinq placeaux et l'échantillon systématique en bandes. d_g correspond au diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne.

Echantillons	Surface (ha)	Surface terrière (m ² ·ha ⁻¹)	Densité (individus par ha)	d_g (en cm)
Bandes	3,12	39,70	635	28,2
Placeau R _H	0,40	50,25	695	30,7
Placeau R _R	0,32	62,00	844	30,5
Placeau S _H	0,40	50,50	782	28,6
Placeau P _R	0,40	38,45	727	25,8
Placeau P _S	0,24	42,90	767	26,7

Les densités sont toutes supérieures à la moyenne de la forêt issue de l'échantillonnage en bandes ; les placeaux étudiés ne prennent pas en compte certaines zones très peu denses qu'englobent par contre l'échantillon systématique, au passage des torrents ou sur les pentes des ravins (*cf.* § 4.6 bandes A et C). Les surfaces terrières en revanche oscillent autour de la moyenne de la forêt, les plus faibles étant enregistrées pour les placeaux perturbés (P_R et P_S) qui ont, par contre, d'assez fortes densités. La crête étroite du placeau R_R présente les plus fortes valeurs moyennes se situant largement au dessus de celles des autres placeaux.

Afin de faciliter les comparaisons, le diamètre de l'arbre moyen (d_g), pris comme le diamètre de l'individu de surface terrière moyenne (Pardé & Bouchon 1988), a été calculé pour chacun des échantillons (tab. 5.1). L'arbre moyen de chacun des placeaux a un diamètre assez comparable à celui de l'échantillon systématique. On peut tout au plus rapprocher les deux situations de replat (R_H et R_R) qui ont des valeurs supérieures à celle issue des bandes et les deux placeaux perturbés (P_R et P_S) pour lesquels elles sont inférieures.

5.2.2 - Les distributions diamétriques

La figure 5.2 donne pour les cinq placeaux, les histogrammes des fréquences relatives par classes diamétriques de 5 cm.

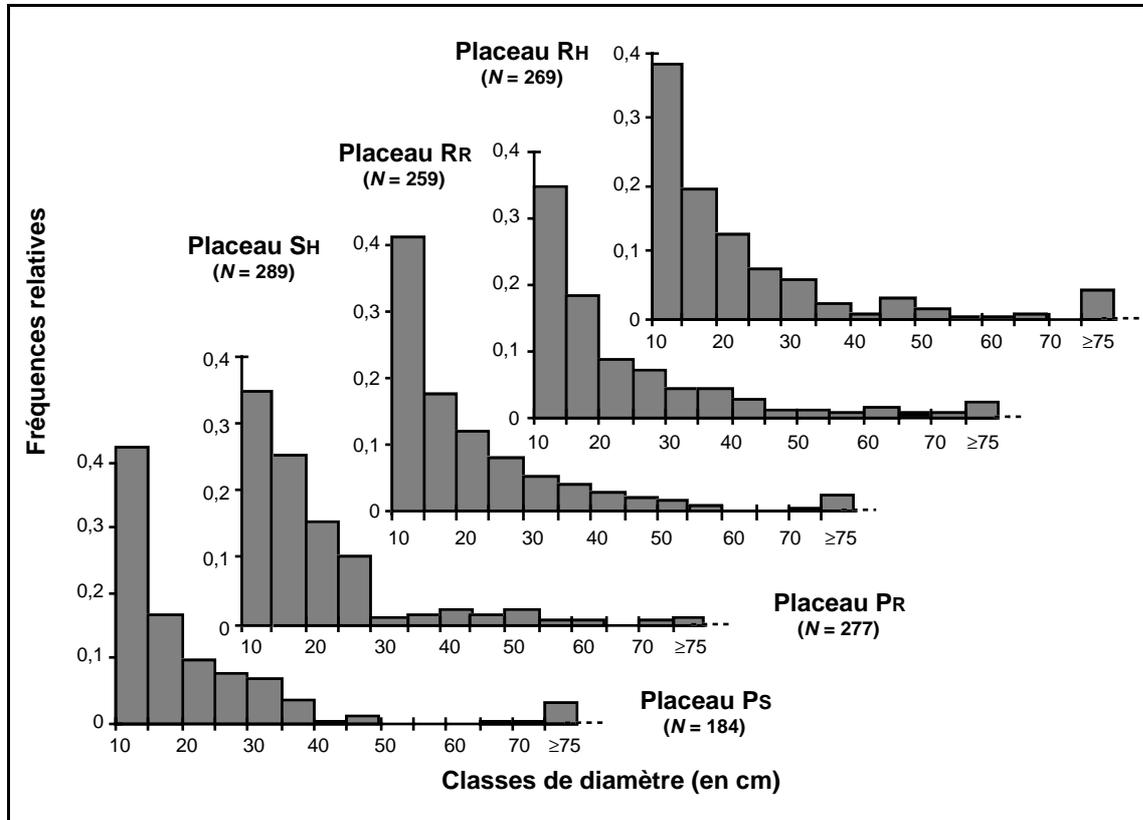


Figure 5.2. Histogrammes des fréquences relatives par classes de diamètre. (N = effectif total).

Les distributions, plus ou moins étalées vers les gros diamètres, prennent toutes une forme en "L". La décroissance du nombre d'individus présente parfois quelques irrégularités, l'effectif de certaines classes chutant brutalement par rapport à celui de la précédente ou devenant au contraire légèrement supérieur.

Pour vérifier si ces irrégularités constituent des écarts d'effectifs significatifs, les distributions en 14 classes de diamètre (regroupement des individus ≥ 75 cm dbh en une seule classe) des cinq placeaux sont comparées par un test d'homogénéité du χ^2 . Les cinq échantillons apparaissent issus de la même population ($\chi^2_{56} = 64,4$; $p = 0,1851$). Pourtant, lorsqu'on opère un regroupement en trois classes représentant les petits, moyens et gros diamètres (10-30 cm, 30-75 cm et ≥ 75 cm dbh), le test devient significatif ($\chi^2_8 = 16,4$; $p = 0,0368$).

Il n'est pas possible de faire jouer à la distribution des diamètres issue de l'échantillon systématique en bande, le rôle de distribution théorique d'un test de conformité du χ^2 (les échantillons ne sont pas totalement indépendants puisque les placeaux contiennent certaines parties des bandes). Les fréquences relatives des trois classes de diamètre pour les cinq placeaux, ont donc été comparées à l'échantillon systématique, par une analyse factorielle des correspondances (AFC). Les axes 1 et 2 absorbent respectivement 68,9 % et 31,3 % de l'inertie totale du nuage de points. L'axe 1 représente l'importance des petits diamètres (10-30 cm) par rapport aux diamètres moyens (30-75 cm) et l'axe 2 l'importance des gros diamètres (≥ 75 cm) par rapport aux deux autres classes (fig. 5.3a).

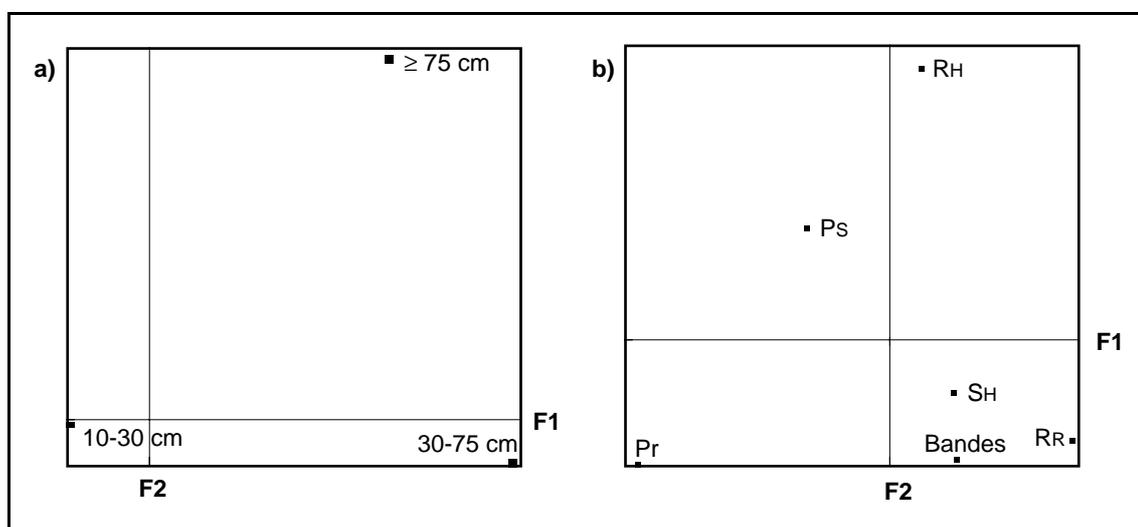


Figure 5.3. Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures en trois classes de diamètre des cinq placeaux et de l'échantillon systématique en bandes : **a)** projection des trois classes de diamètre ; **b)** projection des six échantillons.

En considérant l'échantillon systématique en bandes comme référence, la projection des placeaux sur le plan factoriel F1-F2 (fig. 5.3b) met en évidence :

(1) des distributions diamétriques très peu différentes de celle de l'ensemble de la forêt pour les placeaux SH et RR,

(2) une tendance à l'accumulation de gros diamètres en RH, où 10 des 13 individus ≥ 75 cm dbh sont des *Dipterocarpus indicus*,

(3) des distributions déficitaires dans les moyens diamètres pour les placeaux PR et PS, dont sont probablement responsables les victimes des chablis (en Guyane, Durrieu de Madron (1994) montre que la chute d'un

arbre ≥ 40 cm dbh détruit en moyenne 3,6 individus de diamètre équivalent). Le plateau P_R montre par ailleurs, un excédent dans les petits diamètres qui pourrait marquer la présence d'une cohorte de régénération. Cette interprétation est généralement invoquée en dynamique des populations pour ce type d'irrégularité (Gazel 1983, Durrieu de Madron 1993). On trouve d'ailleurs assez peu d'espèces de sous-bois dans cette tranche de diamètre, mais une bonne proportion d'espèces dont la taille maximum se situe bien au-delà, dont *Vateria indica* pour près de 18 %.

5.2.3 - Les allométries hauteur-diamètre

Les relations d'allométrie hauteur-diamètre sont déterminées par des régressions linéaires sur les logarithmes népériens de la hauteur et du diamètre de l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh (tab. 5.2 et annexe 4b pour les résultats détaillés des régressions).

Tableau 5.2. Coefficients des régressions linéaires sur les logarithmes népériens de la hauteur et du diamètre des individus ≥ 30 cm gbh, correspondant à la formule générale : $\text{Ln}(h-1,3) = a \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(c)$, avec h , la hauteur (en m) et d , le diamètre (en cm). h_g est la hauteur (en m) de l'individu moyen, estimée à partir des équations de régression avec un intervalle de confiance à 95 %.

Echantillons	a	c	r^2	h_g
Placeau R_H	0,723	1,838	0,68	23,2 [22,2-24,1]
Placeau R_R	0,614	2,669	0,69	23,1 [22,3-23,8]
Placeau S_H	0,646	2,079	0,61	19,4 [18,7-20,2]
Placeau P_R	0,662	1,772	0,53	16,5 [15,9-17,2]
Placeau P_S	0,639	1,631	0,41	14,6 [13,6-15,6]

La figure 5.4 représente en fonction de son diamètre, la hauteur estimée de l'arbre moyen à partir des équations d'allométrie. Elle souligne la proximité des plateaux en situation de replat (R_H et R_R) caractérisés par un arbre moyen haut et de fort diamètre, celle des plateaux perturbés (P_R et P_S) dont l'arbre moyen est de faible hauteur et de faible diamètre, le plateau S_H se situant en position intermédiaire.

Les hauteurs n'ont pas été mesurées sur l'ensemble des bandes de l'échantillon systématique qui ne peut donc servir de référence. Néanmoins, le redressement de la courbe hauteur-diamètre (fig. 5.5) pourrait s'expliquer par : (1) des différences de composition spécifique qui peuvent se traduire par des morphologies plus ou moins élancées (on a vu, en effet, au § 5.2.2

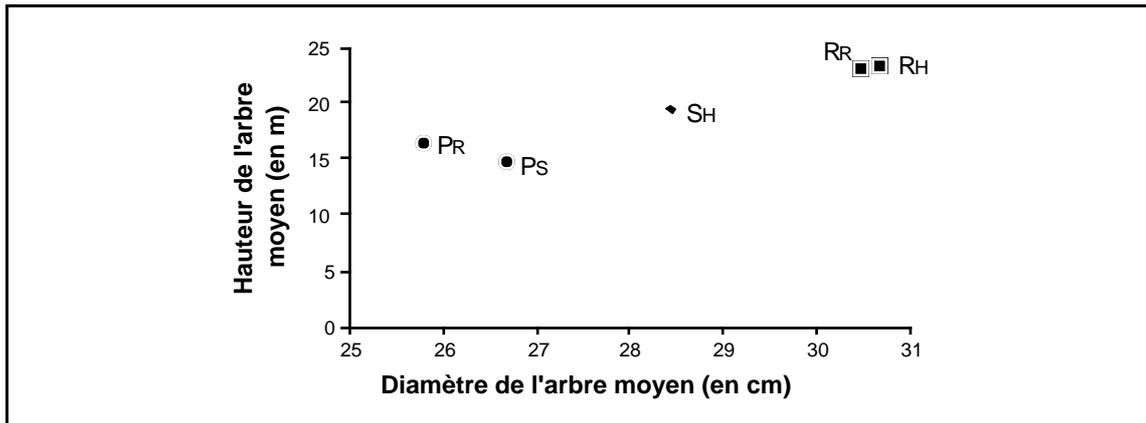


Figure 5.4. Hauteur de l'arbre moyen de chacun des placeaux en fonction de son diamètre.

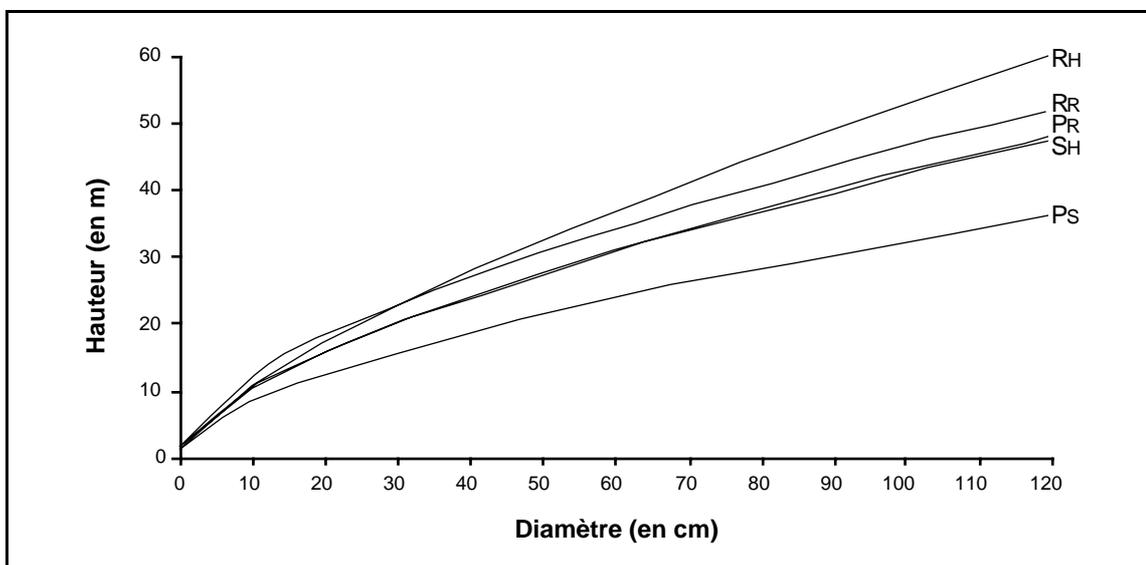


Figure 5.5. Représentation des relations d'allométrie hauteur-diamètre.

que le placeau R_H comportait de nombreux *Dipterocarpus indicus* qui sont des émergents avoisinant les 45 à 50 m de haut) et/ou ; (2) une compétition interindividuelle plus ou moins forte qui pousserait les individus à s'élever au-dessus de leurs concurrents.

5.2.4 - Les structures floristiques

La richesse floristique des placeaux est estimée à l'aide des équations de régression des courbes aire-espèces, réalisées à partir de dix séries de tirages aléatoires des quadrats de 100 m². La diversité est donnée par les indices de Simpson et de Shannon (tab. 5.3).

Tableau 5.3. Richesses et diversités floristiques pour l'échantillon systématique en bandes et pour chacun des placeaux. Les richesses spécifiques sont estimées pour 1 ha, avec un intervalle de confiance à 95 %, à partir des équations de régression. (Les résultats détaillés des régressions sont présentés en annexes 3a et 3b).

Echantillons	Surface (en ha)	Nombre d'espèces	Equations de régression (S = nombre d'espèces; A = surface en m ²)	r ²	Richesses spécifiques (pour 1 ha)
Bandes	3,12	91	$S = 46,8 \cdot \text{Log}(A + 1) - 121,9$	0,97	65 [$\pm 0,4$]
Placeau R _H	0,40	40	$\text{Ln}(S) = 0,515 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,552$	0,98	66 [63 - 69]
Placeau R _R	0,32	33	$\text{Ln}(S) = 0,452 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,096$	0,97	58 [55 - 63]
Placeau S _H	0,40	46	$\text{Ln}(S) = 0,488 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,178$	0,98	75 [72 - 78]
Placeau P _R	0,40	46	$\text{Ln}(S) = 0,486 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,128$	0,98	77 [73 - 82]
Placeau P _S	0,24	39	$\text{Ln}(S) = 0,476 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,010$	0,96	79 [72 - 86]

Echantillons	Indice D de Simpson	Indices de Shannon		
		H'	H _{max}	E
Bandes	0,92	4,56	6,54	0,70
Placeau R _H	0,89	3,96	5,39	0,73
Placeau R _R	0,90	4,01	5,00	0,80
Placeau S _H	0,91	4,17	5,49	0,76
Placeau P _R	0,91	4,40	5,52	0,79
Placeau P _S	0,92	4,42	5,28	0,84

Les placeaux en situation de replat ont une richesse floristique calculée pour 1 ha, proche (R_H) ou inférieure (R_R) à l'estimation issue des bandes. Pour les placeaux en forte pente (S_H, P_R et P_S), elles sont plus élevées, supérieures à la valeur moyenne de la forêt et à celles des situations de replat. L'hétérogénéité structurale pourrait donc favoriser la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces.

Les indices de diversité des placeaux sont globalement inférieurs à ceux des bandes dont la plus grande surface échantillonnée augmente la probabilité d'apparition des espèces rares (près de 61,5 % des espèces ont une densité ≤ 2 individus par ha). Les indices de diversité des placeaux tendent à suivre les mêmes variations que la richesse floristique. Cependant, l'indice de Shannon, plus sensible aux écarts d'effectifs entre espèces que celui de Simpson, témoigne à la fois pour les placeaux perturbés (P_R et P_S), d'une grande diversité spécifique et d'un meilleur équilibre des effectifs entre espèces (fig. 5.6), ce que traduit une forte équitabilité.

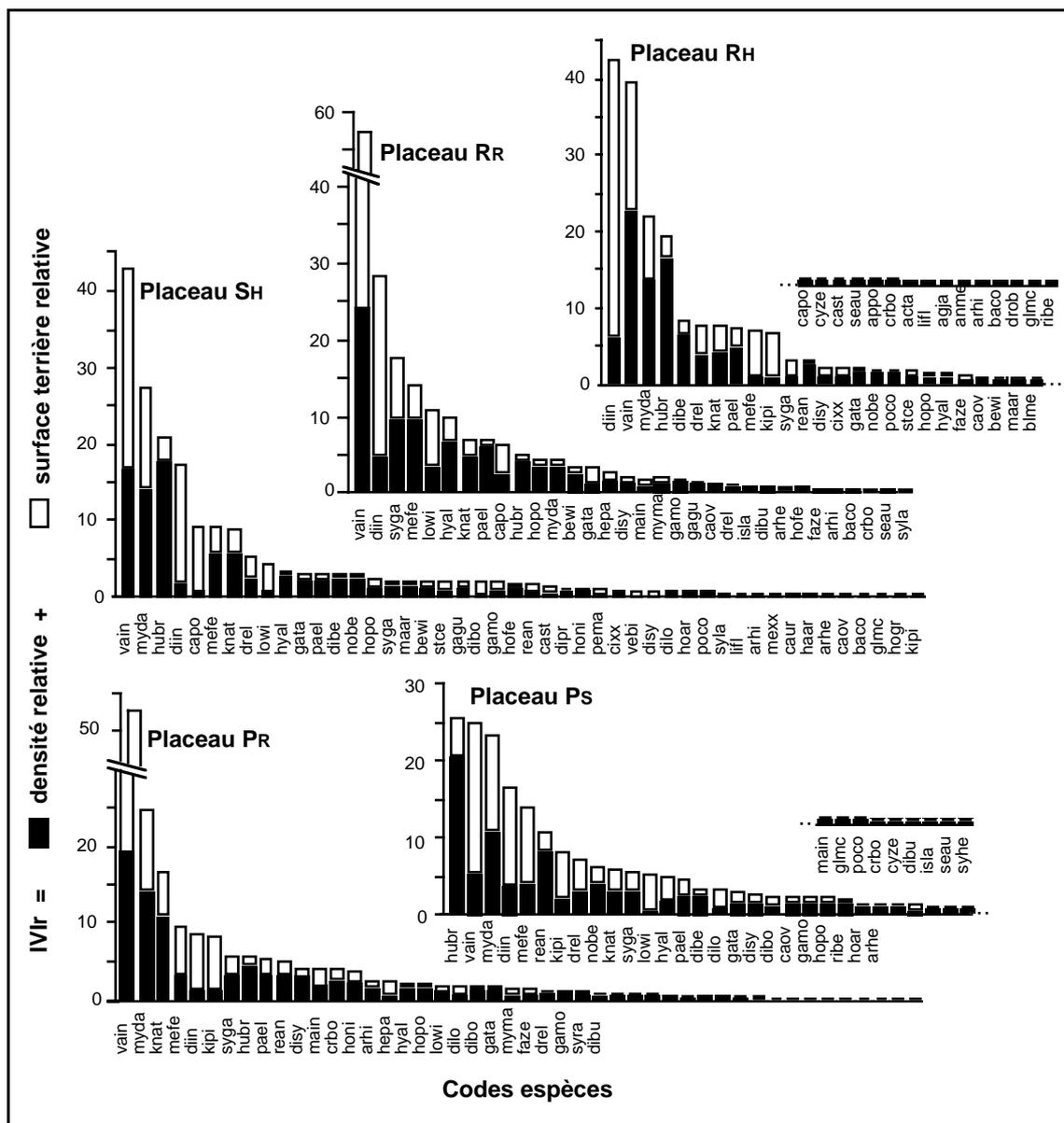


Figure 5.6. Indices de Valeurs d'Importance (IVIr) des espèces pour chacun des plateaux. (Les valeurs des IVIr ainsi qu'une liste complète des codes espèces sont données en annexe 2).

Le cas de figure opposé est celui du plateau R_H, caractérisé par une richesse spécifique moindre, mais surtout une faible diversité et une faible équitabilité à cause de la dominance numérique d'un petit nombre d'espèces ; *Vateria indica*, *Myristica dactyloides* et *Humboldtia brunonis* représentent plus de la moitié des individus. Le plateau R_R, dont la richesse spécifique est encore plus faible, présente par contre une forte équitabilité. S_H se situe en position intermédiaire.

Les structures floristiques des placeaux et de l'échantillon systématique sont comparées par une analyse factorielle des correspondances (AFC), portant sur les IVlr des 35 espèces les plus représentées et un groupe d'espèces peu fréquentes ou rares ($Dr \leq 0,3$ sur les bandes). Les axes 1 et 2 absorbent respectivement 38,1 et 28,3 % de l'inertie totale du nuage de points. Les espèces qui participent le plus largement à la formation de l'axe 1 sont, par ordre décroissant des contributions relatives : *Hopea ponga*, *Syzygium gardneri*, *Myristica dactyloïdes*, *Beilschmiedia wightii*, *Hydnocarpus alpina*, *Vateria indica*, *Drypetes elata*, *Humboldtia brunonis*, *Lophopetalum wightianum* et *Nothopegia beddomei*. Le groupe des espèces rares, *Cryptocarya bourdillonii*, *Mangifera indica*, *Knema attenuata* et *Dipterocarpus indicus* contribuent essentiellement à la formation de l'axe 2 (fig. 5.7a). En ce qui concerne les placeaux, R_H , R_R et P_S sont bien représentés sur l'axe 1 et R_H , S_H et P_R sont bien représentés sur l'axe 2. L'échantillon systématique en bandes contribue respectivement pour 38,2 et 11,6 % à la formation des axes 1 et 2 (fig. 5.7b).

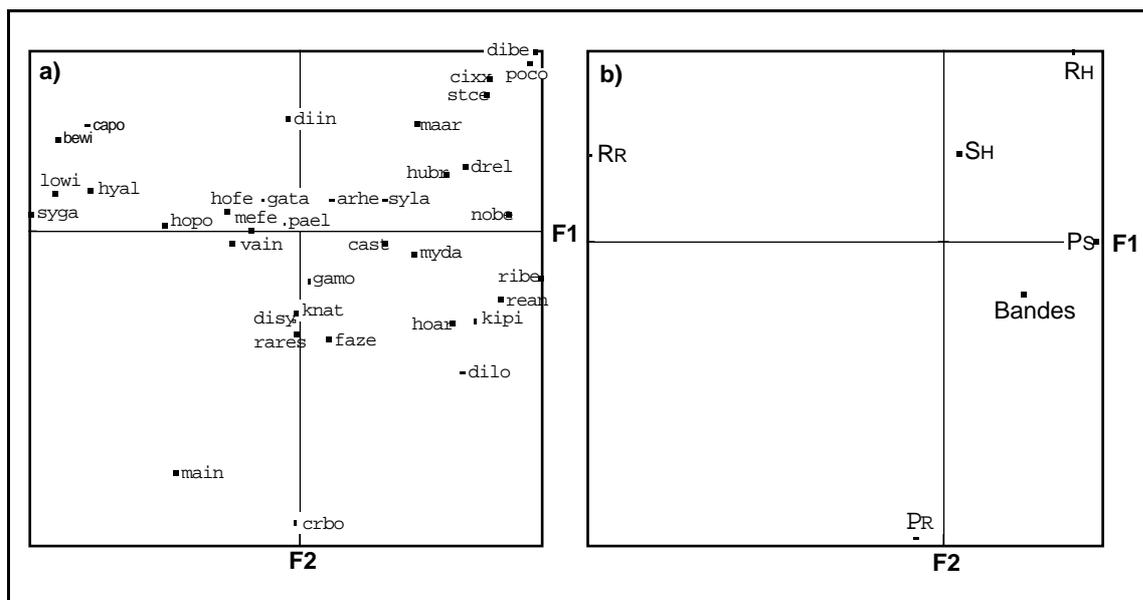


Figure 5.7. Plan factoriel F1-F2 de l'AFC sur les structures floristiques (IVlr) des cinq placeaux et de l'échantillon systématique en bandes : **a)** carte factorielle des espèces (la correspondance des codes espèces est donnée en annexe 2) ; **b)** carte factorielle des échantillons.

La projection, sur la carte factorielle des échantillons, des densités et surface terrières relatives (respectivement Dr et Gr) des espèces qui contribuent le plus largement à la définition des deux premiers axes (fig. 5.8), permet d'interpréter l'originalité floristique des placeaux par rapport à

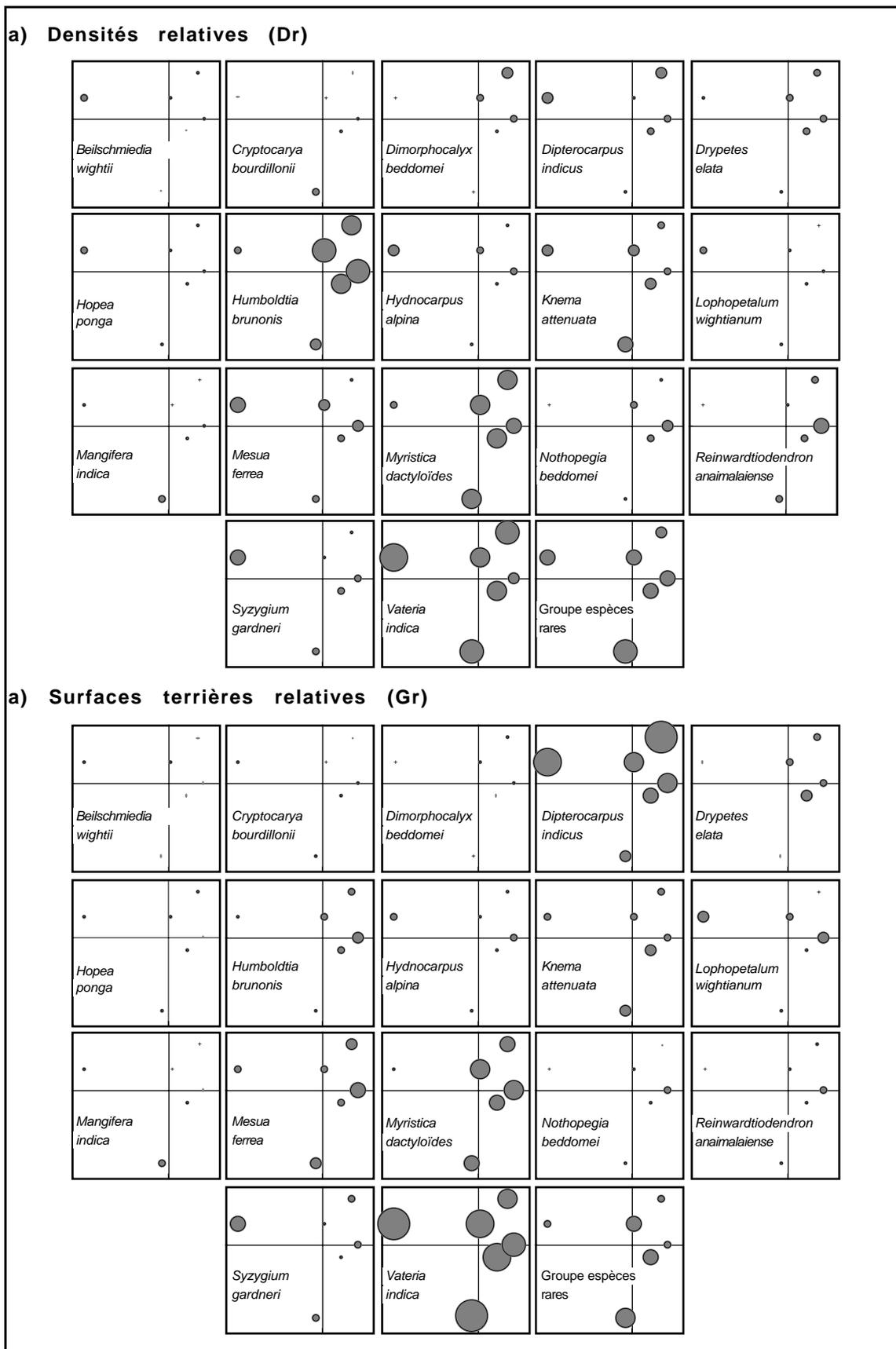


Figure 5.8. Plan factoriel F1-F2 des échantillons de l'AFC sur les structures floristiques (IVIr): **a)** projection des densités relatives (Dr) ; **b)** projection des surfaces terrières relatives des principales espèces. La taille des cercles est proportionnelle aux valeurs de Dr et Gr, les croix indiquant les valeurs nulles.

l'échantillon systématique en bandes, pris comme référence de la structure moyenne de la forêt.

La structure floristique du plateau S_H apparaît assez proche de la structure moyenne de la forêt.

R_H se démarque par : (1) une très forte densité de *Dimorphocalyx beddomei*, sans que les autres espèces de sous-bois ne soient sous-représentées ; (2) un déficit de *Knema attenuata* et du groupe des espèces rares ; (3) une surface terrière relative de *Vateria indica* assez faible alors que la densité relative de l'espèce est voisine de la moyenne de la forêt ; (4) une très forte surface terrière réalisée par *Dipterocarpus indicus* dont la densité n'est pourtant pas très différente de celle de l'échantillon systématique. Cette espèce constitue donc, en R_H , une population de gros individus (cf. § 5.2.2).

L'autre situation topographique plane (crête R_R) montre également cette particularité, malgré une structure floristique assez originale par rapport aux bandes qui se caractérise par : (1) une sous-représentation de *Myristica dactyloïdes*, *Humboldtia brunonis* et de quelques autres espèces des ensembles structuraux inférieurs (*Dimorphocalyx beddomei*, *Reinwardtiodendron anaimalaiense*, *Nothopegia beddomei*) ; (2) un sureffectif de plusieurs espèces des ensembles structuraux intermédiaires à supérieurs, *Hydnocarpus alpina*, *Lophopetalum wightianum* et de quelques espèces de demi-lumière, *Hopea ponga*, *Mesua ferrea* ou *Syzygium gardneri*, ce qui parfois induit de fortes surfaces terrières.

En ce qui concerne les plateaux perturbés par des chablis, P_R présente : (1) comme la crête voisine du plateau R_R , une faible densité en *Humboldtia brunonis* (dont la distribution est généralement en plaques de grande dimension) et des autres espèces de sous-bois ; (2) un sureffectif du groupe des espèces rares que l'on peut supposer favorisé par les perturbations, puisqu'on y trouve les quelques pionniers présents sur le dispositif (*Macaranga peltata* et *Pterospermum diversifolium*).

Le plateau P_S enfin, se montre plutôt déficitaire en *Dipterocarpus indicus*, *Knema attenuata* et *Vateria indica*, ce dernier cédant le premier rang des densités relatives à des espèces des ensembles structuraux inférieurs (*Humboldtia brunonis*, *Myristica dactyloïdes* et *Reinwardtiodendron anaimalaiense*).

La figure 5.8 met également en évidence une particularité de la population de *Mesua ferrea*, représentée par beaucoup de petits individus en R_R et S_H , mais peu de gros individus en R_H et P_R .

5.2.5 - Les ensembles structuraux

Les ensembles structuraux sont définis, suivant Oldeman (1974), en appliquant la distinction entre arbres d'avenir ($h \geq 100 \cdot d$), du présent ($h < 100 \cdot d$) et du passé ($h \ll 100 \cdot d$). La proportion de chacune des catégories apparaît assez variable selon les placeaux (tab. 5.4).

Tableau 5.4. Proportions d'individus appartenant aux ensembles d'avenir, du présent et du passé.

	R _H	R _R	S _H	P _R	P _S
% arbres d'avenir	34,2	46,7	27,4	31,3	12,9
% arbres du présent	64,8	51,8	68,7	65,9	81,7
% arbres du passé	1,1	1,5	3,9	2,8	5,4

Contrairement à ce que l'on pourrait attendre, l'ensemble d'avenir n'est pas plus important pour les placeaux perturbés P_R et P_S, ce dernier possédant même le taux le plus faible des cinq placeaux étudiés. P_S est pourtant marqué par des ouvertures récentes (présence au sol de troncs non encore décomposés et forte proportion d'arbres traumatisés) dans lesquelles la régénération ne semble toutefois pas avoir atteint le diamètre minimum de l'inventaire. Cette hypothèse est appuyée par le fait que la distribution des diamètres ne montre pas d'excédent d'effectif dans les petites classes, susceptible d'être causé par une cohorte de régénération comme c'est le cas en P_R (cf. § 5.2.2). Le placeau R_R montre par contre la proportion d'individus d'avenir la plus élevée, alors qu'il s'agit d'une zone exempte de perturbation et que la densité totale des arbres du présent (437 individus par ha) reste très voisine de ce que l'on observe en R_H (423 individus par ha). L'importance de l'ensemble d'avenir en R_R pourrait s'expliquer par la position topographique du placeau sur une crête étroite, favorisant une pénétration latérale de lumière en sous-bois, ce que semblent d'ailleurs confirmer les valeurs moyennes des indices foliaires, significativement plus faibles en R_R que pour les autres placeaux non perturbés (cf. cartes LAI en annexe 8).

Dans l'analyse d'Oldeman (*ibid.*), les arbres du présent, c'est-à-dire les adultes, sont séparés en sous-ensembles qui illustrent la stratification verticale du peuplement. C'est ce qui est réalisé figure 5.9, pour chacun des cinq placeaux (cf. également les profils de l'annexe 7).

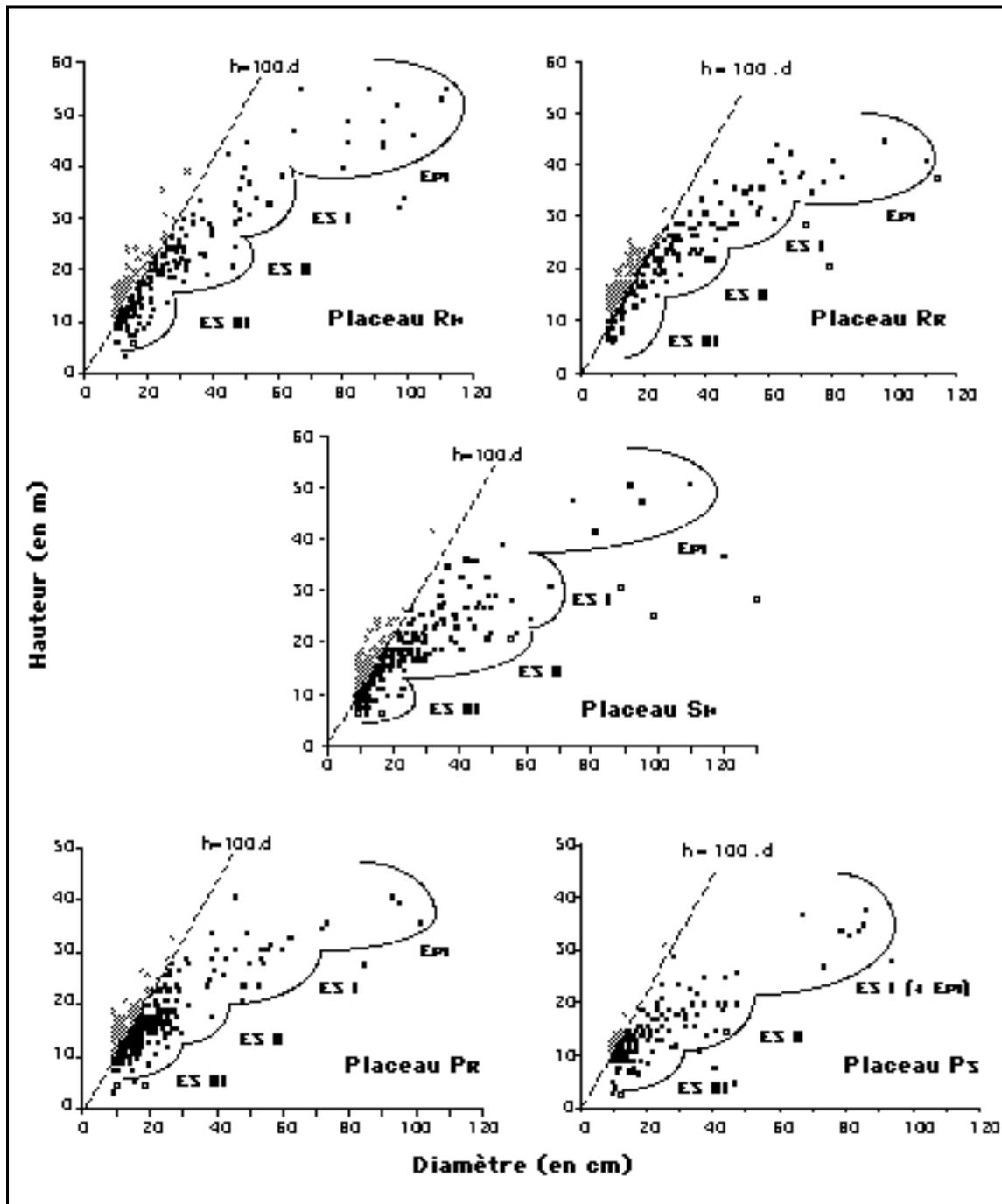


Figure 5.9. Répartition des individus en ensembles structuraux : d'avenir (*); du présent (●); du passé (○), et en sous-ensembles du présent : émergents (Em); ensemble structural I (ES I); II (ES II); III (ES III).

La stratification des adultes en ensembles structuraux, tels qu'ils sont définis pour ce type forestier (Pascal 1984), n'apparaît clairement que sur le plateau R_H. Les limites des ensembles y sont d'ailleurs assez proches de celles identifiées par Pascal (*ibid.*); les cimes des émergents se trouvent au-dessus de 39 m, l'ES I est compris entre 25 et 39 m, l'ES II entre 15 et 25 m, l'ES III regroupant les arbres < 15 m. La représentation des

fréquences relatives par classes de hauteur (fig. 5.10) et les profils de l'annexe 7, montrent qu'en R_H, chacun des ensembles structuraux est dominé par l'une des espèces principales, *Dipterocarpus indicus* représentant plus de 70 % des émergents, *Vateria indica* 40 % des individus de l'ES I, *Myristica dactyloïdes* près de 35 % de ceux de l'ES II et *Humboldtia brunonis* 50 % de ceux de l'ES III.

Les autres placeaux présentent des variations plus ou moins importantes par rapport à ce modèle structural. Ainsi, la crête du placeau R_R montre-t-elle une réduction de l'ES III d'où sont absentes les principales espèces de sous-bois (cf. § 5.2.4) et un télescopage des ensembles structuraux supérieurs (fig. 5.9). Les niveaux inférieurs sont par contre occupés par un ensemble d'avenir très important (cf. tab. 5.4 et fig. 5.10) qui comporte surtout des espèces appartenant potentiellement aux ES I et II (*Hydnocarpus alpina*, *Hopea ponga*, *Mesua ferrea*, *Palaquium ellipticum*, *Vateria indica* et *Syzygium gardneri* pour ne citer que les plus importantes). Ces espèces, que l'on trouve également en abondance parmi les adultes, pourraient expliquer qu'on n'ait pas en R_R de véritable individualisation des sous-ensembles du présent.

En S_H, un petit groupe d'individus, principalement composé de *Dipterocarpus indicus* dont les hauteurs dépassent 40 m, surcime largement le niveau de la canopée (cf. fig. 5.10 et annexe 7). Pour le reste, les limites entre ensembles structuraux sont assez difficiles à établir, les principales espèces (*Humboldtia brunonis*, *Myristica dactyloïdes* et *Vateria indica*) se substituant progressivement les unes aux autres en fonction de leurs potentialités.

Le phénomène s'accroît encore pour les placeaux perturbés (P_R et P_S) qui ne montrent plus de véritable stratification verticale des ensembles du présent. Pour le placeau P_R, la figure 5.9 met surtout en évidence les irrégularités de la distribution des diamètres discutées au § 5.2.2 ; le petit groupe d'individus compris entre 40 et 60 cm dbh correspond à des arbres de 25 à 30 m de haut dont près de la moitié appartient à l'espèce *Vateria indica*. Concernant l'ensemble d'avenir, le pic des effectifs entre 15 et 20 m de hauteur, constitue vraisemblablement une cohorte de régénération à laquelle participent *Vateria indica* et de nombreuses autres espèces, telles que *Knema attenuata*, *Diospyros sylvatica*, *Artocarpus hirsutus*, *Palaquium ellipticum*, ou *Syzygium gardneri*. Sur le placeau P_S enfin, les ensembles inférieurs sont largement prépondérants, dominés par *Humboldtia brunonis*, *Myristica dactyloïdes* et *Reinwardtiodendron anaimalaiense* (cf. § 5.2.4), au-dessus desquels ne subsistent que quelques individus de grande taille.

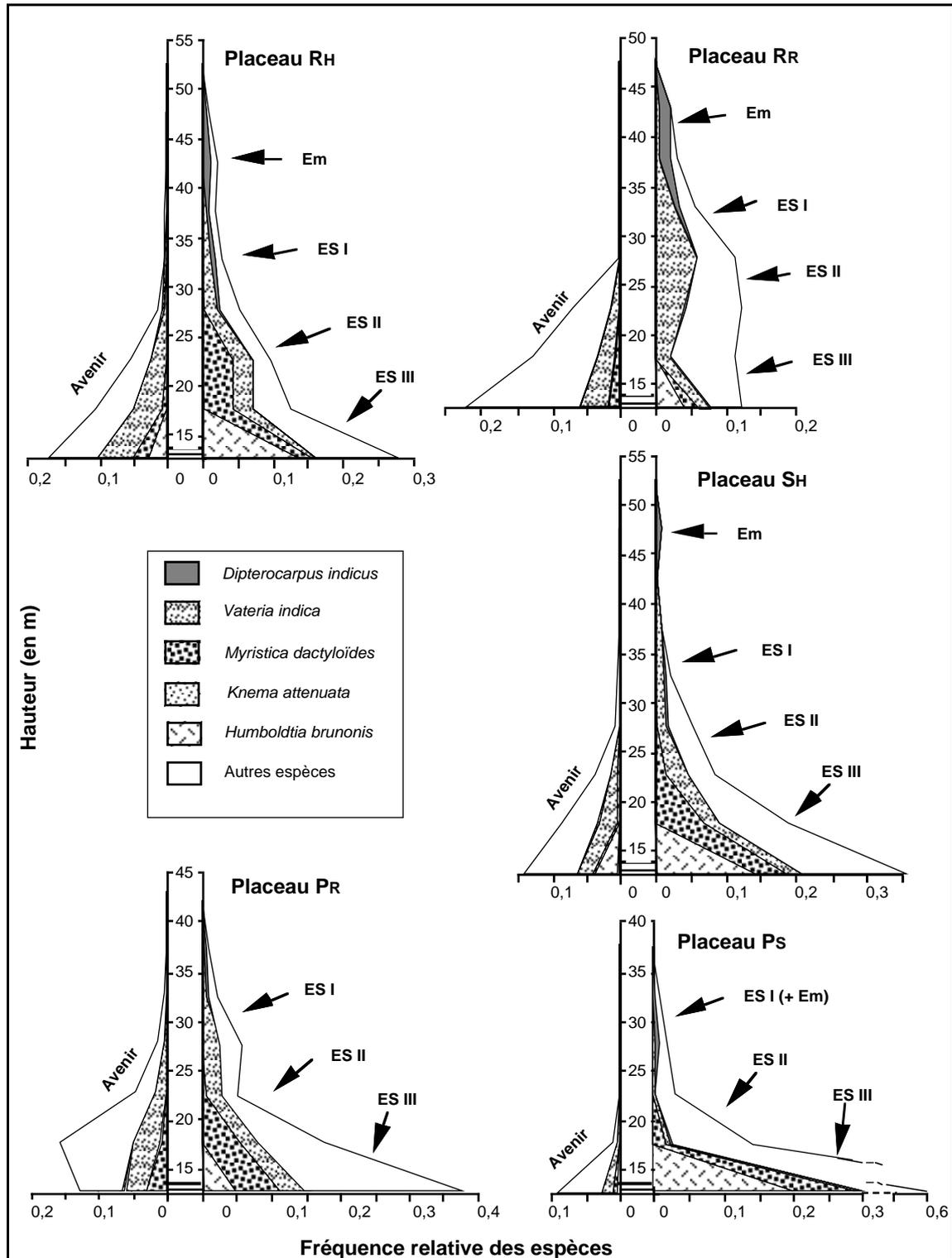


Figure 5.10. Fréquence relative par classes de hauteur des principales espèces des ensembles d'avenir et du présent.

5.2.6 - La place des principales espèces

Les allométries hauteur-diamètre des principales espèces de chacun des plateaux ont été calculées par des régressions linéaires sur les logarithmes népériens de la hauteur et du diamètre. A partir des équations de régression sont également calculées, la hauteur du point de libération, estimée pour chaque espèce, au point d'intersection de la droite d'Oldeman ($h = 100 \cdot d$) et de la courbe allométrique, ainsi que la hauteur de l'adulte moyen qui correspond à l'arbre du présent de surface terrière moyenne (tab. 5.5).

Les qualités d'ajustement pour les espèces de petite taille, en particulier pour *Humboldtia brunonis*, s'avèrent assez médiocres. Néanmoins, la place qu'occupent les différentes espèces dans la structure verticale de chacun des plateaux peut être illustrée par les courbes d'allométrie. Elles révèlent une remontée générale des niveaux de libération et d'installation des espèces sur les plateaux non perturbés, par rapport à la moyenne de la population représentée par les bandes, mais également par rapport aux plateaux perturbés (fig. 5.11). Il semblerait qu'en R_H , sous l'effet d'une forte compétition et grâce à une bonne fertilité (sols profonds), les différentes espèces expriment leurs potentialités au maximum afin de surcimer leurs concurrents et réussir à s'installer. La stratification des principales espèces sur ce plateau en est une démonstration édifiante qui montre bien le phénomène de libération des adultes lorsque ceux-ci surciment les étages inférieurs ; ainsi le point de libération de *Myristica dactyloïdes* se situe au-dessus du niveau moyen d'installation d'*Humboldtia brunonis*, l'espèce principale du sous-bois, celui de *Vateria indica* avoisinant le niveau d'installation de *Myristica dactyloïdes* et la libération de *Dipterocarpus indicus* s'effectuant au-dessus du niveau moyen d'installation de *Vateria indica*. Il en résulte une structure verticale fortement dilatée, où chacune des quatre espèces principales domine largement un ensemble structural (cf. § 5.2.5 et annexe 7). *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica* conservent en R_R , des hauteurs de libération très proches de ce qu'elles sont en R_H (tab. 5.5). L'aspect de stratification ne disparaît ici qu'à cause d'une plus grande diversité en espèces des ES I et II. En S_H , les sols de pente sont peut-être responsables de la moins forte dilatation verticale du peuplement (tab. 5.5 et fig 5.11).

Un accès plus rapide à la lumière serait par contre susceptible d'abaisser le point de libération des espèces, permettant aux adultes de s'installer à un niveau inférieur en situation plus ouverte. C'est ce que montre

Tableau 5.5. Coefficients des régressions linéaires effectuées sur les logarithmes népériens de la hauteur et du diamètre des espèces principales, selon la formule générale : $\ln(h - 1,3) = a \cdot \ln(d) + \ln(c)$, avec h , la hauteur (en m) et d , le diamètre (en cm). N correspond au nombre d'individus pris en compte, h_{lib} à la hauteur de libération (en m), d_g et h_g au diamètre (en cm) et à la hauteur (en m) de l'adulte moyen. Les hauteurs sont estimées à partir des équations de régression avec un intervalle de confiance à 95 %. (Les résultats détaillés des régressions sont présentés en annexe 4a et 4c).

Espèces	N	a	c	r^2	h_{lib}	d_g	h_g
Bandes							
<i>Dipterocarpus indicus</i>	63	0,591	2,956	0,88	15,5 [14,9-16,2]	63,0	35,5 [33,6-37,7]
<i>Vateria indica</i>	105	0,530	3,222	0,82	13,4 [11,9-15,1]	40,0	24,0 [22,8-25,1]
<i>Myristica dactyloïdes</i>	87	0,418	3,777	0,51	11,1 [10,4-11,8]	25,2	15,9 [15,4-16,5]
<i>Humboldtia brunonis</i>	93	0,528	2,223	0,17	6,7 [6,0-7,4]	12,0	9,5 [9,3-9,7]
Placeau R_H							
<i>Dipterocarpus indicus</i>	17	0,483	5,425	0,74	27,7 [24,6-31,0]	78,4	45,9 [43,1-48,8]
<i>Vateria indica</i>	62	0,509	4,003	0,79	18,2 [17,6-18,8]	37,2	26,5 [25,1-28,1]
<i>Myristica dactyloïdes</i>	38	0,646	2,239	0,74	11,0 [9,1-13,4]	26,8	20,0 [17,9-22,4]
<i>Humboldtia brunonis</i>	46	0,476	2,707	0,18	8,0 [6,6-9,7]	10,6	9,6 [8,9-10,4]
Placeau R_R							
<i>Dipterocarpus indicus</i>	13	0,394	6,959	0,50	25,9 [20,2-33,1]	67,7	37,9 [35,5-40,5]
<i>Vateria indica</i>	65	0,458	4,666	0,78	18,4 [17,3-19,6]	44,4	27,8 [25,9-29,8]
<i>Syzygium gardneri</i>	26	0,332	6,853	0,47	19,1 [17,6-20,8]	37,7	24,2 [21,2-27,6]
<i>Hydnocarpus alpina</i>	18	0,572	2,932	0,60	13,6 [12,2-15,3]	25,4	19,9 [18,2-21,8]
Placeau S_H							
<i>Dipterocarpus indicus</i>	6	0,513	4,184	0,76	20,2 [15,0-27,3]	89,5	43,3 [35,9-52,2]
<i>Vateria indica</i>	53	0,485	4,057	0,73	16,5 [15,1-17,8]	43,2	26,5 [24,2-29,1]
<i>Myristica dactyloïdes</i>	45	0,464	3,476	0,63	11,5 [10,3-12,8]	27,4	17,5 [16,5-18,4]
<i>Humboldtia brunonis</i>	56	0,647	1,737	0,16	6,1 [4,5-8,3]	11,8	9,9 [9,4-10,5]
Placeau P_R							
<i>Vateria indica</i>	57	0,498	3,666	0,72	14,6 [13,6-15,6]	38,0	23,7 [22,3-25,3]
<i>Myristica dactyloïdes</i>	43	0,308	5,493	0,28	13,0 [12,0-14,2]	22,1	15,5 [14,7-16,5]
<i>Knema attenuata</i>	33	0,538	2,710	0,30	9,9 [8,0-12,4]	19,0	14,5 [13,3-15,9]
Placeau P_S							
<i>Vateria indica</i>	10	0,496	3,059	0,90	10,5 [9,3-11,8]	45,5	21,4 [20,1-22,8]
<i>Myristica dactyloïdes</i>	20	0,359	3,765	0,44	9,2 [7,6-11,3]	28,6	13,8 [12,8-14,9]
<i>Reinwardtiidendron anaimalaiense</i>	15	0,544	2,325	0,22	7,7 [5,5-10,8]	19,9	15,7 [11,4-21,8]
<i>Humboldtia brunonis</i>	38	0,513	1,887	0,10	5,0 [3,2-8,4]	12,9	8,3 [7,7-9,0]

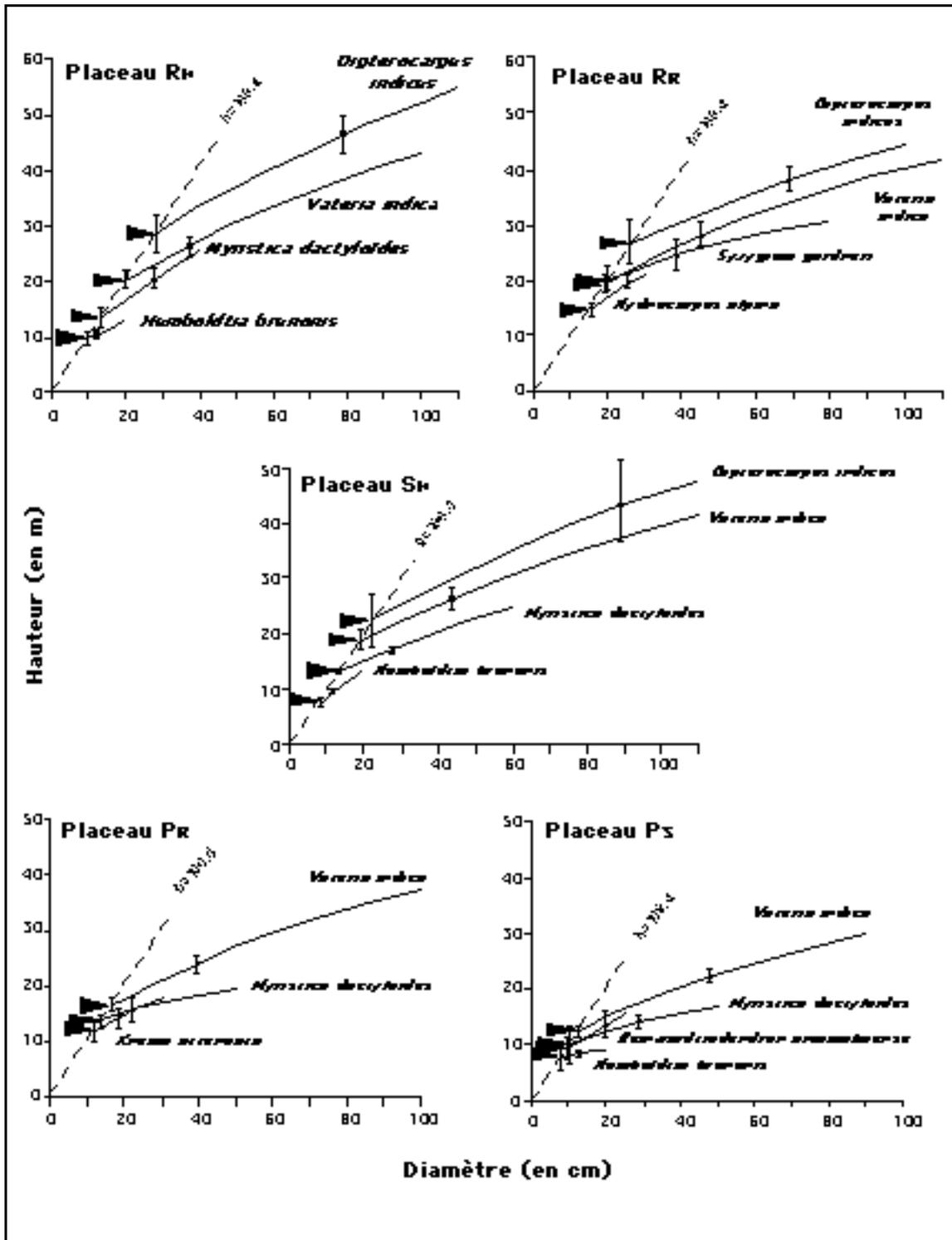


Figure 5.11. Courbes des régressions hauteur-diamètre des principales espèces de chacun des plateaux. \blacktriangle Points de libération, \bar{x} adultes moyens et intervalles de confiance à 95 % des hauteurs estimées.

de manière très significative *Vateria indica* sur les placeaux perturbés (P_R et P_S).

5.2.7 - Les répartitions spatiales

L'étude de la répartition spatiale est réalisée à l'aide de méthodes d'analyse de voisinage de second ordre qui prennent en compte l'ensemble des distances interindividuelles. Ces méthodes nécessitent la vérification préalable des hypothèses : (1) d'homogénéité, impliquant que les arbres ont la possibilité de se localiser sur toute la surface étudiée, condition admise pour l'ensemble des placeaux qui ne comportent aucun obstacle particulier (rivière, piste, etc.) ; (2) d'isotropie, c'est-à-dire d'absence de direction privilégiée dans les données. Legendre & Fortin (1989) proposent de tester cette hypothèse par une régression multiple du nombre d'individus par quadrats sur les coordonnées ($x; y$) du centre des quadrats (tab. 5.6).

Tableau 5.6. Coefficients de détermination et seuil de probabilité des régressions du nombre d'individus par quadrats de 10 x 10 m sur les coordonnées ($x; y$) du centre des quadrats.

Echantillons	r^2	p
Placeau R_H	0,033	0,456
Placeau R_R	0,294	0,206
Placeau S_H	0,255	0,206
Placeau P_R	0,242	0,006
Placeau P_S	0,181	0,122

L'absence de direction privilégiée dans les données doit être rejetée au seuil de 5 % pour le placeau P_R . Les régressions sur x ($r^2 = 0,142$; $p = 0,017$) et sur y ($r^2 = 0,100$; $p = 0,465$) montrent qu'il existe, en effet, une augmentation significative du nombre d'individus par quadrat dans le sens est-ouest (fig. 5.12). La présence de quadrats de très faible densité dans la première ligne influence fortement la pente de la courbe. Lorsque cette ligne est supprimée, la régression n'est plus significative ($r^2 = 0,137$; $p = 0,118$) et il suffirait même d'enlever les deux quadrats du coin sud-est du placeau pour que disparaisse toute direction dans les données ($r^2 = 0,141$; $p = 0,070$). L'hypothèse d'isotropie sera donc également admise pour le placeau P_R .

Par extension, on admettra que la stationnarité et l'isotropie sont vérifiées pour des sous-ensembles d'individus au sein de chacun des placeaux.

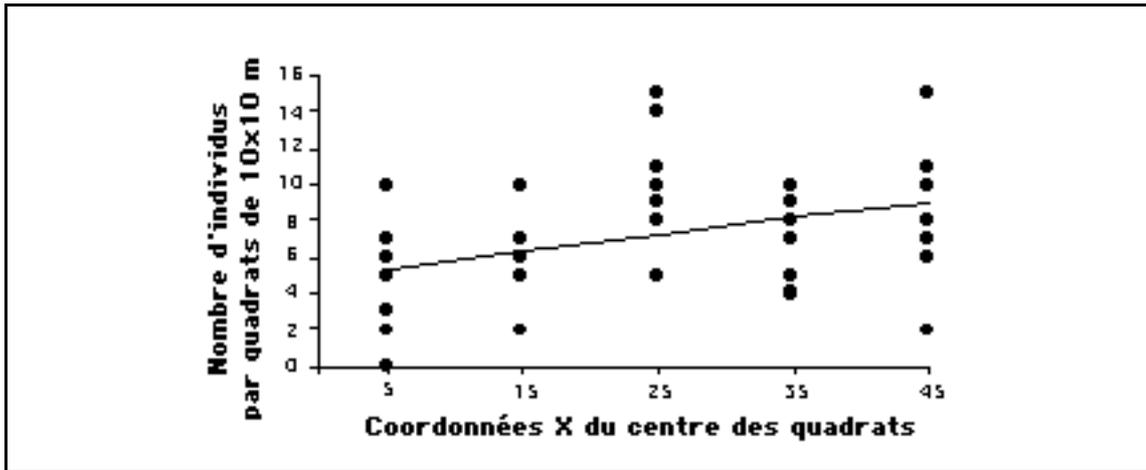


Figure 5.12. Régression linéaire du nombre d'individus par quadrats de 10 x 10 m sur les coordonnées x du centre des quadrats pour le plateau P_R.

Les fonctions de Ripley sont calculées avec correction des effets de bordure, jusqu'à une distance équivalente à la moitié de la largeur de chacun des plateaux. Sur le modèle de l'indice W_k de Szwagrzyk (1990), les courbes de la figure 5.13 ont été normalisées afin de présenter l'ensemble des résultats sur un même graphique ; $W_{d-\hat{L}(d)} = [d - \hat{L}(d)] / [\pm 1,42 \cdot \sqrt{A/N}]$, ce qui permet de ramener les seuils de confiance d'une répartition aléatoire à ± 1 .

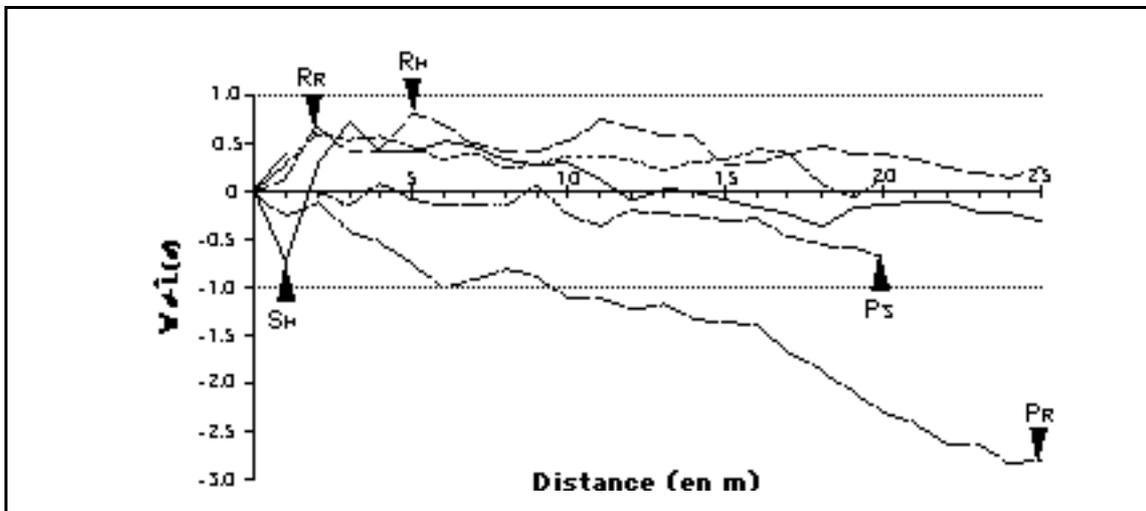


Figure 5.13. Graphes des fonctions de Ripley normalisées $W_{d-\hat{L}(d)}$, estimées pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh de chacun des plateaux. — Bornes normalisées de l'intervalle de confiance à 95 % d'une répartition aléatoire, estimées par la formule de Ripley (= 1 pour une régularité significative et -1 pour une agrégation significative).

Seule la fonction $W_{d-\hat{L}(d)}$ estimée pour le plateau P_R atteint le seuil significatif d'une répartition agrégative, donné par la formule de Ripley (1979a). Néanmoins, chaque type de situation présente une courbe d'allure différente qui s'écarte sensiblement d'une répartition aléatoire stricte

($W_{d-\hat{L}(d)} = 0$) : (1) R_H et R_R montrent une tendance générale à la régularité ; (2) S_H fait apparaître une déviation vers l'agrégation à très faible distance (1 m), suivie d'une plage à tendance régulière de 2 à 12 m et ; (3) P_R et P_S dévient vers l'agrégation à grande distance.

L'étude de la répartition spatiale est complétée par une analyse intertype des catégories arbres du présent et arbres d'avenir, d'après la méthode de Diggle (1983). Elle permet de prétendre à une dimension dynamique en examinant la relation spatiale entre les deux catégories, considérées comme des générations successives d'individus (les jeunes et les adultes). Pour l'ensemble des graphes qui vont suivre, les enveloppes de confiance d'une répartition aléatoire sont issues de simulations de Monte Carlo sur 100 séries aléatoires (édition des programmes en annexe 1b), ce qui permet de définir des seuils plus précis que par la formule de Ripley (*ibid.*).

5.2.7.1 - Cas des placeaux R_H et R_R

Les analyses préliminaires de la répartition spatiale ont mis en évidence la caractéristique commune d'une tendance générale, bien que non significative, à la régularité pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh des placeaux en situation de replat non perturbés (R_H et R_R), avec, dans les deux cas, un pic important à faible distance (respectivement 5 et 2 m). Les seuils de confiance d'une répartition aléatoire, estimés à partir de simulations de Monte Carlo, précisent ces résultats en montrant ; (1) une plage de régularité significative entre 2 et 6 m pour le placeau R_H ; (2) un pic significatif à 2 m suivi d'une portion très proche du seuil pour le placeau R_R (fig. 5.14a). Ce type de répartition est engendré par des phénomènes de mise à distance des individus les uns par rapport aux autres (*cf.* processus d'inhibition de Matérn 1960).

Les courbes représentant les distributions de chacune des catégories, arbres du présent et arbres d'avenir, montrent que ce sont, dans les deux cas, les arbres du présent (*i.e.* les adultes) qui subissent principalement l'effet de mise à distance (fig. 5.14b). On peut d'ailleurs estimer par $\hat{K}(d)/\pi d^2$ (πd^2 correspondant à la valeur de $K(d)$ sous un processus poissonnien), que le nombre de voisins observés à une distance ≤ 6 m d'un individu du présent pris au hasard, correspond à 88,0 % de ce que l'on attendrait en R_H pour une répartition aléatoire, contre 84,6 % à une distance ≤ 5 m en R_R . Ces chiffres soulignent la proximité des modèles de répartition des arbres adultes sur les deux placeaux.

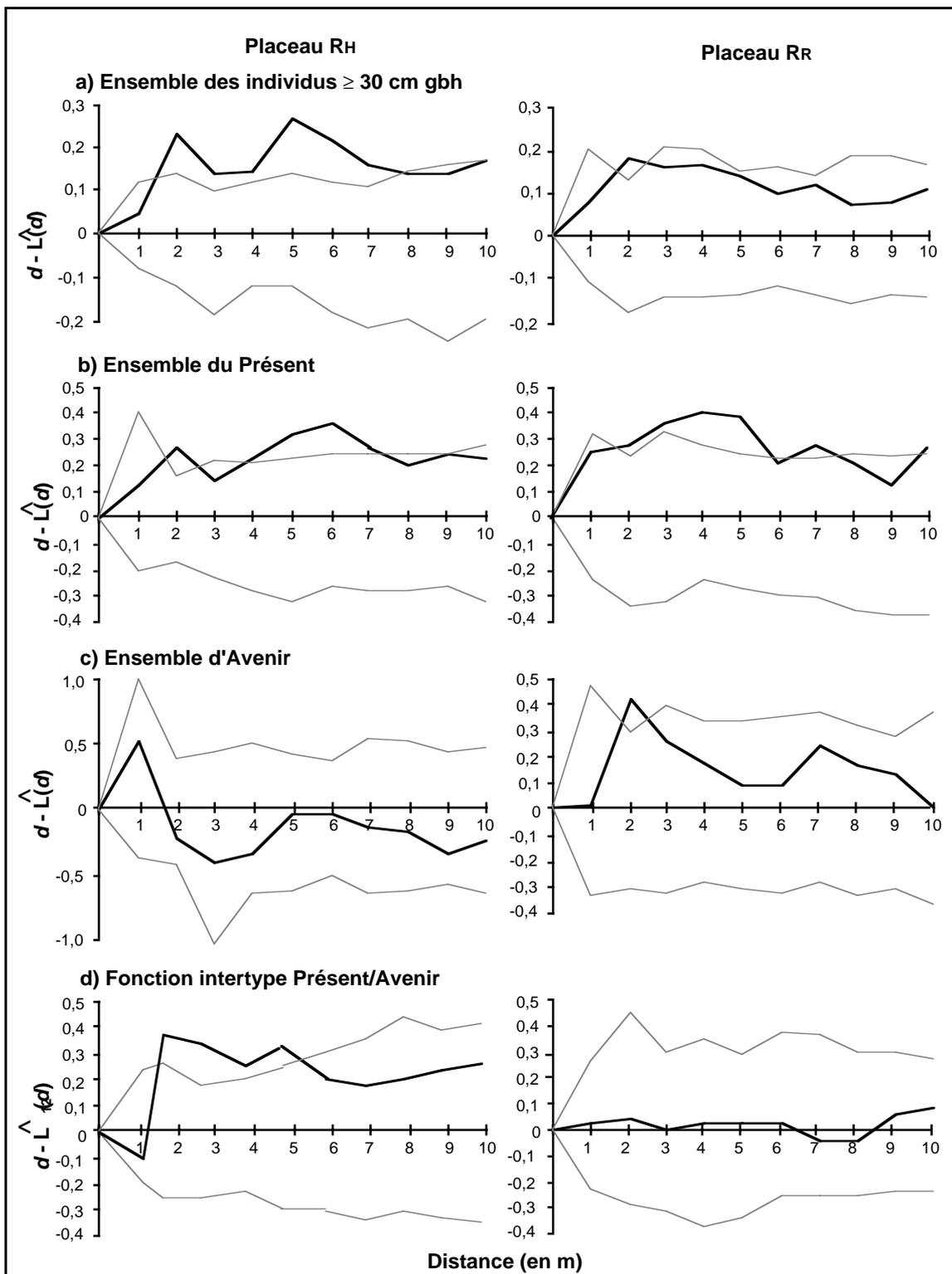


Figure 5.14. Graphes des fonctions de Ripley et intertypes estimées pour les placeaux R_H et R_R . — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % d'une répartition aléatoire, estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 100 séries aléatoires.

Les arbres d'avenir ont, quant à eux, des distributions spatiales sensiblement différentes sur les deux plateaux. La figure 5.14c indique une répartition aléatoire à légèrement agrégative des jeunes arbres en R_H , qui n'exercent entre eux qu'un faible effet de mise à distance (loin du seuil significatif) entre 0 et 1 m. En R_R , la distribution des arbres d'avenir montre une tendance générale à la régularité avec un seul pic significatif à 2 m. Dans les deux cas toutefois, on passe au cours du temps, d'une distribution spatiale plus ou moins aléatoire des jeunes à une distribution nettement régulière des adultes. C'est un fait généralement mis en évidence par les études de répartition spatiale menées en forêts tempérées (Tomppo 1986, Szwagrzyk 1990, Moeur 1993) et indiquant simplement qu'une partie des jeunes succombera avant d'atteindre le stade adulte.

Le rapport spatial qui s'établit entre arbres du présent et arbres d'avenir, apparaît nettement différent sur les deux plateaux (fig. 5.14d). En R_H , la fonction intertype montre un effet répulsif entre les deux catégories, qui dépasse le seuil significatif entre 2 et 5 m ; les arbres d'avenir ont tendance à être regroupés dans les zones où les adultes sont moins nombreux. C'est ce que mettent en évidence les cartes d'interpolation des figures 5.15a et b, réalisées à partir des valeurs $d-\hat{L}_i(d)$ individuelles, que l'on calcule par la méthode de Getis & Franklin (1987). On constate d'ailleurs que ces zones correspondent également à celles où le LAI mesuré à 10 m de haut est le plus faible (*cf.* cartes LAI en annexe 8).

Si, en première approximation, on considère que la dissémination des graines est aléatoire, cette constatation indique qu'en R_H , la mortalité des jeunes est supérieure lorsque la canopée forme une couverture dense. Le mécanisme général de régénération dans les trouées semble donc rester valable en dehors de la présence de chablis. On remarque également que la fonction intertype marque à 1 m un léger pic vers l'attraction, qui reste toutefois assez éloigné du seuil significatif ; on dénombre en R_H , 17 couples présent/avenir dont les participants sont à une distance ≤ 1 m. La densité des arbres d'avenir qui se trouvent dans un rayon ≤ 1 m d'un adulte pris au hasard, est donnée par $\hat{\lambda}_2 \hat{K}_{12}(1) = 0,097$ (avec, $\hat{\lambda}_2 = n_2 / A$, n_2 le nombre d'arbres d'avenir et A la surface du plateau en m^2), ce qui est supérieur de 15,6 % à ce que l'on attendrait pour une répartition aléatoire stricte ($\hat{\lambda}_2 \pi = 0,082$).

En R_R , la fonction intertype ne détecte pas d'influence entre arbres d'avenir et arbres du présent, les deux catégories étant indépendantes. Les cartes d'interpolation des figures 5.15c et d montrent cependant l'existence de zones de concentration des arbres d'avenir qui coïncident avec des plages

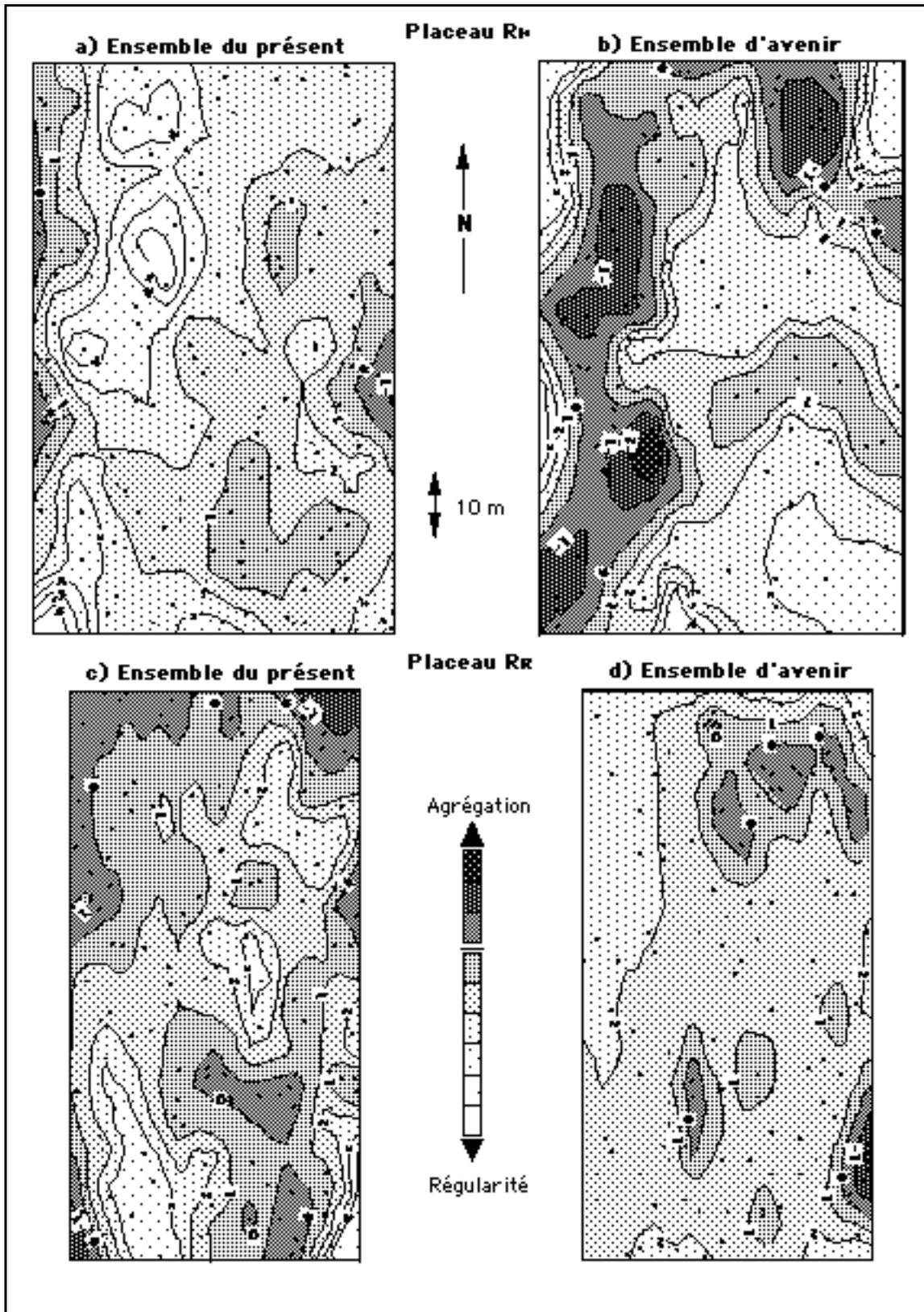


Figure 5.15. Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ des arbres du présent et d'avenir des plateaux R_H et R_R , pour : **a)** $d = 6$ m, **b)** $d = 3$ m, **c)** $d = 5$ m et **d)** $d = 2$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - L_i(d) = 0$).

où les arbres du présent sont moins nombreux. Mais le phénomène n'est pas significatif à l'échelle du placeau, du fait de la présence de nombreux arbres d'avenir en dehors de ces zones de concentration. La survie des jeunes individus paraît donc ici, beaucoup moins inféodée aux trouées de la canopée qu'elle ne l'est en R_H . Une plus grande disponibilité de la lumière en sous-bois, grâce à un ensoleillement latéral favorisé par la position topographique du placeau R_R , sur une crête étroite, en est probablement à l'origine. La fonction intertype ne montre pas non plus de pic vers l'attraction à très faible distance, comme c'était le cas en R_H , alors qu'on dénombre également en R_R , 17 couples présent/avenir dont les participants sont à une distance ≤ 1 m. Compte tenu de la superficie du placeau ($3\,200\text{ m}^2$), la densité des arbres d'avenir qui se trouvent dans un rayon ≤ 1 m d'un adulte pris au hasard ($\hat{\lambda}_2 \hat{K}_{12}(1) = 0,114$), est légèrement supérieure à ce que l'on observe en R_H . Mais du fait d'un plus grand nombre total d'individus d'avenir, cette valeur est très peu différente de ce que l'on attendrait pour une répartition aléatoire stricte ($\hat{\lambda}_2 \pi = 0,119$). Il existe donc dans les deux cas des situations de proximité, dont les proportions ne diffèrent pas de manière significative de celles qu'on obtiendrait pour une répartition aléatoire (fig. 5.16).

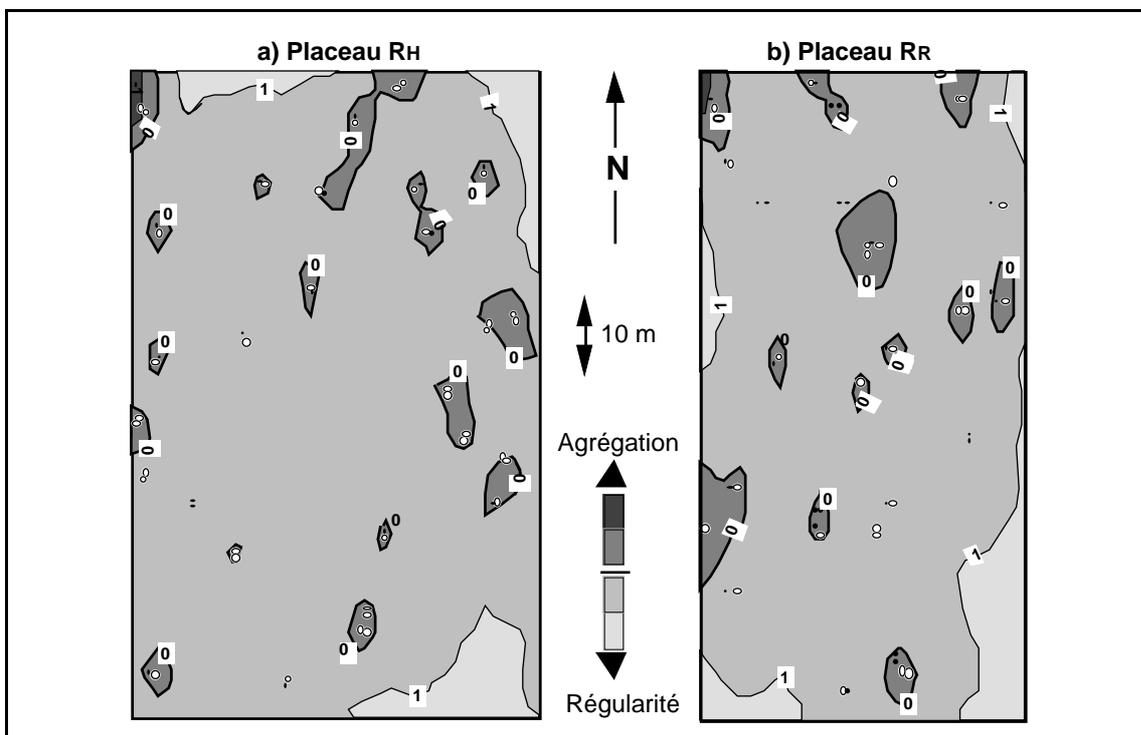


Figure 5.16. Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ de l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh des placeaux R_H et R_R , pour $d = 1$ m. Les points représentent les arbres du présent (\circ) et les arbres d'avenir (\bullet) qui ont au moins un voisin à $d \leq 1$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - L_i(d) = 0$).

5.2.7.2 - Cas du plateau S_H

La fonction de Ripley estimée pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh du plateau S_H , prend une allure assez singulière, avec un pic d'agrégation significatif à 1 m, immédiatement suivi d'une plage de régularité à partir de 3 m (fig. 5.17a).

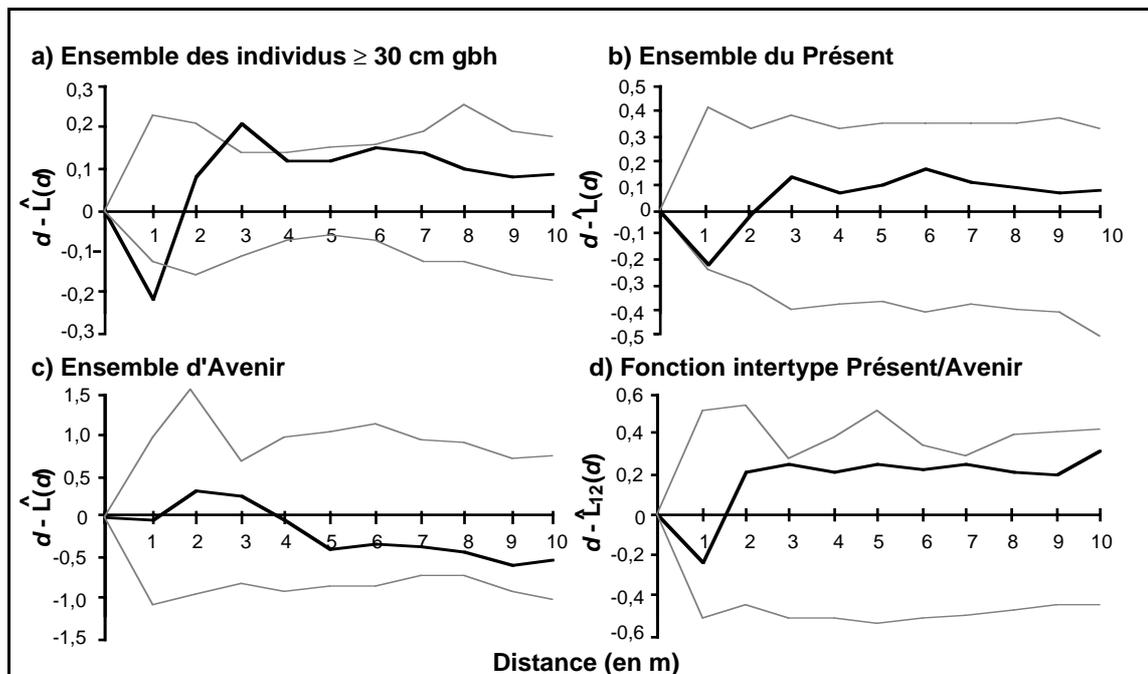


Figure 5.17. Graphes des fonctions de Ripley et intertype estimées pour le plateau S_H . — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % d'une répartition aléatoire, estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 100 séries aléatoires.

Le pic d'agrégation montre qu'il est assez fréquent de rencontrer sur ce plateau des individus à très faible distance les uns des autres. En effet, plus de 30 % des arbres participent à la formation d'un couple (exceptionnellement d'un triplet) dans un rayon ≤ 1 m. Le fait que la courbe s'inverse brutalement vers la régularité dès 3 m pourrait être attribué à la conjonction de deux phénomènes : (1) un tiers des couples formés à une distance ≤ 1 m ne rencontrent pas de voisin supplémentaire avant 3 m ; (2) environ un tiers des individus sans voisin dans un rayon ≤ 1 m n'ont leur plus proche voisin qu'à la distance de 3 m. Ce second pic marquerait donc à la fois la présence d'individus esseulés et l'isolement des couples formés à très faible distance (fig. 5.18).

La fonction de Ripley estimée pour les arbres du présent (fig. 5.17b), a la même allure que celle estimée pour l'ensemble des individus avec un premier

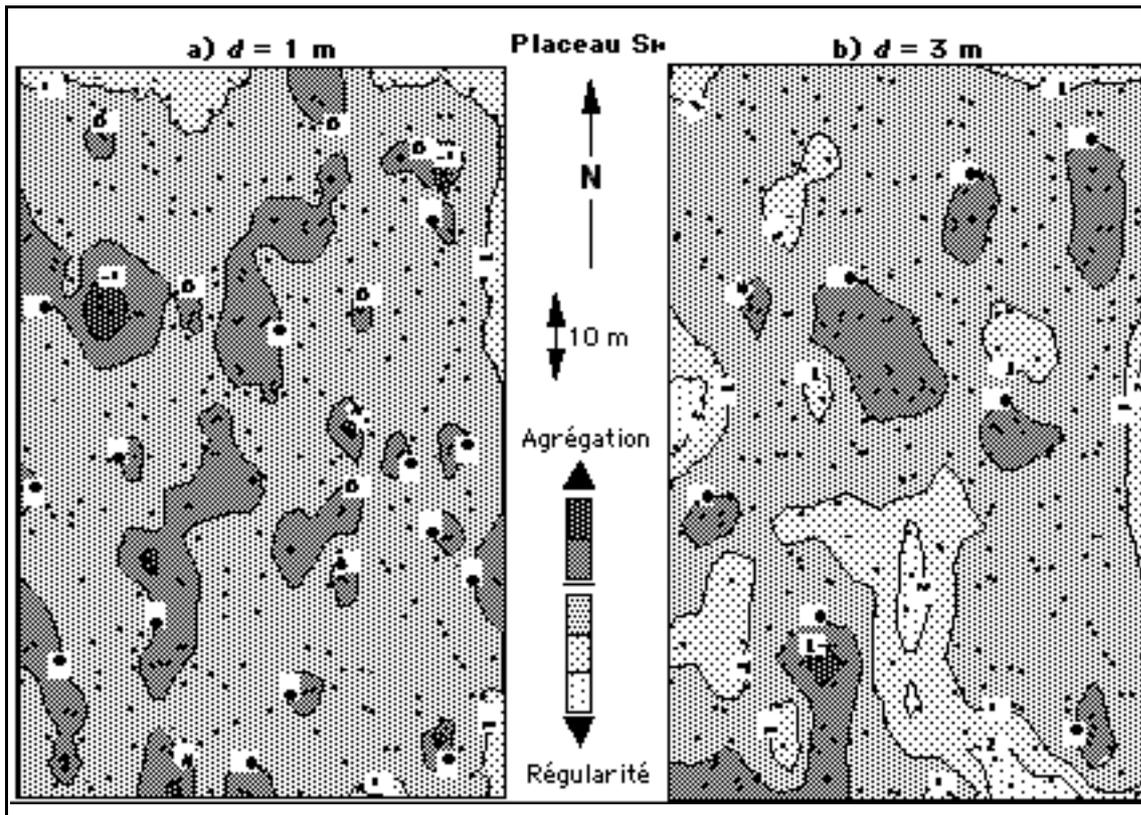


Figure 5.18. Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ de l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh du plateau S_H , pour : **a)** $d = 1$ m et **b)** $d = 3$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - L_i(d) = 0$).

pic d'agrégation à 1 m presque significatif ; près de 30 % des couples formés à très faible distance engagent deux arbres adultes. La partie régulière de la courbe montre que les arbres du présent sont également nombreux à ne rencontrer leur premier voisin qu'au-delà de 3 m. Les arbres d'avenir ont une distribution sensiblement aléatoire avec, là aussi, une légère tendance à l'agrégation au-delà de 5 m (fig. 5.17c). Le pic de la fonction intertype à 1 m (fig. 5.17d), indique que les couples qui ne sont pas constitués de deux adultes sont des couples mixtes présent/avenir ; en S_H , 26 % des adultes sont engagés dans un couple présent/présent à $d \leq 1$ m (contre moins de 10 % en R_H) et 27 % des arbres d'avenir dans un couple mixte présent/avenir (contre environ 16 % en R_H). On voit donc s'accroître ici un phénomène déjà observé, mais de façon marginale, sur les plateaux R_H et R_R et témoignant d'éléments non seulement favorables à la survie d'individus très proches les uns des autres, mais très probablement à l'implantation des jeunes près des adultes.

Ce mécanisme ne paraît cependant pas être exclusif de phénomènes de régénération dans les trouées comme le montre la tendance agrégative, mais

non significative, des arbres d'avenir au-delà de 5 m et l'opposition, à cette distance, entre arbres d'avenir et du présent (fig. 5.19).

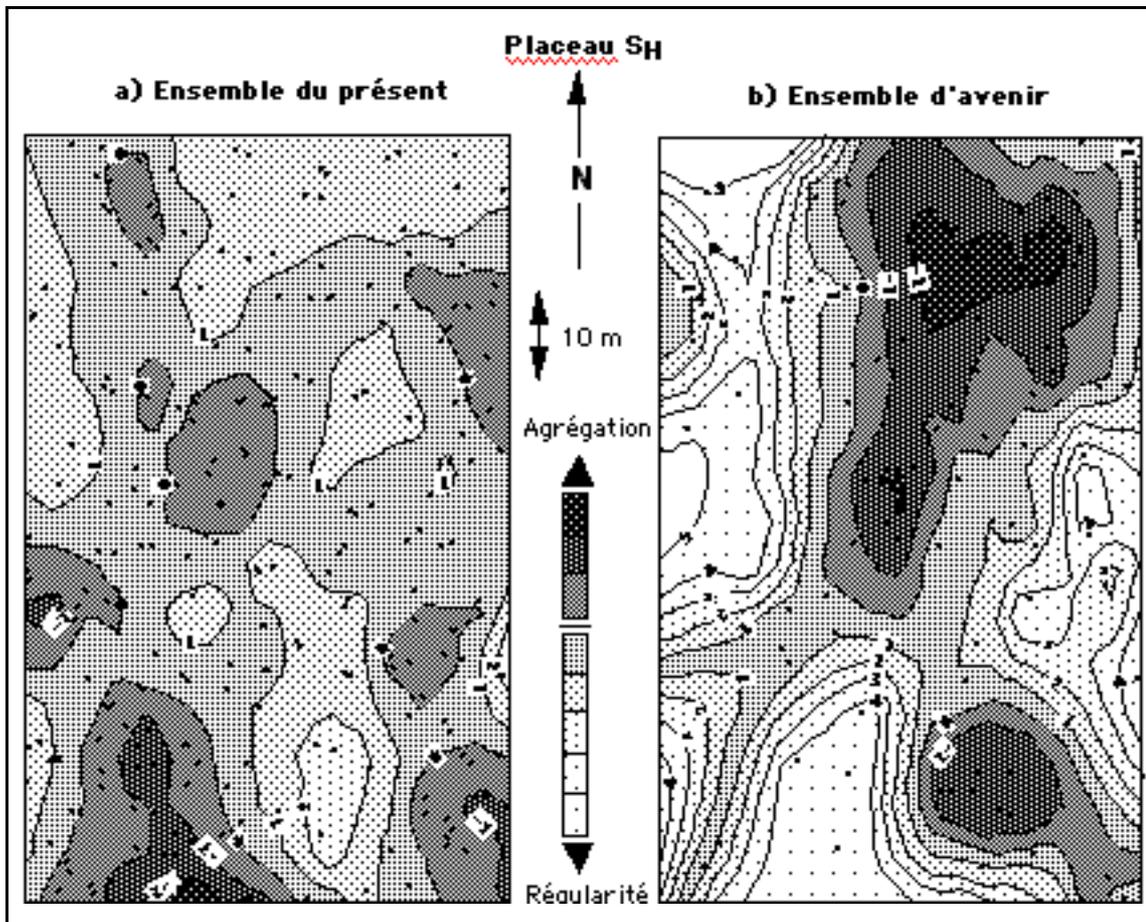


Figure 5.19. Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ des arbres du présent et d'avenir du plateau S_H , pour : **a)** $d = 6$ m et **b)** $d = 5$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - L_i(d) = 0$).

5.2.7.3 - Cas des plateaux P_R et P_S

Les analyses préliminaires (cf. fig. 5.13) ont montré que les fonctions de Ripley estimées pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh des plateaux P_R et P_S , présentent une divergence vers l'agrégation à grande distance, qui toutefois ne dépasse pas le seuil significatif en P_S . Les seuils de confiance d'une répartition aléatoire, estimés à partir de simulations de Monte Carlo, indiquent qu'en P_R la déviation vers l'agrégation est significative dès 3 m, témoignant d'une forte hétérogénéité à l'intérieur du plateau (Szwagrzyk 1991), alors qu'en P_S la fonction de Ripley reste à l'intérieur de l'enveloppe de confiance (fig. 5.20a). Les cartes d'interpolation réalisées à partir des valeurs $d - \hat{L}_i(d)$ individuelles mettent cependant en évidence, une opposition entre des zones quasiment dépourvues d'individus (*i.e.* des parties récemment ouvertes

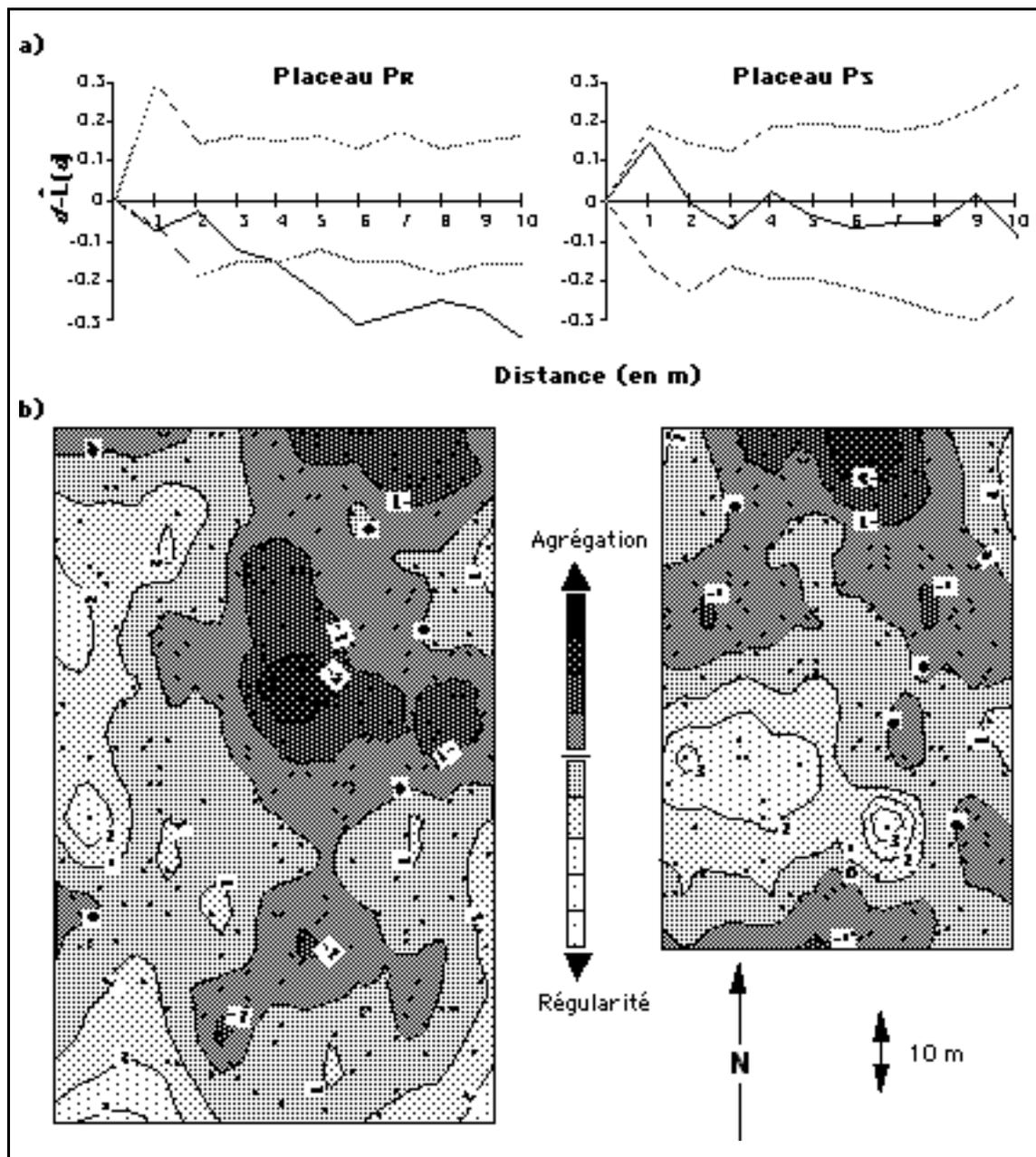


Figure 5.20. a) Graphes des fonctions de Ripley estimées pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh des placeaux P_R et P_S . — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % d'une répartition aléatoire, estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 100 séries aléatoires. b) Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour $d = 6$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - L_i(d) = 0$).

par des chablis comme en témoignent la présence au sol, de troncs non encore décomposés) et des portions beaucoup plus denses sur les deux placeaux (fig. 5.20b). En P_S , où les arbres d'avenir sont très peu présents, les parties denses correspondent alors à la forêt intacte, non perturbée.

Pour le placeau P_R , le graphe de la fonction de Ripley, estimée pour les arbres du présent uniquement, oscille autour de l'axe d'une répartition

aléatoire stricte alors que pour les arbres d'avenir, la courbe dévie rapidement vers une agrégation significative (fig. 5.21a et b).

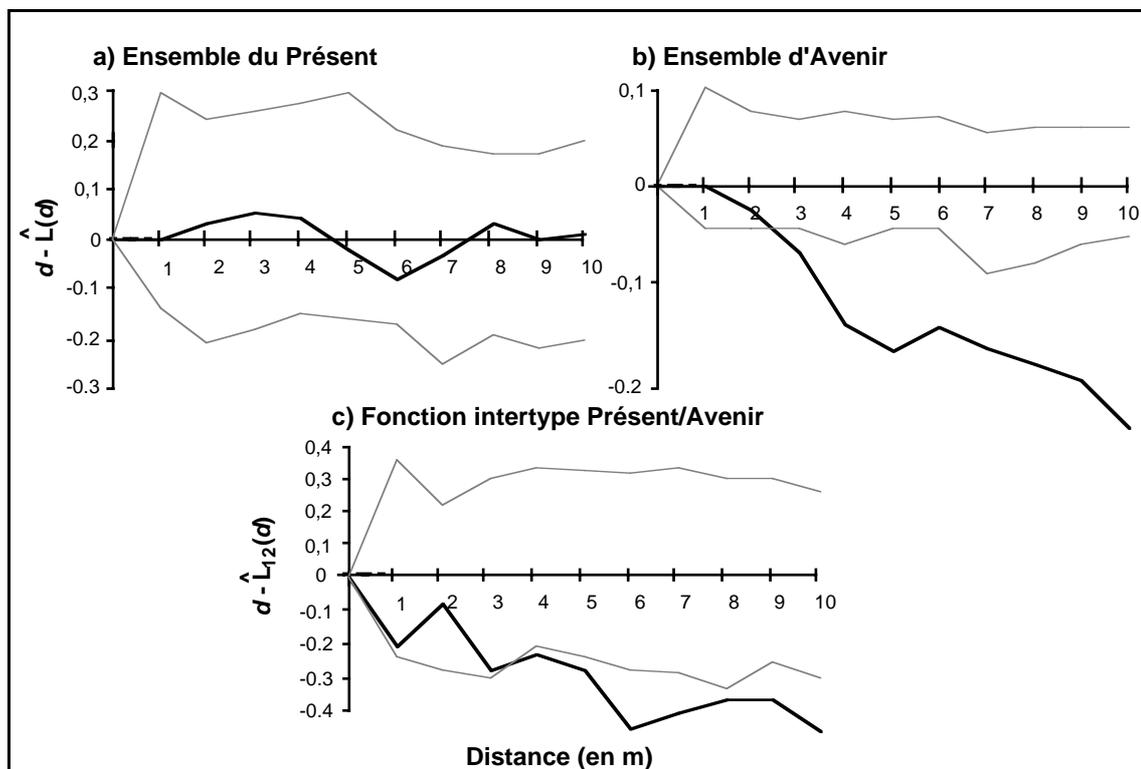


Figure 5.21. Graphes des fonctions de Ripley et intertype estimées pour le plateau P_R . — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % d'une répartition aléatoire, estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 100 séries aléatoires.

Le pic important à 5 m s'avère donc causé par un noyau de concentration des jeunes individus, que l'on peut estimer proche d'une surface de 75 m², la chute de la courbe au-delà de 6 m s'expliquant par la rencontre d'autres zones à forte densité en arbres d'avenir. La fonction intertype (fig. 21c) dépasse également le seuil significatif au-delà de 3 m, montrant un effet d'attraction entre les arbres du présent et les arbres d'avenir.

Les cartes de la figure 5.22 montrent donc, outre des ouvertures récentes, une juxtaposition d'unités structurales (dont certaines comportent de nombreux arbres d'avenir), qui correspondent probablement à des portions de forêt d'âges différents. Le noyau de concentration des arbres d'avenir étant également une zone de forte densité en individus du présent, une hypothèse plausible, et confirmée par la physionomie du peuplement à cet endroit, est que cet emplacement correspond à un chablis en cours de cicatrisation ; la forte densité en arbres d'avenir indique en effet, qu'il s'agit d'un site de régénération au sein duquel on trouve également bon nombre d'individus ayant déjà atteint le stade adulte. Ces arbres appartiennent tous

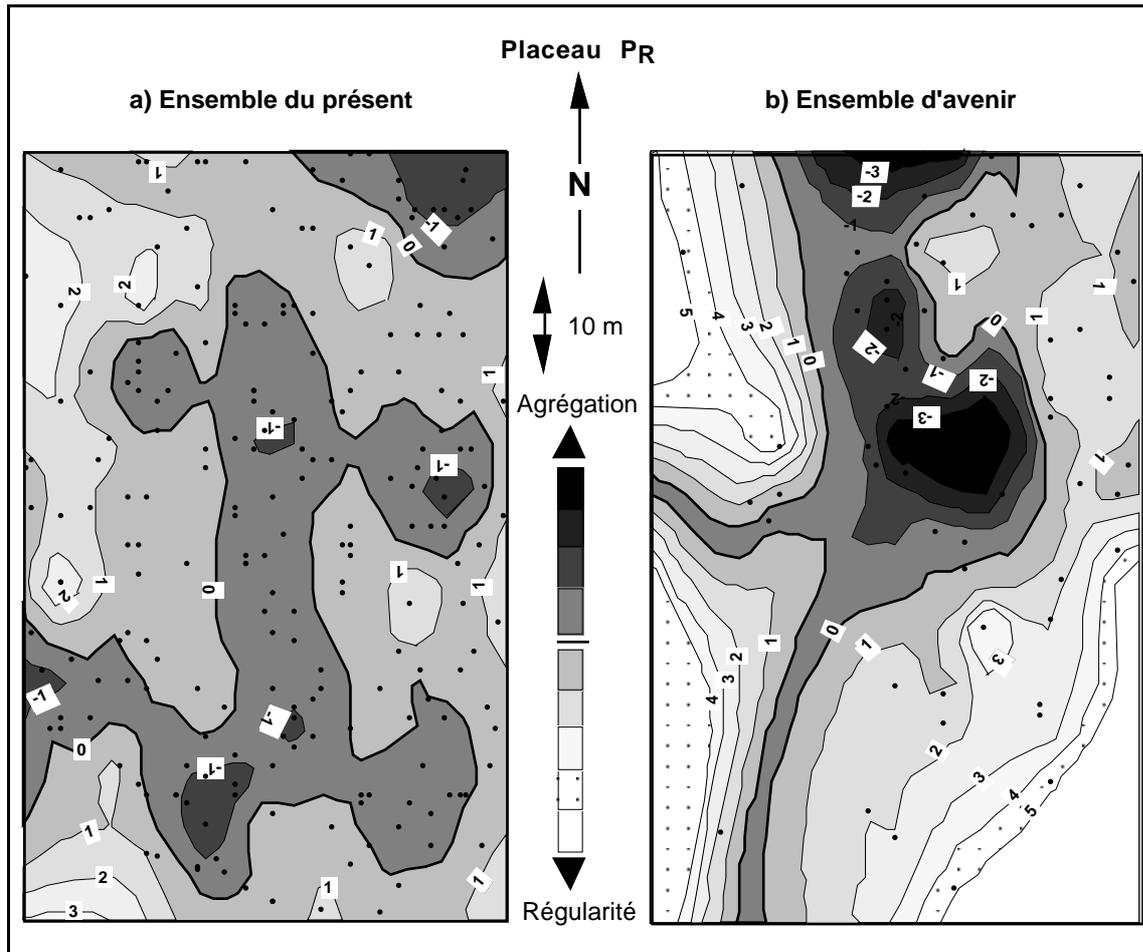


Figure 5.22. Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ des arbres du présent et d'avenir du plateau P_R , pour : **a)** $d = 6$ m et **b)** $d = 5$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - L_i(d) = 0$).

à des espèces des ES I et II, mais encore de petite taille. Près d'un tiers d'entre eux sont des *Vateria indica* dont le diamètre moyen excède à peine 30 cm pour une hauteur moyenne de 23 m.

On note également pour le plateau P_R , que le début de la courbe de la fonction de Ripley (pic à 1 m) estimée pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh (cf. fig 5.20), se comporte de manière semblable à celle de S_H ; ces deux placeaux se trouvent en fait dans des positions topographiques similaires, c'est-à-dire en fortes pentes, favorables aux situations de proximité (cf. § 5.2.7.2) ; 23 % des individus ont au moins un voisin à une distance ≤ 1 m, et la moitié de ces couples (puisque l'on observe à cette distance, seulement trois groupes de plus de deux individus) sont mixtes présent/avenir, ce que la fonction intertype décrit comme un phénomène attractif presque significatif, compte tenu des densités respectives des deux catégories.

5.3 - Conclusions de l'analyse structurale

L'étude d'un petit nombre de situations particulières met en évidence des variations assez importantes de l'organisation locale du peuplement. Un certain nombre de traits caractéristiques par type de situation se dégagent en effet de l'analyse structurale. On retiendra :

– pour les placeaux non perturbés (pas de chablis visibles) :

(1) Une tendance à l'accumulation d'individus de gros diamètre dans le peuplement, due à l'importance prise par certaines populations comme *Dipterocarpus indicus*. Cette caractéristique induit des surfaces terrières très supérieures à la moyenne de la forêt.

(2) Une dilatation verticale du peuplement d'autant plus importante que la topographie est plane et homogène sur une grande surface. Elle s'exprime par une remontée du niveau moyen d'installation des espèces (peut-être liée à une meilleure fertilité des zones peu pentues), mais surtout de leur point de libération, ce qui traduit l'intensité de la compétition interindividuelle pour la ressource lumineuse qui pousse les individus à surcimer leurs concurrents.

(3) Une réduction de la diversité spécifique liée à l'homogénéisation des faibles conditions d'éclairage du sous-bois. Dans les cas extrêmes (zones de plateau) un petit nombre d'espèces domine largement le peuplement.

(4) Les points (2) et (3) conduisent à une très forte individualisation des ensembles structuraux avec apparition de strates, chacune largement dominée par l'une des espèces principales.

(5) En situation de replat des interfluves (crêtes et plateaux), une répartition spatiale régulière des adultes qui reflète une mise à distance des individus les uns par rapport aux autres. Elle s'accompagne d'un rejet des jeunes individus au niveau des trouées de la canopée lorsque l'éclairage du sous-bois est limité (plateaux).

(6) Dans les fortes pentes, l'hétérogénéité du milieu favorise au contraire, l'apparition de situations de proximité plus nombreuses que ne le laisserait supposer le hasard. On trouve alors fréquemment les jeunes très près des adultes.

– par contraste, pour les zones perturbées (présence d'ouvertures et d'arbres au sol) :

(1) Des distributions diamétriques irrégulières, souvent déficitaires dans les grandes classes et excédentaires au niveau des petites (cohortes de régénération). La densité reste alors assez forte pour une surface terrière plutôt faible.

(2) Un tassement général du peuplement qui n'atteint qu'une faible hauteur moyenne ; les individus poussant en situation plus ouverte n'ont pas besoin de surcimer leurs concurrents pour s'installer et ont donc un point de libération assez bas.

(3) Une augmentation de la richesse et de la diversité spécifiques due à l'apparition d'espèces héliophiles et pionnières dans les ouvertures. La dominance est alors beaucoup mieux partagée entre les différentes espèces (forte équitabilité).

(4) On assiste alors à un télescopage des ensembles structuraux d'où une structure verticale continue du sous-bois à la canopée.

(5) Une répartition spatiale en agrégats qui reflète la juxtaposition des différentes phases sylvigénétiques allant de l'ouverture à la forêt intacte en passant par divers stades de cicatrisation.

L'analyse des structures en place à un instant donné d'observation, ne renseigne qu'indirectement sur les processus dynamiques de la sylvigénèse. La difficulté rencontrée en forêt dans l'acquisition de mesures dynamiques à long terme, renvoie bien souvent les interprétations du fonctionnement de l'écosystème au rang de spéculations plus ou moins vraisemblables. Cependant, le développement depuis quelques années, des méthodes de simulation et des outils informatiques qui permettent leur mise en œuvre, fournit un moyen pertinent de tester la validité de certaines hypothèses, tout en forçant à une formalisation des processus. Au fil de la typologie, l'analyse de la répartition spatiale des individus s'est révélée être à la fois un descripteur synthétique de la structure du peuplement et un des paramètres essentiels de l'interprétation du fonctionnement. C'est un domaine bénéficiant par ailleurs de bases théoriques concernant en particulier les processus ponctuels spatiaux, et qui peut s'avérer intéressant pour la compréhension des mécanismes biologiques. Le chapitre suivant tente donc, à partir des

informations fournies par l'étude des différents modèles de répartition, d'identifier quels sont les processus spatiaux susceptibles de rendre compte des structures observées.

6 - TENTATIVE DE FORMALISATION DES PROCESSUS SPATIAUX

6.1 - Introduction : les processus ponctuels spatiaux

Diggle (1983) définit un modèle ponctuel spatial comme "*...a set of locations, irregularly distributed within a region of interest which have been generated by some unknown random mechanism*" et un processus ponctuel spatial comme "*...any stochastic mechanism which generates a countable set of events x_i in the plane*".

On distingue classiquement les processus ponctuels spatiaux en fonction du modèle de répartition (aléatoire, agrégatif ou régulier) qu'ils génèrent et de l'origine, endogène ou exogène, des contraintes spatiales qu'ils imposent. Ces processus peuvent être uni, bi ou multivariés, selon qu'ils concernent une, deux ou plus de deux catégories de points. Les processus univariés de base sont :

(1) le processus poissonnien (Neyman 1939) correspondant à des réalisations aléatoires uniformes et indépendantes des variables coordonnées x et y ,

(2) les processus agrégatifs à origine endogène ("*Poisson cluster processes*" de Neyman & Scott 1958) réalisant des événements dits "*parents*" selon un processus poissonnien puis par contagion, des événements "*enfants*" dont la densité et la position sont déterminées pour chacun des parents par des fonctions densité de probabilité,

(3) les processus agrégatifs à origine exogènes ou processus de Cox (1955), pour lesquels la densité des points, constante pour toutes les sous-

unités de la région d'étude sous un processus poissonnien, devient une variable fonction de l'hétérogénéité du milieu,

(4) les processus d'inhibition à origine endogène (Matérn 1960), qui imposent une distance minimum entre les points ("*hard-core processes*" de Ripley 1977 ou "*simple inhibition processes*" de Diggle *ibid.*), ou dissuadent simplement l'apparition de voisins dans un certain rayon ("*soft-core processes*").

Ces processus sont en principe définis par leurs fonctions d'intensité de second ordre, mais la forme exacte de $K(d)$ n'est cependant connue que pour deux cas particuliers, le processus poissonnien et le processus agrégatif à origine endogène. Bien que fournissant un cadre théorique intéressant, dans la pratique leur utilisation reste assez délicate et nécessite un recours intensif à la simulation.

A partir de travaux sur les processus ponctuels de Markov (Strauss (1975), Preston (1977), Ripley (1977, 1979b), Ripley & Kelly (1977)), une procédure générale de simulation, assez souple est proposée par Diggle (*ibid.*). Elle introduit, par l'intermédiaire d'une fonction d'interaction, une forme de dépendance locale entre les événements qui permet de simuler tous les types de répartition spatiale (aléatoire, agrégée ou régulière), y compris multivariés. La procédure ne préjuge cependant pas forcément des mécanismes biologiques qui sont à l'origine des modèles de répartition. Ainsi, la simulation d'un modèle agrégatif ne permettra pas, par exemple, de discriminer un mécanisme endogène (par contagion) d'un mécanisme exogène (processus de Cox).

La simulation débute par la génération initiale de N points dans une région A , selon un processus poissonnien (N correspondant au nombre total de points que l'on désire obtenir). Par une série d'effacements-remplacements, la procédure converge peu à peu vers un processus ponctuel de Markov ; un point x_i , choisi au hasard parmi les N réalisations initiales, est effacé puis remplacé par un nouveau point y , généré aléatoirement dans A et retenu avec une probabilité :

$$p(y) = \left[\prod_{i=1}^{N-1} h\{d(x_i; y)\} \right] / k^{N-1}$$

où, N , est le nombre total de points que l'on désire générer,
 $d(x_i, y)$, la distance entre y et chacun des $N - 1$ points x_i déjà
 présents,

k , la borne supérieure de la fonction $h(d)$,

$h(d)$, une fonction décrivant l'interaction entre deux points telle que :

$$h(d) = \begin{cases} a, & 0 \leq d < \delta, \\ b, & \delta \leq d < \rho, \\ c, & d \geq \rho. \end{cases}$$

avec, a , b et c , des valeurs de $h(d) \leq k$,

δ et ρ , des constantes définissant la portée des interactions.

Le point y est conservé si la probabilité $p(y)$ est supérieure ou égale à celle d'un événement aléatoire (tirage d'un nombre aléatoire entre 0 et 1 selon une loi uniforme), sinon il est rejeté et un nouveau point y est généré, ainsi de suite jusqu'à acceptation. En principe $4N$ remplacements sont suffisants pour converger vers un processus ponctuel de Markov (Ripley 1979b), c'est-à-dire que la position de chaque nouveau point retenu ne dépend plus alors que de la position de ses voisins. La procédure peut être étendue à des processus bivariés si l'on définit les fonctions $h_{11}(d)$, $h_{22}(d)$ et $h_{12}(d)$ régissant les interactions entre des points de type 1 et 2 (Diggle *ibid.*).

Les programmes en Pascal présentés en annexe 1c, couplent cette procédure à celle de Monte Carlo afin de fournir un intervalle de confiance des processus simulés. S'agissant de processus conditionnés, on considère généralement qu'une vingtaine de simulations suffisent à fournir une enveloppe de confiance à 90 % (Penttinen *et al.* 1992).

Ripley (1977) précise qu'il ne connaît malheureusement aucune méthode statistique formelle pour estimer les paramètres des fonctions d'interaction à partir des données. Un jeu de paramètres initiaux peut être fourni par l'examen détaillé des variations de $\hat{K}(d)$, puis testé par simulation et peu à peu ajusté en cherchant à minimiser l'écart entre $K(d)$ simulée (ou théorique) et observée (Diggle 1983). Le problème réside dans le fait que $K(d)$ est une fonction de distribution cumulative à partir de laquelle il est difficile d'estimer l'intensité et la portée de l'interaction qui s'exerce entre les points. Getis (1984) contourne la difficulté en considérant $\Delta\hat{L}(d)$, la variation de $\hat{L}(d)$ à chaque pas de distance par rapport à la valeur précédente, qui en principe est constante sous un processus poissonien. Stoyan *et al.* (1987), proposent de réserver $K(d)$ (ou $L(d)$) pour les tests de répartition spatiale et

d'utiliser, pour l'analyse des processus spatiaux, une fonction de densité de la distance interpoint, appelée $g(d)$ ou fonction de corrélation de paire¹ qui est estimée par :

$$\hat{g}(d) = \sum_{i \neq j} w(d_{ij} - d) / ((N / A)^2 \cdot 2\pi d \cdot s(d))$$

où, d_{ij} , correspond à la distance séparant les points i et j ,

N , au nombre total d'individus,

A , à la surface du plateau en m^2 ,

$s(d)$, est un facteur de correction des effets de bordure, valable pour $0 < d < a$ et donné, pour un rectangle de taille $a \times b$, avec $a < b$, par :

$$s(d) = ab - d(2a + 2b - d) / \pi,$$

$w(d_{ij} - d)$, est une fonction de lissage de $\hat{g}(d)$, telle que :

$$w(d_{ij} - d) = \begin{cases} \frac{3}{4\delta} \left(1 - \frac{(d_{ij} - d)^2}{\delta^2} \right), & \text{si } -\delta < d_{ij} - d < \delta, \\ 0, & \text{sinon.} \end{cases}$$

Le lissage est réalisé par la prise en compte de manière décroissante dans l'estimateur, des distances interpoints comprises entre $d \pm \delta$. Le grain de lissage de $\hat{g}(d)$ est déterminé par le choix de δ , qu'il est conseillé de faire varier entre $0,1/\sqrt{N/A}$ et $0,2/\sqrt{N/A}$. La fonction $g(d)$, qui prend la valeur 1 sous un processus poissonnien strict, devient > 1 pour un processus agrégatif (les distances interarbres voisines de d sont plus fréquentes que sous un processus poissonnien) et < 1 pour un processus d'inhibition (les distances interarbres voisines de d sont plus rares que sous un processus poissonnien). La fonction de corrélation de paire présente l'avantage, par rapport à $K(d)$, de refléter directement l'intensité et la portée des phénomènes (fig. 6.1), mais ne permet pas, par contre, de test de confiance (Penttinen *et al. ibid.*).

A partir de la formule de $\hat{g}(d)$, on obtient facilement la forme bivariée $\hat{g}_{12}(d)$ en prenant d_{ij} comme la distance séparant les points i de type 1 des points j de type 2 et en remplaçant $(N / A)^2$ par $(n_1 / A) \cdot (n_2 / A)$, n_1 et n_2 correspondant respectivement au nombre d'individus de type 1 et 2 (Stoyan 1988, Penttinen *et al. ibid.*). Les programmes de calcul sont édités en annexe 1d.

¹ Les auteurs mettent ici en relation $K(d)$ et $g(d)$ d'une manière analogue aux fonctions de répartition et de densité de probabilité des variables aléatoires.

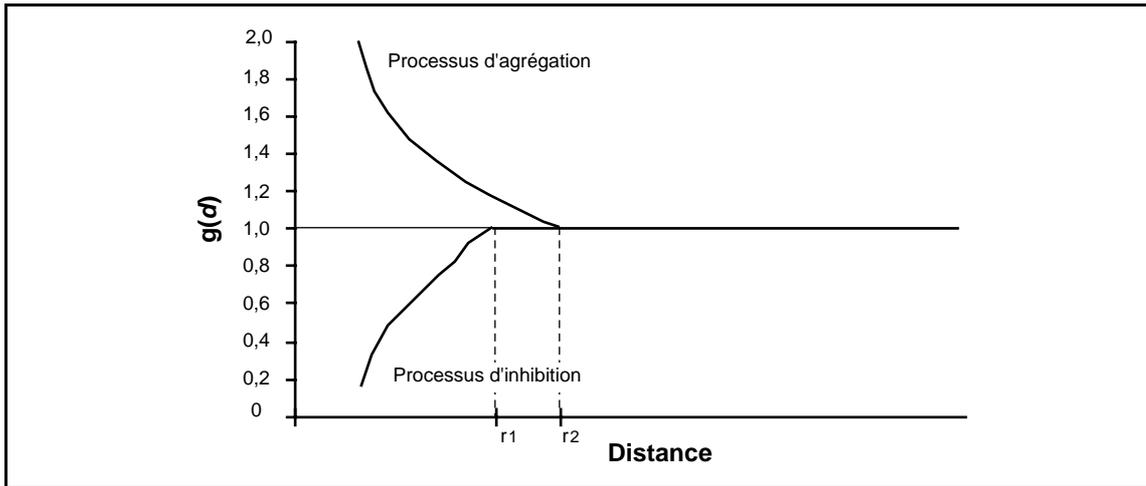


Figure 6.1. Formes caractéristiques de la fonction $g(d)$ pour un processus d'inhibition d'une portée (rayon d'action) égal à r_1 et un processus d'agrégation d'une portée égal à r_2 .

6.2 - Application aux placeaux étudiés

6.2.1 - Les cas d'inhibition compétitive

Il s'agit des situations de mise à distance décrites pour les placeaux R_H et R_R (cf. § 5.2.7.1).

Dans les deux cas $\hat{g}(d)$ prend des valeurs < 1 qui révèlent des processus d'inhibition (fig. 6.2) conformément aux modèles de répartition spatiale détectés par la fonction de Ripley (cf. fig. 5.14).

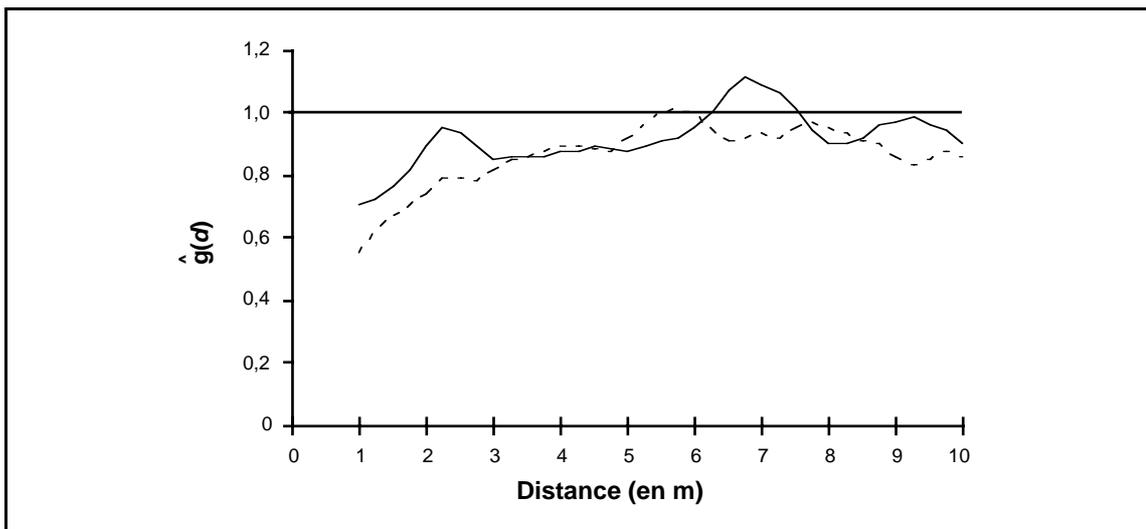


Figure 6.2. Fonctions de corrélation de paire estimées pour les arbres du présent des placeaux — R_H et - - - R_R , avec un grain de lissage $\delta = 0,9$.

Elles indiquent en outre : (1) que les processus d'inhibition diminuent progressivement d'intensité avec la distance ($\hat{g}(d)$ augmente avec d dans la première partie des courbes) ; (2) qu'ils ont des rayons d'action respectifs d'environ 6 m en R_H et 5 m en R_R (points où $\hat{g}(d)$ atteint la valeur 1), au-delà desquels les fluctuations de la fonction peuvent être considérées comme aléatoires autour de l'axe d'un processus poissonnien ($g(d) = 1$).

Ripley (1977), propose de modéliser ce type de répulsion par une fonction d'interaction de la forme :

$$h(d) = \begin{cases} 0, & d \leq \delta, \\ \exp\{\gamma(d - \rho)\}, & \delta < d \leq \rho, \\ 1, & d > \rho \end{cases}$$

où le premier terme impose une distance minimum δ entre les points, le second dissuade l'apparition de voisins entre δ et ρ , créant un modèle régulier et le troisième génère une répartition aléatoire au-delà de ρ .

Pour les situations observées (placeaux R_H et R_R), les fonctions de Ripley estimées avec un pas de distance de 1 m, ne détectent pas de mise à distance absolue entre les points (*i.e.* de phénomène "*hard-core*" tel que $K(d) = 0$ pour $d \leq \delta$). Il existe néanmoins une distance minimum entre les événements assimilés à des points représentant le centre de la base du tronc, due à la dimension physique des arbres. Il conviendrait donc d'introduire autour de chaque individu une zone d'exclusion correspondant à la moitié de son diamètre, ce qui nécessiterait la prise en compte de la distribution des diamètres dans le modèle d'interaction, mais également d'une éventuelle corrélation spatiale entre les variables (notion de processus ponctuel marqué, *cf.* Penttinen *et al.* 1992). Dans une première approche des processus spatiaux, on négligera cependant cet aspect. Dans la fonction d'interaction, δ pourra alors prendre la valeur 0 afin que deux individus ne se superposent pas et ρ les valeurs respectives de 6 m en R_H et 5 m en R_R .

L'ajustement du dernier paramètre γ est réalisé de manière empirique, par des essais de simulation de processus ponctuels de Markov. On en déduit les fonctions d'interaction :

$$\text{– Placeau } R_H : \quad h(d) = \begin{cases} 0, & d = 0, \\ \exp\{0,08 \cdot (d - 6)\}, & 0 < d \leq 6, \\ 1, & d > 6. \end{cases} \quad (1)$$

$$\text{– Placeau } R_R : \quad h(d) = \begin{cases} 0, & d = 0, \\ \exp\{0,12 \cdot (d - 5)\}, & 0 < d \leq 5, \\ 1, & d > 5. \end{cases} \quad (2)$$

(1) et (2) satisfont assez bien à la description des modèles de répartition observés sur chacun des placeaux (fig. 6.3).

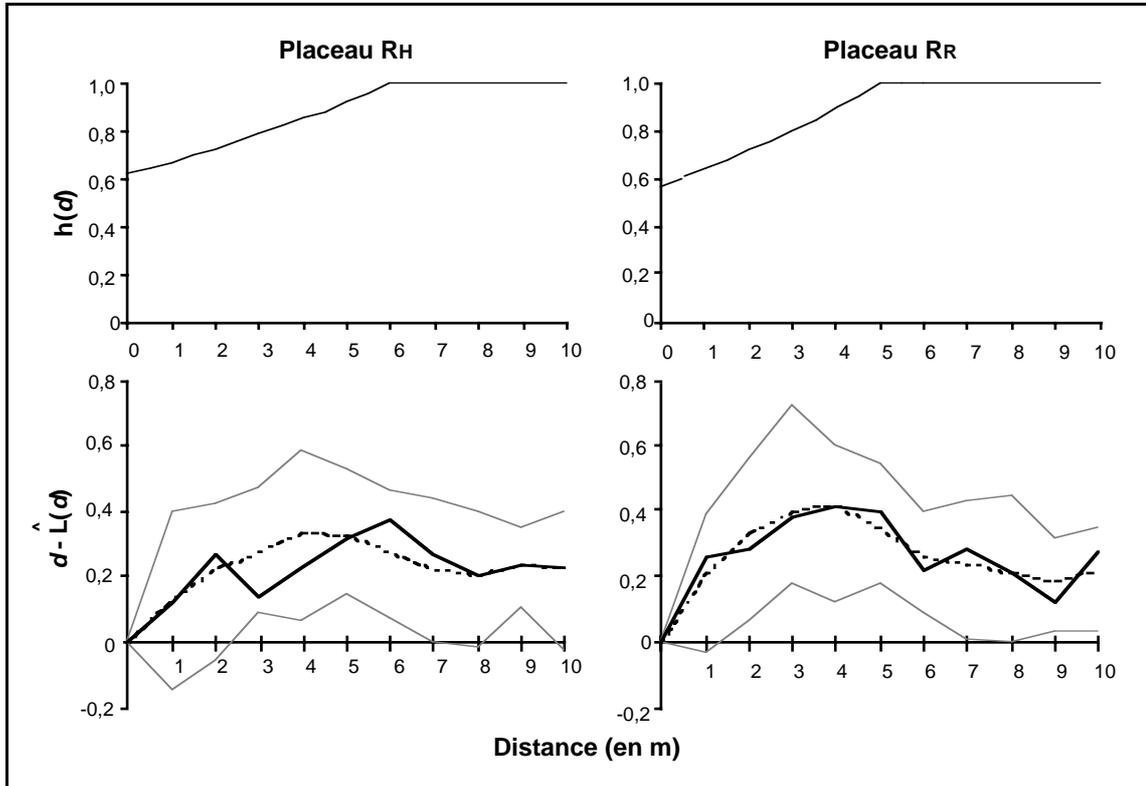


Figure 6.3. Graphes des fonctions d'interaction (1) et (2) pour les arbres du présent des placeaux R_H et R_R et fonctions de Ripley estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 20 séries de processus ponctuels de Markov conditionnés par $h(d)$. Fonctions de Ripley — observées (courbes réelles) et --- valeurs moyennes des 20 simulations. — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % des processus simulés.

Si les modèles simulés résument d'une certaine manière les structures spatiales observées, leur interprétation biologique est également intéressante ; l'interaction entre deux points introduite par les fonctions $h(d)$, pourrait reproduire une forme de compétition pour la lumière en défavorisant d'autant plus l'apparition de voisins qu'elle a lieu près d'individus déjà en place (épaississement du houppier au niveau du tronc comme dans le modèle de dynamique spatiale de Pascal *et al.* (1995a)). La procédure de simulation par effacements-remplacements pourrait alors s'interpréter comme une modalité plausible de la dynamique d'apparition (et de maintien) de structures régulières, où les probabilités d'acceptation des points disséminés au hasard représenteraient leurs chances de survie jusqu'à l'âge adulte. On notera

également que les modèles proposés conduisent à l'émergence de formes d'organisations circulaires plus ou moins altérées (fig. 6.4), ressemblant à celles décrites par Pascal (1995).

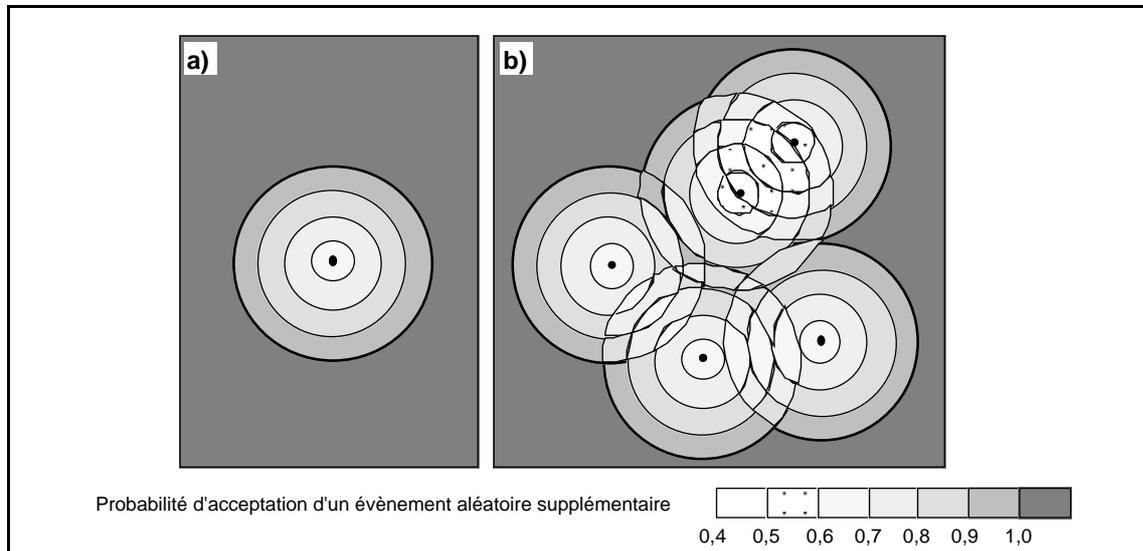


Figure 6.4. Formes d'organisations circulaires générées par les modèles d'inhibition simulés en R_H et R_R . La probabilité d'acceptation d'un évènement aléatoire supplémentaire diminue : **a)** en fonction inverse de la distance aux points déjà présents ; **b)** en fonction du nombre de voisins qui interagissent.

Un modèle d'interaction unique, s'appliquant à un ensemble hétérogène d'individus ne peut toutefois être qu'une simplification extrême de la réalité biologique, car il est difficile d'imaginer que toutes les espèces exercent ou subissent la même pression de compétition vis-à-vis de la lumière. Les espèces de sous-bois (comme *Humboldtia brunonis*) sont probablement assez peu sensibles à l'ombrage des grands arbres et n'exercent à coup sûr, aucun effet sur ces derniers. On a peut-être là une explication du premier pic que montre à 2 m, la fonction de corrélation de paire pour le plateau R_H (cf. fig. 6.2), qui possède en effet, au contraire de R_R , la particularité d'être très riche en espèces de sous-bois (cf. § 5.2.4).

Les graphes des fonctions de corrélation $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres du présent et arbres d'avenir des plateaux R_H et R_R sont donnés figure 6.5. Les deux courbes montrent des fluctuations plus ou moins importantes autour de 1. La figure 5.14d (cf. § 5.2.7.1) indique que pour le plateau R_R , $d - \hat{L}_{12}(d)$ reste à l'intérieur de l'enveloppe de confiance d'une répartition aléatoire (indépendance des deux catégories) ; les fluctuations de la fonction de corrélation de paire du plateau R_R peuvent donc être considérées comme aléatoires autour de l'axe d'un processus poissonnien ($g_{12}(d) = 1$).

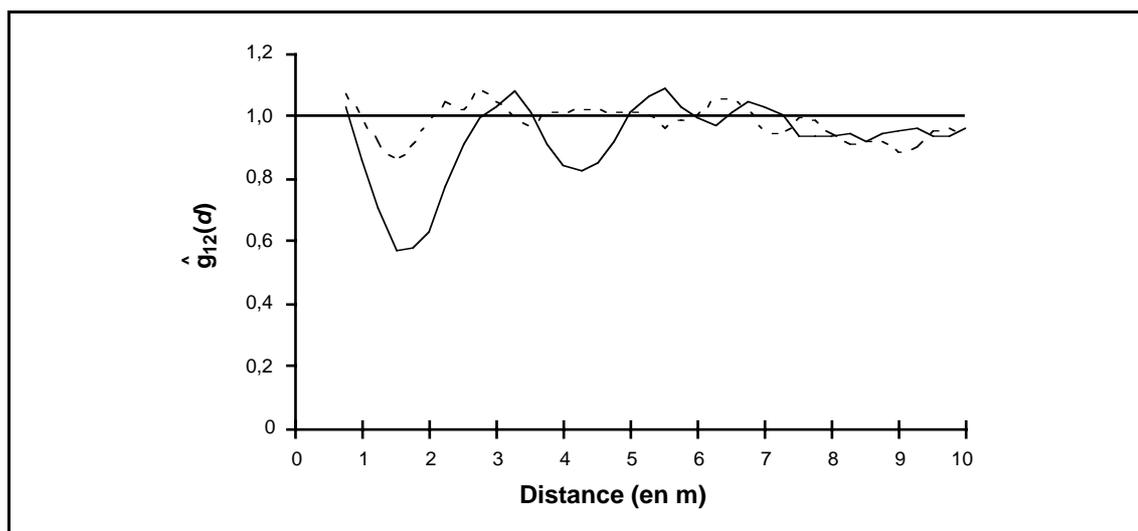


Figure 6.5. Fonctions de corrélation de paire $\hat{g}_{12}(d)$ entre les arbres du présent et les arbres d'avenir des placeaux — R_H et - - - R_R , avec un grain de lissage $\delta = 0,5$.

Par contre en R_H , la fonction intertype décrit, de 2 à 5 m, un effet répulsif significatif entre arbres d'avenir et arbres du présent (cf. fig. 5.14d) qui correspond au processus d'inhibition représenté par les deux premières dépressions de la fonction $\hat{g}_{12}(d)$ (fig. 6.5). Le fait d'avoir ici deux pics < 1 est assez surprenant et pourrait indiquer qu'il existe deux processus d'inhibition qui n'ont pas le même rayon d'action. Il serait alors naturel d'invoquer une nouvelle fois les différents comportements des espèces de sous-bois et de la canopée vis-à-vis de la compétition pour la lumière, les premières étant probablement plus tolérantes à l'ombrage des grands arbres que les secondes. Il n'a cependant pas été possible d'identifier ces mécanismes à partir des données, ni de mettre en évidence une quelconque hétérogénéité géographique à l'intérieur du placeau qui puisse justifier de deux processus d'inhibition distincts. On considérera donc un mécanisme unique, défavorisant la survie des jeunes qui apparaissent à $d \leq 5$ m d'un adulte.

Une autre caractéristique intéressante de la fonction de corrélation de paire du placeau R_H , concerne son comportement au voisinage de $d = 1$ m, indiquant qu'à cette distance le processus d'inhibition est inopérant. Cette partie de la courbe correspond à une légère déviation de $d - \hat{L}_{12}(d)$ vers des valeurs négatives (i.e. vers l'attraction cf. fig. 5.14d). Elle témoigne d'éléments favorables à la survie des jeunes très près des adultes, susceptibles de contrecarrer le manque de lumière, comme par exemple un sol plus riche (litière, pluviolessivats, courants de capillarité créés par les racines des grands arbres (Pascal 1995)). En R_R , où la position topographique du

placeau permet une meilleure disponibilité de la lumière en sous-bois, les deux catégories restent indépendantes.

Ces observations conduisent à envisager la simulation de processus ponctuels de Markov bivariés, conditionnés par :

– Placeau R_H :

$$h_{PrPr}(d) = (1)$$

$$h_{AvAv}(d) = \begin{cases} 0, & d = 0, \\ 1, & d > 0. \end{cases}$$

$$h_{PrAv}(d) = \begin{cases} 0, & d = 0, \\ 1, & 0 < d \leq 1, \\ \exp\{0,15 \cdot (d - 5)\}, & 1 < d \leq 5, \\ 1, & d > 5. \end{cases}$$

– Placeau R_R :

$$h_{PrPr}(d) = (2)$$

$$h_{AvAv}(d) = \begin{cases} 0, & d = 0, \\ 1, & d > 0. \end{cases}$$

$$h_{PrAv}(d) = \begin{cases} 0, & d = 0, \\ 1, & d > 0. \end{cases}$$

La figure 6.6 montre que les fonctions d'interaction définies ci-dessus permettent d'obtenir d'assez bonnes reproductions des modèles observés, en particulier pour les arbres du présent et pour l'interaction présent/avenir.

6.2.2 - Les situations de proximité

Il existe des voisins très proches les uns des autres sur tous les placeaux, mais seul S_H présente un pic d'agrégation significatif à $d \leq 1$ m (cf. fig. 5.17). La fonction de corrélation de paire, estimée pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh, met clairement en évidence un processus d'agrégation d'assez forte intensité et d'une portée d'environ 1 m (fig. 6.7).

De manière plus surprenante, $\hat{g}(d)$ révèle également l'existence d'un processus d'inhibition opérant jusqu'à 3,5 m que l'on peut rendre responsable du pic de régularité significatif détecté à cette distance par la fonction de Ripley (cf. fig. 5.17a). Une première interprétation (cf. § 5.2.7.2) avait conduit à attribuer cette régularité à l'isolement des couples formés à $d \leq 1$ m. Or elle apparaît ici comme la marque d'un véritable mécanisme d'inhibition qui s'atténue progressivement avec la distance et s'apparente de fait, aux

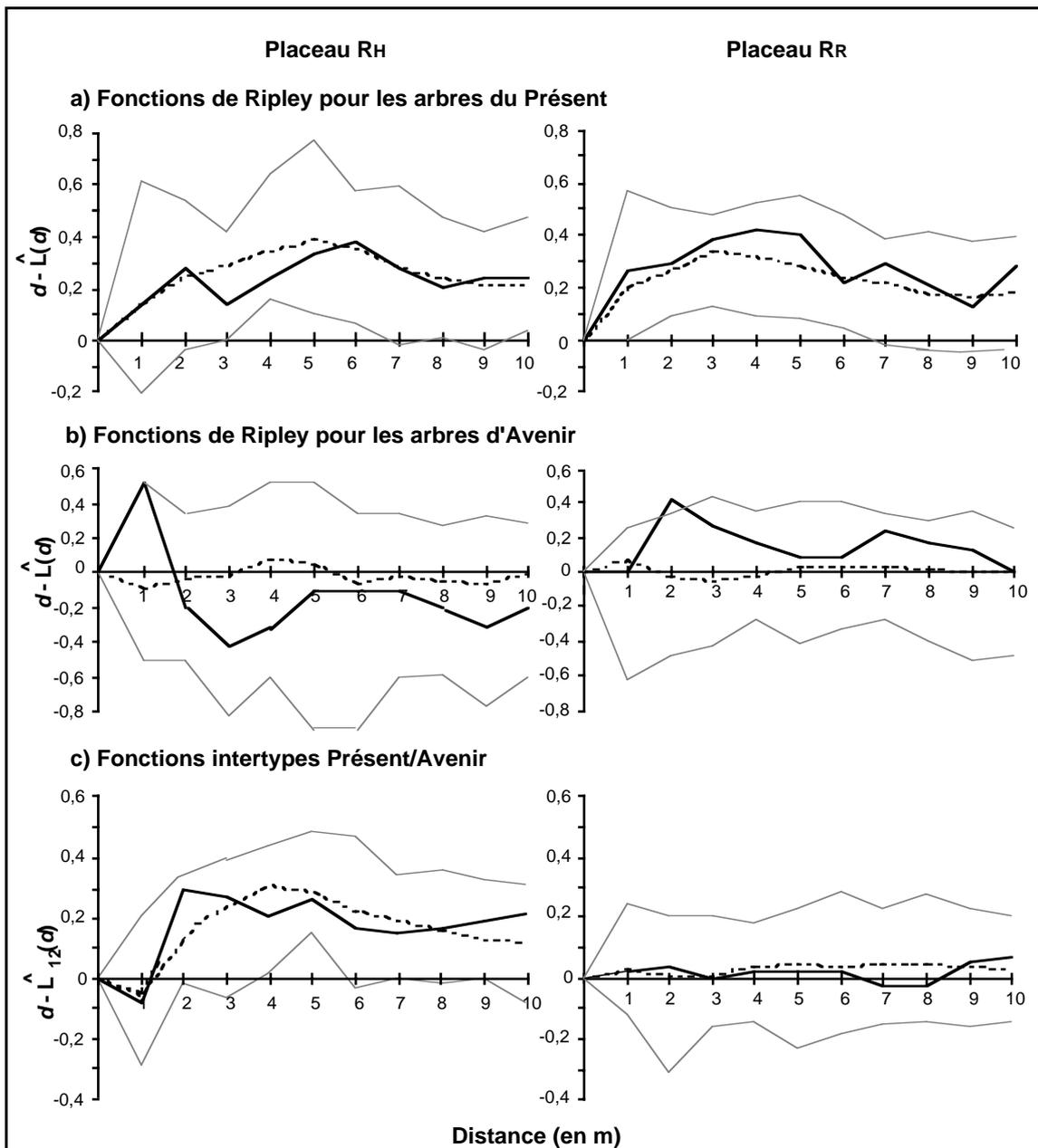


Figure 6.6. Graphes des fonctions de Ripley et intertypes des placeaux R_H et R_R , estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 20 séries de processus ponctuels de Markov bivariés, conditionnés par $h_{PrPr}(d)$, $h_{AvAv}(d)$ et $h_{PrAv}(d)$. Fonctions — observées (courbes réelles) et --- valeurs moyennes des 20 simulations. — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % des processus simulés.

phénomènes de compétition pour la lumière observés en R_H et R_R . On aurait donc sur le placeau S_H , deux mécanismes agissant en sens inverse et à des échelles spatiales différentes : (1) une inhibition compétitive du fait d'un peuplement relativement fermé (pas de perturbation majeure), mais d'un rayon d'action beaucoup plus faible qu'en situation de replat (apport latéral de lumière dû au décalage des couronnes le long de la pente, cf. profils de

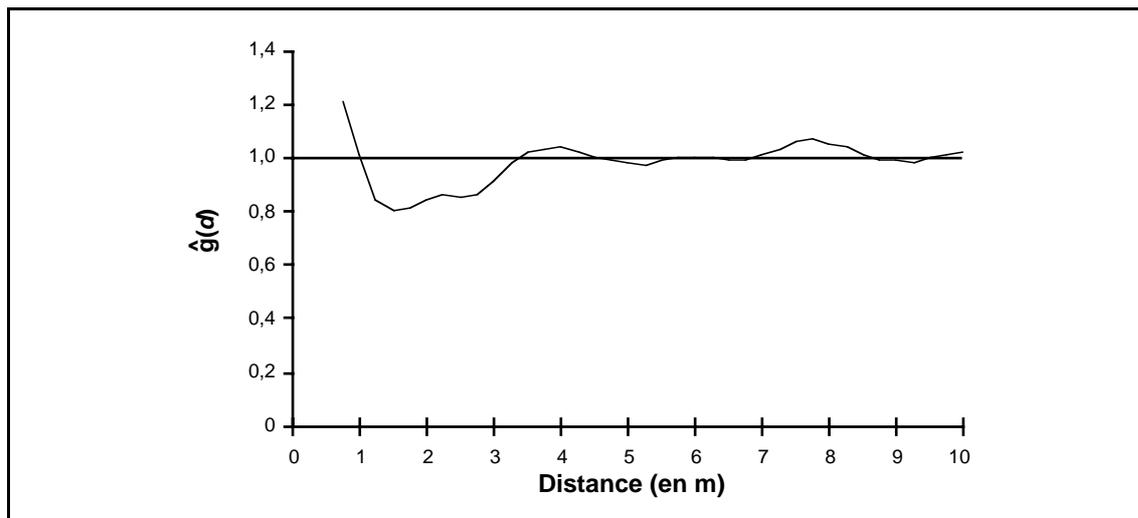


Figure 6.7. Fonction de corrélation de paire estimée pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm dbh du plateau S_H , avec un grain de lissage $\delta = 0,7$.

l'annexe 7), limitant la survie de voisins dans un rayon $\leq 3,5$ m ; (2) un processus agrégatif à très faible distance, favorisant l'installation et la survie de voisins très proches d'individus déjà en place.

Il devrait théoriquement être possible de tester cette double hypothèse par la simulation d'un processus ponctuel de Markov introduisant un élément d'agrégation pour $0 < d \leq 1$ et un élément de répulsion pour $1 < d \leq 3,5$. Le processus d'agrégation nécessite $h(d) > 1$ qui devient alors la borne supérieure de la fonction. Malheureusement, la procédure s'avère incapable de simuler un tel processus pour 313 individus dans un délai raisonnable, la probabilité $p(y)$ de retenir un point supplémentaire devenant extrêmement faible (k^{N-1} au dénominateur cf. § 6.1). Néanmoins, la consultation des cartes d'interpolation de la figure 5.18 (§ 5.2.7.2), confirme que les deux processus intéressent les mêmes individus et que la forme de $\hat{g}(d)$ ne provient pas d'une hétérogénéité régionale à l'intérieur du plateau. On peut par ailleurs simuler facilement un processus ponctuel de Markov n'introduisant que l'élément d'inhibition et montrer qu'il ne suffit pas à reproduire le pic d'agrégation à 1 m de la fonction de Ripley (fig. 6.8).

Les fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour les arbres du présent et $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres du présent et d'avenir, ont une forme voisine de celle estimée pour l'ensemble des individus (fig. 6.9). Elles mettent en évidence entre arbres du présent et entre arbres d'avenir et du présent : (1) un processus d'agrégation à très faible distance ($d \leq 1$ m) ; (2) un processus d'inhibition pour $1 < d \leq 3,5$ m.

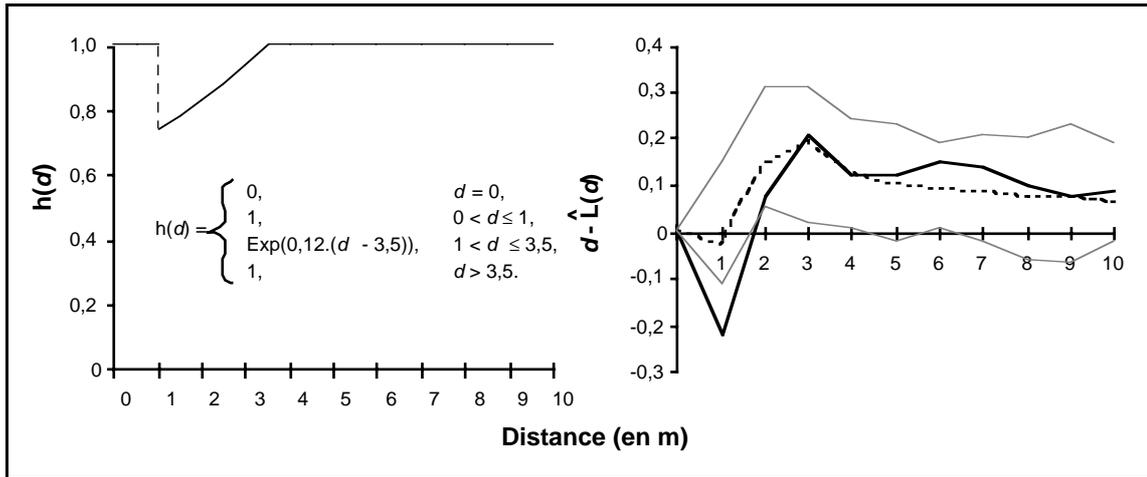


Figure 6.8. Graphes de la fonction d'interaction $h(d)$ pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm dbh du plateau S_H et de la fonction de Ripley estimée à partir de simulations de Monte Carlo sur 20 séries de processus ponctuels de Markov conditionnés par $h(d)$. Fonction de Ripley — observée (courbe réelle) et --- valeurs moyennes des 20 simulations. — Bornes de l'intervalle de confiance à 90 % des processus simulés.

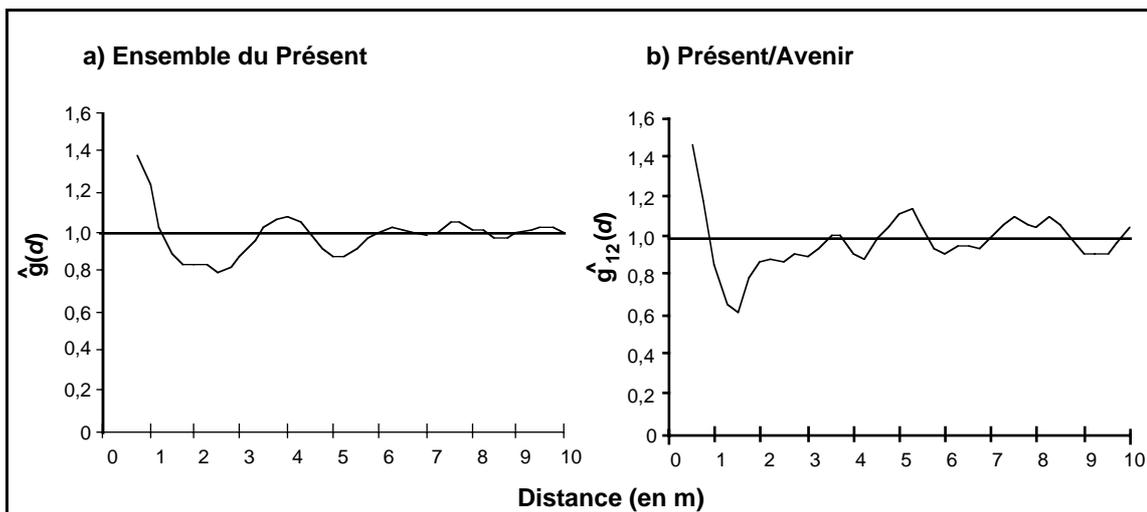


Figure 6.9. Fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour les arbres du présent et $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres du présent et arbres d'avenir du plateau S_H , avec des grains de lissage : **a)** $\delta = 0,7$; **b)** $\delta = 0,5$.

Concernant l'agrégation à très faible distance, un processus d'origine endogène (typiquement de reproduction végétative ou de dissémination groupée au pied de l'arbre mère) doit être, de toute évidence, écarté. Compte tenu de la situation particulière du plateau S_H , dans une forte pente ravinée par les eaux de pluie, l'hypothèse que l'on peut avancer est celle d'une répartition spatiale influencée par l'hétérogénéité du milieu (processus de Cox (1955)) ; l'installation des graines dans un tel contexte, est probablement facilitée par la rencontre d'un obstacle le long de la pente. Les individus déjà installés sont susceptibles de jouer ce rôle en retenant à la fois

les semences et la terre lessivée. Ce qui peut paraître surprenant, c'est qu'un certain nombre de ces situations de proximité se prolongent et que le jeune puisse atteindre le stade adulte. Mais il arrive fréquemment qu'un jeune arbre installé à proximité d'un individu plus grand, pousse de manière inclinée. On peut supposer que le décalage des couronnes le long de la pente, favorisant un apport latéral de lumière, joue également un rôle dans la survie d'individus côte à côte par rapport aux situations de replat où la lumière ne pénètre en sous-bois que verticalement à la faveur des trouées de la canopée.

Il semblerait donc que le processus d'agrégation à très faible distance puisse être assimilé à un mécanisme de type substitution de Pascal (1995 *cf.* § 3.1). Déjà plus ou moins mis en évidence à Uppangala (Loffeier 1989), le remplacement d'un arbre de la voûte par un jeune installé à proximité sans intervention de véritable trouée de la canopée, pourrait jouer un rôle important dans le renouvellement des phases matures (non perturbées par des chablis), en particulier dans les fortes pentes.

6.2.3 - Les zones perturbées

Les fonctions de corrélation de paire estimées pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh des situations perturbées, mettent en évidence plusieurs processus d'agrégation agissant à des échelles différentes et qui correspondent bien évidemment à la formation d'agrégats de taille variable (fig. 6.10).

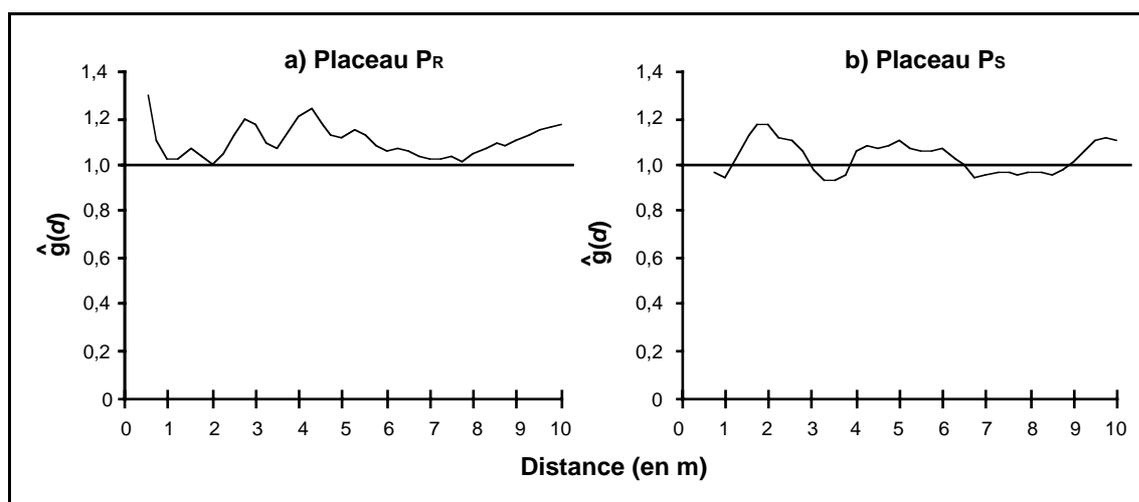


Figure 6.10. Fonctions de corrélation de paire estimées pour l'ensemble des individus ≥ 30 cm gbh des plateaux P_R et P_S , avec des grains de lissage : **a)** $\delta = 0,5$; **b)** $\delta = 0,7$.

On note également que la courbe du plateau P_R , adopte, au voisinage de $d = 1$, le même comportement qu'en S_H , détectant un processus d'agrégation à faible distance, que la fonction $d - \hat{L}(d)$ (cf. fig. 5.20 § 5.2.7.3) indique comme étant significatif. Les fonctions de corrélation de la figure 6.11 montrent que ce processus implique essentiellement des couples avenir/avenir et présent/avenir.

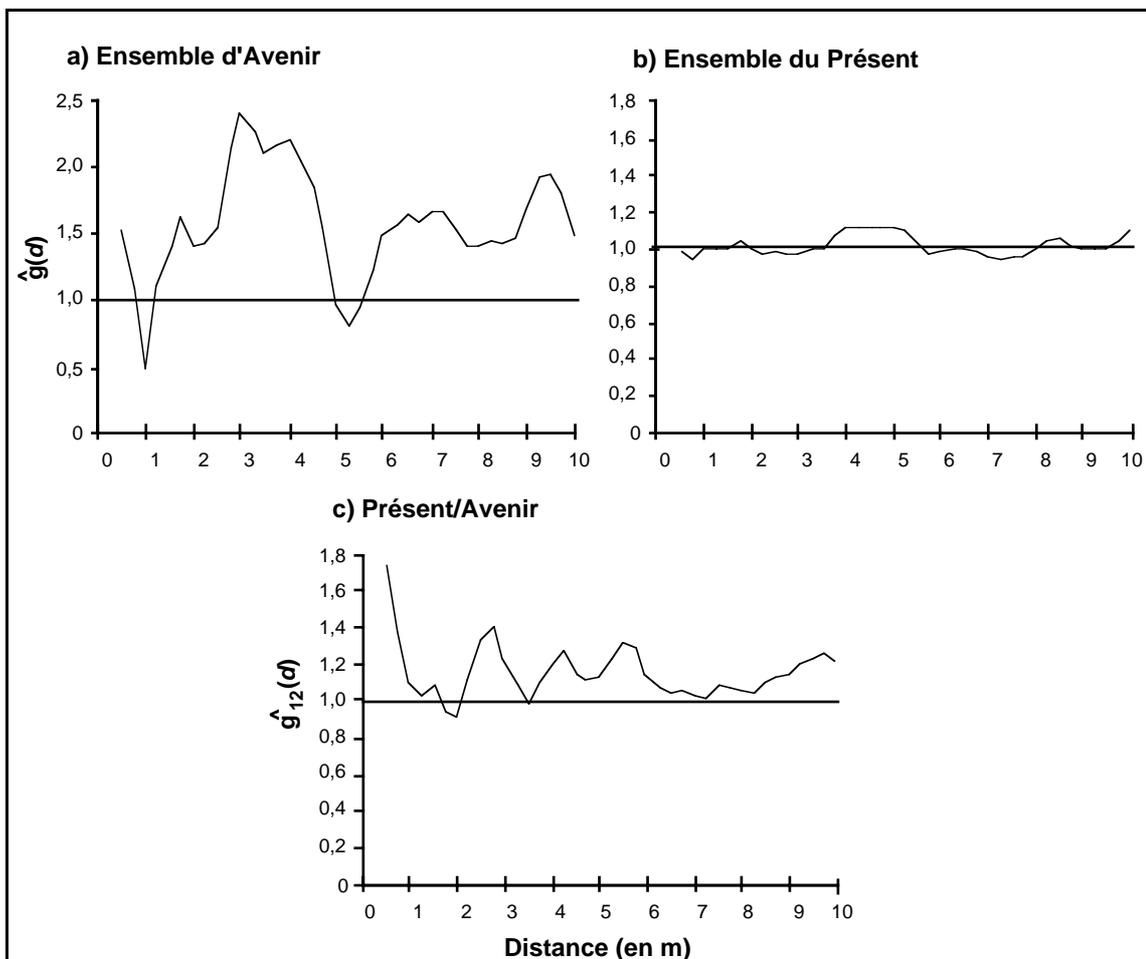


Figure 6.11. Fonctions de corrélation de paire $\hat{g}(d)$ pour les arbres d'avenir et pour les arbres du présent et $\hat{g}_{12}(d)$ entre arbres d'avenir et du présent du plateau P_R , avec des grains de lissage : **a)** et **b)** $\delta = 0,5$; **c)** $\delta = 0,6$.

Ce que l'on aurait pu supposer être la marque d'un processus de substitution similaire à celui décrit pour le plateau S_H (cf. § 6.2.2), s'avérerait plutôt être un phénomène lié à l'aspect en mosaïque du plateau P_R ; en effet, une des étapes caractéristiques du mécanisme de substitution en cours de réalisation, est la présence d'arbres adultes en mélange pied à pied, ce qui n'est pas observé en P_R . Les situations de proximité avenir/avenir et avenir/présent doivent alors être interprétées au même titre que les

agrégats formés à plus grande échelle, c'est-à-dire comme les témoins de la juxtaposition de phases de cicatrisation d'âges différents.

Il n'est pas possible d'envisager de simuler ces processus par la procédure utilisée dans les paragraphes précédents, car le phénomène chablis induit une mortalité particulière (mortalité secondaire dépendant de la mortalité primaire) qui ne peut être reproduite par effacements-remplacements. Par contre, la fonction de corrélation de paire, lue comme un spectre de probabilité de la distance interpoint (cf. Galiano 1982, Franklin *et al.* 1985), peut guider le choix de l'échelle pertinente d'observation des phénomènes. Ainsi, pour l'ensemble des arbres d'avenir du plateau P_R , $\hat{g}(d)$ montre un pic d'agrégation d'intensité maximale à environ 3 m. A cette échelle, la carte d'interpolation des valeurs $d - \hat{L}_i(d)$ individuelles (fig. 6.12), réalisée par la méthode de Getis & Franklin (1987), s'avère beaucoup plus pertinente qu'elle n'était à la distance de 5 m choisie initialement à partir de la forme de $d - \hat{L}(d)$ (cf. fig. 5.22b § 5.2.7.3).

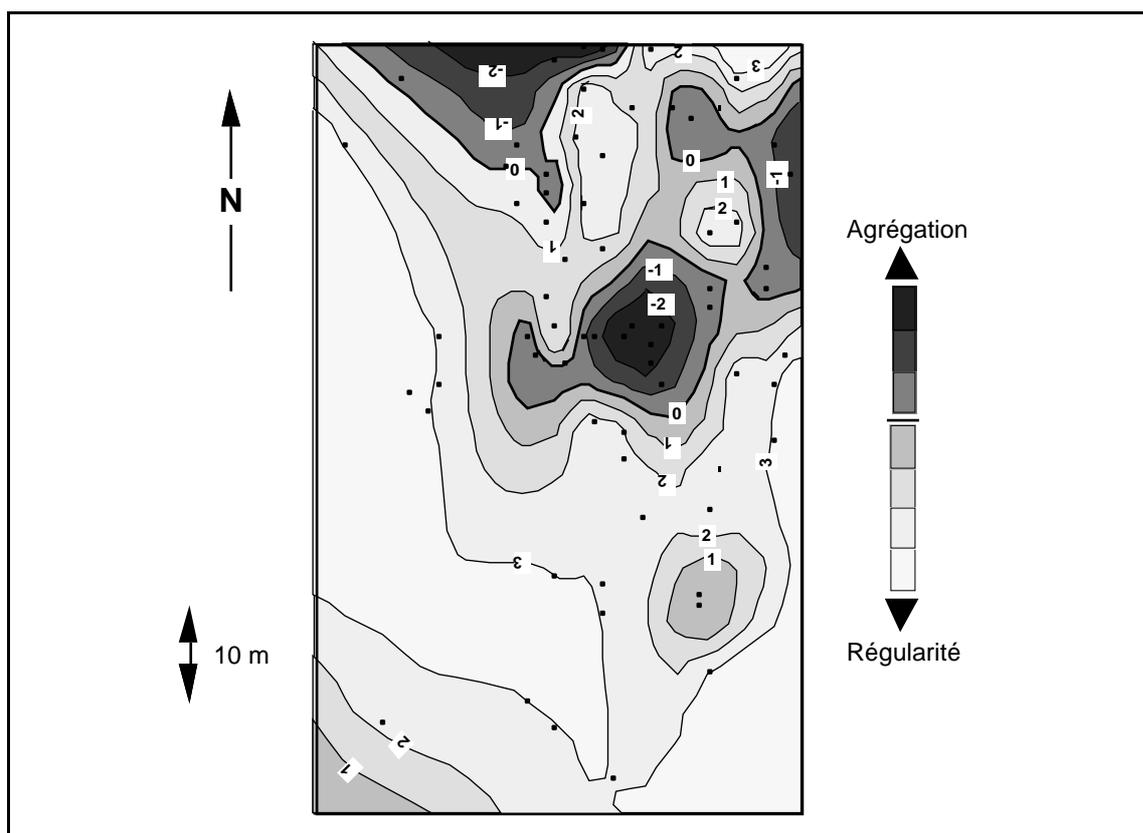


Figure 6.12. Carte d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ des arbres d'avenir du plateau P_R , pour $d = 3$ m. L'isoligne en gras correspond à une répartition aléatoire stricte ($d - \hat{L}_i(d) = 0$).

6.3 - Conclusions de l'analyse des processus spatiaux

Les principaux résultats et leurs interprétations sont résumés tableau 6.1.

Tableau 6.1. Modèles d'interaction dominants pour chacun des cinq placeaux et caractéristiques de la structure locale du peuplement.

Placeaux	Interaction		
	adultes/adultes	jeunes/jeunes	jeunes/adultes
R _H	Forte inhibition compétitive	Nulle	Forte inhibition compétitive
=> Unités d'organisation circulaires			
R _R	Forte inhibition compétitive	Nulle	Nulle
=> Unités d'organisation circulaires ?			
S _H	Agrégation à très faible distance	Nulle	Agrégation à très faible distance
=> Situations de proximité			
P _R	Nulle	Agrégation à grande distance	Agrégation à grande distance
=> Cohortes de régénération d'âge variable			
P _S	Nulle	-	-
=> Ouvertures récentes (zones "vides") et peuplement résiduel			

L'analyse des processus ponctuels spatiaux permet de donner une interprétation des mécanismes qui règlent l'organisation spatiale horizontale des individus, en termes de dynamique de fonctionnement. Si la méthode n'est pas très adaptée à l'analyse des situations perturbées, pour lesquelles, une étude particulière du phénomène chablis et de sa cicatrisation reste indispensable, elle est par contre très pertinente pour celle des phases matures (au sens de Whitmore 1978). On met ainsi en évidence :

(1) Pour l'ensemble des situations non perturbées, un processus d'inhibition lié à la compétition interindividuelle pour la ressource lumineuse, dont dépend l'arrangement spatial des adultes. Lorsque la topographie est plane, le processus, dont l'intensité s'atténue progressivement au-delà de 5 à 6 m, induit une mise à distance des individus les uns par rapport aux autres (placeaux R_H et R_R). Dans les versants, le décalage des couronnes le long de la pente tend à réduire la portée du processus qui devient quasiment inopérant au-delà de 3,5 m (placeau S_H).

(2) Un second processus d'inhibition qui affecte la position des jeunes par rapport aux adultes. Il peut être interprété en termes de probabilité de survie d'individus disséminés au hasard. Lorsque la topographie est plane et que la lumière ne pénètre en sous-bois que verticalement à la faveur de trouées de la canopée, l'intensité et la portée du processus rejettent l'essentiel des jeunes hors du couvert des adultes (placeau R_H). Lorsqu'il existe un apport latéral de lumière en sous-bois, le processus diminue d'intensité (dans les versants en forte pente : placeau S_H) et peut même disparaître sur les crêtes étroites (placeau R_R).

(3) Un processus d'agrégation à très faible distance. En situation topographique plane, le processus contrecarre l'inhibition liée à la compétition pour la lumière, favorisant essentiellement la formation de couples jeune/adulte dans des proportions équivalentes à ce que l'on attendrait pour une répartition aléatoire (placeaux R_H et R_R). Dans les versants (placeau S_H), les couples formés à faible distance (qui sont parfois constitués de deux adultes), sont plus nombreux qu'en cas de répartition aléatoire, ce qui tend à montrer que la topographie joue un rôle actif sur l'apparition de ces situations de proximité.

L'utilisation des fonctions de corrélation de paire permet d'interpréter les modèles de répartition spatiale analysés au chapitre précédent, en termes de processus ponctuels spatiaux. On peut considérer que la procédure de simulation des processus ponctuels de Markov, qui permet dans certains cas d'obtenir des structures spatiales ressemblant aux structures observées, reproduit par la probabilité d'acceptation des points, une variabilité spatiale de la mortalité liée à la compétition pour la lumière. La plus ou moins bonne adéquation des modèles montre pourtant qu'il serait parfois nécessaire d'approfondir l'analyse des rapports spatiaux entre espèces ou catégories d'espèces (groupes fonctionnels par exemple). La procédure de simulation ne permet pas, par contre, de valider complètement les interprétations liées à l'hétérogénéité du milieu ou à l'intervention de chablis, pour lesquelles il conviendrait d'envisager des processus spatiaux plus conformes aux mécanismes biologiques considérés (processus de Cox (1955) ou processus d'éclaircies ("*thinned processes*") cf. Brown 1979, Stoyan 1979, Diggle 1983).

7 - DISCUSSION

L'organisation des chapitres précédents suit, en quelque sorte, l'ordre chronologique d'une démarche expérimentale. Elle conduit, d'une approche globale des structures de la forêt (chap. 4), à l'analyse plus fine de quelques situations (chap. 5), à partir de laquelle on peut dégager certaines règles de fonctionnement (chap. 5 et 6). Le moment est donc maintenant venu d'élargir la discussion en revenant au fond de la problématique qui a motivé ce travail ; pourquoi (et éventuellement comment) il serait nécessaire de prendre en compte l'hétérogénéité spatio-temporelle de la forêt dans un modèle dynamique fiable du renouvellement.

Avant d'aborder ce point, il paraît toutefois nécessaire de rappeler les particularités du site d'étude et les principaux résultats acquis lors de cette étude. Les perspectives, en termes de généralisation/validation de la démarche et des méthodes, sont abordées en fin de chapitre.

7.1 - Originalité du site d'étude

Dans un pays aussi peuplé que l'Inde aujourd'hui et possédant un passé d'exploitation forestière depuis l'époque britannique, le massif forestier d'Uppangala fait figure de site privilégié qui recèle encore des peuplements denses humides sempervirents quasiment primaires. D'un point de vue géographique régional, le site appartient à la zone de l'escarpement des Ghâts (selon la typologie géomorphologique de Bourgeon 1989). Elle correspond aux contreforts très pentus et entaillés de ravines profondes et parallèles, de la façade occidentale du relief (*cf.* fig. 2.8). Si sa localisation est probablement à l'origine de la bonne conservation d'un massif difficilement accessible, elle constitue également un inconvénient majeur en terme de représentativité ; en

effet, la topographie du site diffère sensiblement du relief caractéristique des paysages collinaires tropicaux, où alternent bas-fonds et modelés typiques en demi-orange. C'est un paysage que l'on rencontre plus bas, entre la plaine alluviale côtière et l'escarpement, mais qui est aujourd'hui totalement dépourvu de végétation naturelle.

Pour la caractérisation des structures, le relief très marqué de la zone d'étude constitue indéniablement un avantage qui permet de délimiter assez facilement des unités topographiques (crêtes, plateaux et versants), qui coïncident très certainement avec des caractéristiques édaphiques ou de drainage particulières (bien qu'aucune étude précise n'ait pour l'instant été effectuée à cette échelle (cf. § 2.2.2)). La superposition de ces deux éléments majeurs de l'hétérogénéité spatiale pourrait conduire à la réduction d'une part non négligeable de la variabilité stationnelle et contribuer à exacerber certains traits de la végétation.

Un deuxième élément d'importance concerne la structure floristique des forêts sempervirentes des Ghâts occidentaux, toujours largement dominée par un petit nombre d'espèces (voire même par une seule espèce pour les faciès à *Pœciloneuron indicum* de la région d'Agumbe (Pascal 1984)). A Uppangala, bien que la diversité reste élevée à cause d'un grand nombre d'espèces peu fréquentes ou rares, quatre espèces (*Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloides* et *Humboldtia brunonis*) structurent largement le peuplement.

Un point particulier concerne également la très faible représentation des espèces typiquement pionnières (les Euphorbiaceæ *Macaranga peltata*, *Mallotus tetraococcus* et *Croton malabaricus*), non seulement au sein du dispositif, où elles ne représentent qu'un peu plus de 1 % du nombre total d'individus ≥ 30 cm gbh, mais également dans l'ensemble du massif (sauf dans les zones fortement perturbées, par des incendies par exemple (cf. Loffeier 1989)) et probablement dans toutes les forêts sempervirentes des Ghâts (Pascal *ibid.*). C'est un point très important qui milite en faveur de la rareté des chablis de grande dimension dans le fonctionnement normal de ces forêts. Pascal (*ibid.*) donne une taille maximale d'ouverture créée par les chablis d'environ 600 m². Il semble à peu près certain qu'elles n'excèdent qu'exceptionnellement 1 000 m², sauf phénomènes catastrophiques (glissements de terrain ou chutes en "jeu de quilles" dans l'entonnoir des ravines). Il est par contre assez fréquent de rencontrer des zones déstabilisées, propices à la multiplication des chablis dans le temps dont il sera question un peu plus loin.

Si l'originalité (topographique et floristique) du site d'étude justifie par certains aspects, tout l'intérêt que l'on peut lui porter, elle constitue probablement par d'autres, la limite d'une certaine forme de généralisation des résultats.

7.2 - Synthèse des principaux résultats

Il s'agit des résultats de la typologie des structures et de la tentative de formalisation des processus spatiaux, qui mettent en évidence des différences d'organisation à l'échelle topographique et renseignent sur l'histoire locale du peuplement donc également sur son fonctionnement.

Ces variations se manifestent tout d'abord au niveau de la structure et de la composition floristiques. Certes, il n'est pas nouveau de constater que les espèces pionnières et cicatricielles (ou nomades de Van Steenis 1956) qui apparaissent à la faveur des grands chablis, contribuent à l'augmentation de la diversité spécifique des zones perturbées (*cf.*, entre autres, les travaux de Denslow 1980, 1985, 1987, Hubell & Foster 1983, Brokaw 1985, 1987, etc.). Ni même de considérer que la qualité du sol ou du drainage agit sur la variabilité floristique (Lescure & Boulet 1985, Ashton & Hall 1992, etc.). Il est par contre plus rare d'invoquer le rôle joué par la position topographique et/ou par l'histoire locale du peuplement sur : (1) le partage de la dominance entre les espèces structurantes ; (2) la variabilité spatiale de la structure de certaines populations. Ainsi, à Uppangala, peut-on constater que si la diversité spécifique des phases matures (au sens de Whitmore 1978) est légèrement plus élevée en situation topographique de crête étroite et de forte pente par rapport aux zones de plateau, l'équitabilité y est surtout beaucoup plus forte. Il semblerait, en effet que des populations de demi-lumière, comme *Mesua ferrea* ou *Syzygium gardneri*, susceptibles de marquer l'emplacement d'anciennes perturbations, contribuent parfois assez largement à l'organisation des ensembles structuraux supérieurs, en particulier lorsqu'il existe un apport de lumière latéral. Elles perdent du coup, leur statut d'espèce typiquement cicatricielle. En situation topographique plane (zone de plateau), on voit par contre ces populations vieillir et même parfois s'éteindre, parce que le peuplement ne satisfait plus aux exigences de leur régénération. A long terme, de tels phénomènes contribueraient : (1) à réduire la diversité spécifique ; (2) à augmenter la dominance de quelques espèces (essentiellement *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica* pour les ensembles structuraux supérieurs). Une espèce émergente, telle que *Dipterocarpus indicus*, pourrait

également être favorisée par la topographie plane des interfluves, où les sols sont profonds et capables de constituer une réserve utile importante (même s'il n'existe pas de preuve formelle à ce sujet). Mais il est clair que l'essor d'une population importante, comme celle du plateau R_H , constituée d'individus de gros diamètres, donc âgés pour cette espèce à croissance lente, est conditionnée par une certaine stabilité des structures. On est alors à peu près certain que la zone n'a pas subi de perturbation majeure depuis longtemps et que la dynamique du peuplement implique donc d'autres mécanismes de renouvellement.

La situation topographique et le passé de la forêt agissent également sur les structures spatiales, verticales et horizontales. Les allométries hauteur/diamètre montrent en effet, que la plupart des espèces sont capables de s'adapter aux contraintes de croissance liées à la compétition pour la lumière, en prolongeant plus ou moins leur développement en hauteur. Ainsi, les hauteurs de libération et d'installation des espèces structurantes augmentent considérablement lorsque le peuplement est fermé et la topographie plane (en particulier pour *Vateria indica* et *Dipterocarpus indicus*). Lorsqu'en situation de plateau, un petit nombre d'espèces domine le peuplement, cette caractéristique conduit à une véritable stratification verticale que l'on ne retrouve pas dans les pentes ou en situation plus ouverte. Même si la croissance en diamètre n'a pu être analysée en détail (une seule année de mesure disponible sur la plupart des placeaux), il est probable qu'elle dépende corrélativement des mêmes contraintes. Pascal *et al.* (1995b) indiquent d'ailleurs que la croissance en diamètre est responsable, pour les 3,12 ha de l'échantillon systématique, d'un gain annuel en surface terrière de $0,60 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ nettement inférieur à la valeur enregistrée pour une parcelle voisine soumise à exploitation sélective ($0,86 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

La répartition spatiale des individus dans le plan horizontal dépend pour une part du régime des perturbations ; lorsqu'interviennent des chablis, le modèle de répartition montre des agrégats de grande dimension par contraste de densité entre la forêt et les ouvertures. La cicatrization des perturbations par la réactivation des potentiels floristiques (Riéra 1983), maintient dans le temps le modèle de répartition avec apparition d'agrégats de jeunes individus, puis d'adultes de taille voisine (cohortes). Dans certains cas, il est possible de mettre en évidence une juxtaposition de ces agrégats qui correspondent à différents stades de cicatrization (plateau P_R). Elle indique la succession dans une même zone, de plusieurs chablis intervenus à des époques différentes.

Lorsque le peuplement se stabilise, apparaissent d'autres formes d'organisation horizontale du peuplement. En situation topographique plane, le

modèle de répartition devient nettement régulier et peut être simulé par un processus d'inhibition compétitive. Il traduit une forme de compétition interindividuelle pour la ressource lumineuse en reproduisant les chances de survie d'individus disséminés au hasard. Le mécanisme conduit alors : (1) au rejet des jeunes au niveau des trouées de la canopée (*i.e.* hors du couvert des individus déjà installés) ; (2) à l'apparition, dans certaines conditions, de formes d'organisation circulaires, en dissuadant d'autant plus l'apparition de voisins qu'elle a lieu près d'individus déjà en place. En versant, le décalage des couronnes le long de la pente permet un accès plus facile à la lumière, ce qui tend à diminuer la portée du processus d'inhibition, tandis que sur les crêtes étroites, un apport latéral de lumière augmente les chances de survie des jeunes en sous-bois. Un écrémage tardif doit alors intervenir lorsqu'ils atteignent le niveau de la canopée.

Mais on observe également que les arbres d'avenir installés à proximité immédiate des adultes bénéficient d'éléments favorables qui contrecarrent le manque de lumière. Il semblerait pourtant qu'en situation topographique plane ces arbres n'atteignent que rarement le stade adulte. Dans les versants, l'hétérogénéité du milieu liée à une forte érosion superficielle, semble par contre, conditionner l'installation des graines à la rencontre d'obstacles le long de la pente. Ces obstacles sont essentiellement représentés par des individus déjà en place et les jeunes se développent préférentiellement au pied des adultes où ils rencontrent un milieu favorable. Le modèle de répartition fait alors apparaître des agrégats de petite dimension qui se réduisent souvent à des couples d'individus (couples mixtes jeune/adulte ou couples adulte/adulte). La persistance de ces situations de proximité alors que les participants sont au stade adulte, permet de penser que ce mécanisme participe efficacement au renouvellement de la forêt par la substitution d'individus pied à pied.

7.3 - Conséquences pour le renouvellement de la forêt

L'analyse des structures et ce que l'on peut présumer de leur apparition et de leur maintien, indiquent clairement que le concept général de la régénération dans les trouées ne suffit pas à expliquer l'ensemble des processus dynamiques. Il semblerait en effet : (1) que certaines parties de la forêt (en particulier dans les versants en forte pente) subissent, sur une période de temps relativement courte à l'échelle de la dynamique forestière (*i.e.* plusieurs années), des perturbations à répétition ; (2) que d'autres, à

structure fermée, puissent se maintenir par des mécanismes plus doux, ne nécessitant pas l'intervention de chablis.

Apporter la preuve formelle qu'il existe en forêt des zones propices à la multiplication des chablis est un problème délicat et plusieurs auteurs s'y sont essayé avec des résultats plus ou moins probants. Signalons, parmi les plus récents, les travaux de Poorter *et al* (1994) qui montrent, par la méthode des plus proches voisins, que dans trois stations de la forêt de Taï en Côte d'Ivoire, les trouées $\geq 10 \text{ m}^2$, dont le recrû ne dépasse pas 2 m de haut, sont agrégées en milieu et sommet de pente, donc moins nombreuses sur les crêtes et en bas de pente. Ils en attribuent les causes : (1) à des phénomènes de contagion de la chute des arbres par déstabilisation des individus qui se trouvent en bordure des ouvertures (c'est l'idée d'une augmentation de la rugosité aérodynamique de la surface de la canopée déjà évoquée par Riéra & Alexandre (1988)) ; (2) à la chute simultanée de plusieurs grands arbres à l'occasion de coups de vents particulièrement violents ; (3) à la présence de facteurs édaphiques, topographiques ou physiographiques affectant l'enracinement des arbres, la composition floristique et la structure de la forêt. En Guyane, Durrieu de Madron (1993) obtient des résultats plus mitigés, puisqu'il ne détecte pas d'agrégation significative des chablis primaires pris isolément, alors que la mortalité primaire dans son ensemble (*i.e.* chablis primaires + morts sur pied), est agrégative. Analysant en détail les causes de la mortalité, cet auteur ne peut mettre en évidence un effet net de la topographie (tout en signalant qu'en Guyane les pentes sont relativement faibles), et conclut à l'action conjuguée de facteurs prédisposant (blessures de l'arbre, qualité du sol) et déclenchant (vents, pluie) la chute d'arbres en pleine vigueur.

Les différents systèmes d'échantillonnage mis en place à Uppangala, ne permettent pas d'analyser en détail la répartition spatiale des perturbations. Cependant, les observations faites sur le site, indiquent que les versants en forte pente sont préférentiellement affectés par les chablis (c'est d'ailleurs en partie ce qui a motivé le choix des placeaux P_R et P_S). Il semblerait même que les ruptures de pente entre les crêtes et les versants, soient des zones particulièrement sensibles. Il est probable que les vents de mousson jouent un rôle non négligeable en déstabilisant (ou même en cassant) les grands arbres situés en bordure de crête, où la structure de la forêt devient plus hétérogène. Dans la plupart des cas, la chute s'effectue dans le versant, suivant la ligne de plus grande pente. Ces zones, sensibilisées par la perturbation initiale, évoluent alors vers des chablis complexes et présentent, après quelques années,

l'aspect en mosaïque de phases de régénération qui caractérise le plateau P_R. Dans ce cas particulier, la notion d'éco-unité (Oldeman 1990) paraît tout à fait adaptée à la description du fonctionnement. Le schéma général du processus de cicatrisation des chablis proposé par Riéra (1983) pour la forêt guyanaise, peut alors en préciser les modalités en fonction de la taille de l'ouverture (fig. 7.1).

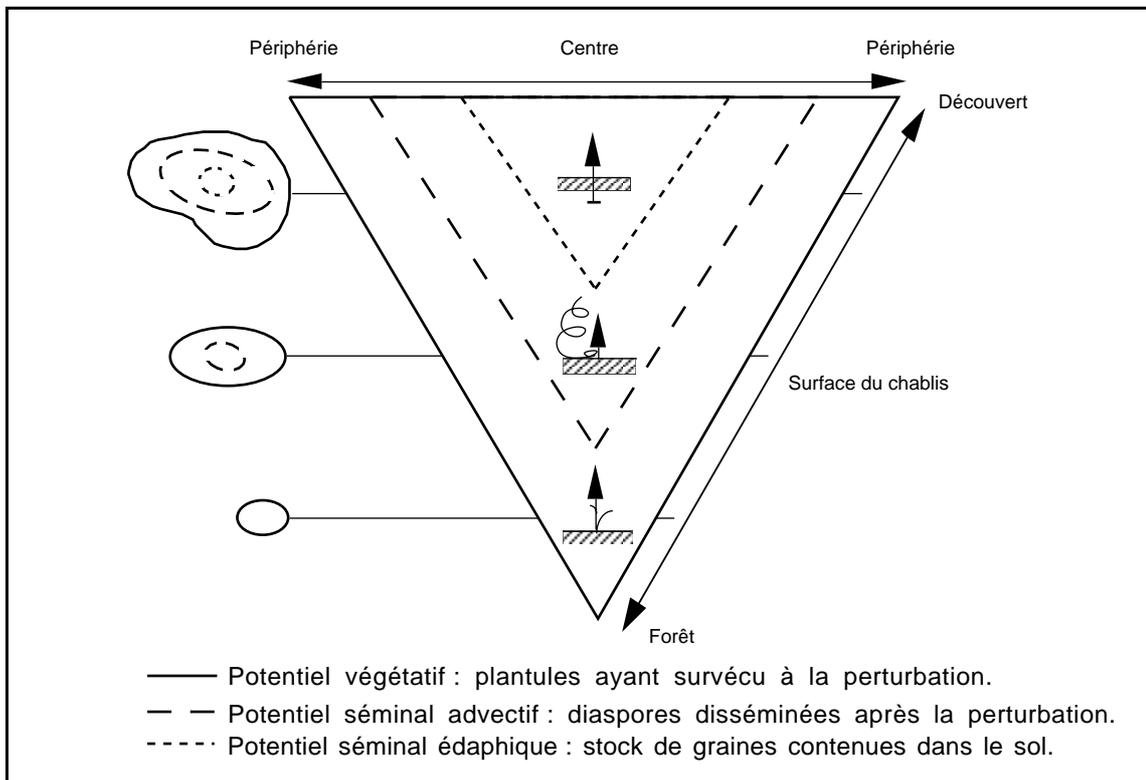


Figure 7.1. Schéma des différents potentiels germinatifs intervenant dans le processus de cicatrisation des chablis en fonction de la taille de l'ouverture (d'après Riéra 1983).

Pour les forêts indiennes, le modèle demanderait toutefois à être affiné par une étude particulière, car il n'est pas du tout certain que le stock de graines du sol (potentiel séminal édaphique constitué essentiellement d'espèces pionnières (Prévost 1981)) soit aussi important qu'en Guyane. Il est même probable que la cicatrisation soit systématiquement assurée par les potentiels végétatif et séminal advectif en rapport avec la taille modérée des ouvertures. Chandrashekara & Ramakrishnan (1994) signalent d'ailleurs que dans les formations de moyenne altitude (700 à 1 400 m) des Ghâts occidentaux, la régénération dans les trouées est principalement assurée par des espèces dites "*primaires*".

Certaines formes d'organisation du peuplement indiquent par contre qu'aucune perturbation de grande envergure n'est intervenue depuis longtemps (probablement plusieurs dizaines d'années dans certains cas). Il faut pourtant bien admettre qu'il existe des mécanismes de renouvellement qui permettent à ces structures de se maintenir, c'est-à-dire que certains arbres meurent et que d'autres viennent les remplacer. Durrieu de Madron (*ibid.*) indique à ce sujet, qu'en forêt guyanaise environ 50 % des individus ≥ 10 cm dbh meurent sur pied, par sénescence ou victimes de la concurrence, ne créant que de petites trouées dans la canopée (39,5 m² en moyenne, c'est-à-dire à peu près la surface d'une couronne de 6 m de diamètre).

On considère généralement que de telles ouvertures sont comblées par les plantules du sous-bois qui bénéficient alors des conditions lumineuses nécessaires au démarrage de leur croissance. Ce mécanisme, qui correspond au cas extrême, le plus simple, du schéma de Riéra (*ibid.*) (intervention du seul potentiel végétatif dans la cicatrisation), a d'ailleurs été introduit dans une version récente du modèle de Shugart, proposée par Busing (1991) pour une forêt tempérée d'Amérique du nord. Il pourrait être assez général à Uppangala, puisqu'on observe sur la plupart des placeaux non perturbés, un rejet des jeunes au niveau des trouées de la canopée. Il est alors probable que la vitesse à laquelle s'opère le comblement, dépende largement de la pression de compétition qu'exercent, avant l'ouverture, les adultes sur le développement des jeunes en sous-bois. Par exemple, en situation topographique de crête, la probabilité pour qu'un arbre d'avenir ≥ 30 cm gbh, se trouve à l'endroit de l'ouverture est beaucoup plus élevée qu'en zone de plateau, bon nombre d'entre eux ayant survécu en sous-bois. A noter que la phase de sénescence des arbres de la voûte, peut également favoriser une forme d'anticipation de l'ouverture, la densité du houppier diminuant souvent de manière conséquente dans les années qui précèdent leur mort sur pied, permettant ainsi un apport de lumière supplémentaire au niveau sous-bois.

Mais les observations faites à Uppangala montrent qu'il conviendrait également d'envisager, pour la cicatrisation des ouvertures de petite dimension, un mécanisme de substitution (*lato sensu*), ne faisant pas intervenir le potentiel germinatif ; à la mort sur pied d'un individu de la voûte, le développement (vertical et horizontal) des individus préexistants peut permettre le comblement de la trouée. Si l'on parle souvent d'un effet "diaphragme" correspondant à la croissance des arbres de bordure vers le centre de la trouée, il est à peu près certain que des individus ayant atteint un stade de développement avancé, mais restés surcimés, soient capables

d'émerger lorsqu'à la mort d'un arbre de la voûte, ils accèdent à des conditions lumineuses plus favorables. Le mécanisme de substitution pourrait alors permettre d'expliquer certains comportements de croissance ; en effet, on observe assez fréquemment un redémarrage brutal de la croissance d'individus après une période de stagnation plus ou moins longue (Pascal 1992b). C'est d'ailleurs l'effet recherché par les traitements sylvicoles de dévitalisation des voisins gênants, notamment testés à Paracou par le CIRAD-Forêts.

A partir des analyses, en particulier de la répartition spatiale, menées à Uppangala, on peut définir deux modalités du mécanisme de substitution liées à la situation topographique et dépendant essentiellement des conditions initiales du peuplement. La première modalité correspondrait à la substitution au sens strict de Pascal (1995) ou substitution pied à pied (*cf.* § 3.1), majoritaire en situation topographique de versant (bien qu'elle puisse également exister sur les replats). Initiée par la rencontre d'éléments favorables à l'installation et au développement des jeunes à proximité immédiate des adultes, où la compétition pour la lumière est pourtant très forte, elle peut être caractérisée par deux autres stades : (1) celui de la tentative de substitution pendant lequel un jeune pousse au voisinage d'un l'adulte ; (2) celui de la substitution réussie, lorsque l'arbre âgé meurt et que le jeune prend sa place. Le premier stade est très fréquemment rencontré sur le terrain, notamment dans les versants où l'on trouve de nombreux couples jeune/adulte et adulte/adulte. Le second est, par contre, très difficile à observer puisqu'il n'est identifiable que sur une courte période de temps, au moment de la mort de l'arbre âgé, qui doit en plus disparaître sans endommager celui du dessous.

Une seconde modalité du mécanisme de substitution, majoritaire en situation topographique plane, pourrait être liée aux formes d'organisation circulaires engendrées par les phénomènes d'inhibition compétitive. La mise à distance opérée par les adultes sur leurs voisins plus jeunes, conduit à la formation, à la périphérie de la couronne des arbres âgés, d'une ceinture d'individus de tailles plus petites (Pascal 1995), aboutissant à des configurations spatiales tout à fait compatibles avec les modèles d'inhibition compétitive décrits au chapitre précédent (*cf.* § 6.2.1). A la mort sur pied de l'arbre central, un ou à plusieurs individus du pourtour, sont susceptibles de prendre le relais et d'émerger à leur tour.

Même s'il est délicat d'évaluer l'efficacité relative des différents processus, il est d'ores et déjà clairement établi, que l'organisation locale du

peuplement, qui varie dans notre cas selon la situation topographique, joue un rôle important sur le "*turn-over*" local de la forêt.

Mais la variabilité spatiale du fonctionnement à un instant donné, peut également se manifester dans le temps ; les structures perturbées sont évidemment susceptibles de se stabiliser et d'évoluer peu à peu vers un type de fonctionnement différent. Inversement, des chablis peuvent accidentellement se déclarer dans des portions de forêt stables depuis longtemps et éventuellement évoluer par contagion, en perturbations complexes. L'hétérogénéité spatiale des structures et des fonctionnements peut donc être également une hétérogénéité temporelle.

7.4 - Perspectives

A moyen terme, la perspective principale est bien entendu la prise en compte des différents types de fonctionnement dans les modèles dynamiques du renouvellement de l'écosystème qui pourrait amener à réviser un certain nombre de résultats concernant, en particulier, le "*turn-over*" des forêts denses humides sempervirentes.

On peut, pour cela, envisager la réalisation d'une cartographie de la mosaïque forestière, à partir du schéma général de la typologie et de la méthode de représentation de Getis & Franklin (1987), qui permette d'identifier des zones à fonctionnement différentiel. La figure 7.2 donne, à titre d'exemple pour le plateau H (regroupant les plateaux voisins R_H et S_H), une représentation de la répartition de deux des types de situations analysés précédemment : (1) figure 7.2a : processus d'agrégation significatif à $d \leq 1$ m (substitution pied à pied) ; (2) figure 7.2b : processus d'inhibition significatif à $d \leq 5$ m (mise à distance). Ces cartes montrent assez clairement la disjonction et la complémentarité des aires de répartition des deux phénomènes. Le problème qu'il faudra alors résoudre, est celui de la représentation de ces unités spatiales sur une carte unique, la difficulté provenant du fait que les processus qui s'y déroulent agissent à des échelles de voisinage différentes.

Dans un modèle global de la dynamique à l'échelle d'un massif forestier, ces zones pourraient devenir les unités spatiales élémentaires d'un automate cellulaire, dont les états seraient définis par des modèles plus fins, opérant au niveau de chaque unité (modèles d'arbre utilisant des systèmes multi-agents, des automates cellulaires individuels ou des modèles architecturaux cf. Houllier & Millier 1995).

Au Préalable, il conviendrait cependant de valider : (1) les observations faites à Uppangala, par une étude approfondie du phénomène chablis et des

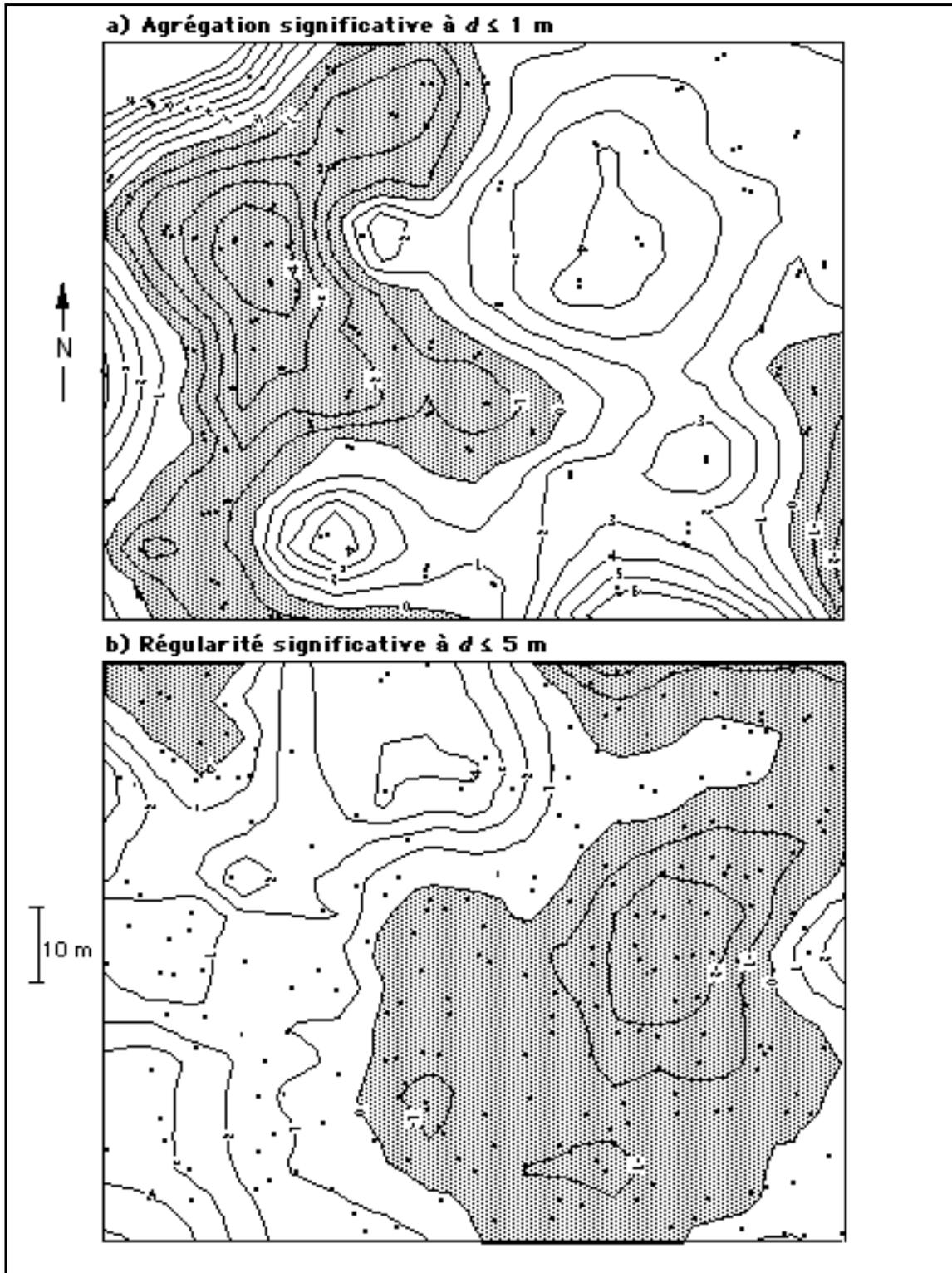


Figure 7.2. Cartes d'interpolation des valeurs de $d - \hat{L}_i(d)$ pour $d = 10$ m : **a)** des individus responsables d'un processus d'agrégation à $d = 1$ m ; **b)** des individus responsables d'un processus d'inhibition à $d = 5$ m. Les parties grisées représentent des zones d'agrégation significative ($d - \hat{L}_i(d) \leq 0$).

mécanismes alternatifs à la régénération dans les trouées ; (2) la méthode, par une extension des analyses à grande échelle (de temps et d'espace).

Le premier point a déjà fait l'objet de travaux à Uppangala (*cf.* l'étude préliminaire de la substitution pied à pied de Curtet, (*non publié*) et les essais de simulation de la dynamique spatiale de certaines situations de Pascal *et al.* 1995a) qui devront être poursuivis afin de mettre au point des systèmes de représentation adaptés à chacun des types de fonctionnement. Cet aspect pourrait d'ailleurs bénéficier assez rapidement des apports de l'analyse des modèles et processus ponctuels spatiaux, susceptibles : (1) d'affiner la compréhension des rapports interindividuels par l'étude des processus ponctuels marqués¹, dont les résultats seraient directement utilisables pour paramétrer les modèles du fonctionnement local ; (2) de servir à la validation des essais de simulation, en particulier pour les "*modèles d'arbre dépendant des distances*" (Houllier *et al.* 1991), en permettant une comparaison de configurations spatiales simulées et observées.

L'extension de la méthode à grande échelle pose, par contre, plusieurs types de problèmes, essentiellement d'ordre technique. L'interprétation des modèles ponctuels spatiaux en termes de dynamique de fonctionnement s'appuie dans une large mesure, sur les informations apportées par l'étude classique des structures spatiales (verticales et horizontales) et floristiques, qui nécessite la prise d'un grand nombre de données (mesures de hauteur, de dimensions des houppiers, identification des espèces, etc.). Or, il est assez difficile de réaliser de telles mesures à l'échelle de plusieurs dizaines d'hectares et un sous-échantillonnage de quelques ares pour chaque type de situation paraît être la seule solution envisageable. Il n'en reste pas moins nécessaire de disposer, au minimum, de l'ensemble des coordonnées spatiales des individus, ce qui est déjà le cas pour certains dispositifs (Pasoh en Malaisie ou Paracou en Guyane) qui pourraient donc, dans un proche avenir, faire l'objet d'essais de cartographie fonctionnelle de la mosaïque forestière. Pour Uppangala, où l'on ne dispose que de petits échantillons totalisant une surface de 5 ha seulement sur les 28 ha de la parcelle de forêt naturelle, plusieurs solutions peuvent être proposées : (1) l'utilisation de la topographie comme paramètre intégrateur permettant de délimiter les unités à échantillonner ; (2) la collecte de l'ensemble des coordonnées spatiales des individus nécessaires à

¹ Dans ce type d'analyse les points représentent la position des individus et les "*marques*" des caractéristiques individuelles telles que l'espèce ou l'appartenance à un groupe d'espèces (groupe fonctionnel), ou telles que le diamètre, la hauteur ou la taille de la couronne (*cf.* en particulier, Tomppo 1986, Stoyan *et al.* 1987, Penttinen *et al.* 1992, Moeur 1993).

l'utilisation des analyses de voisinage, éventuellement en digitalisant la position des arbres à partir de photos aériennes comme l'ont déjà fait Franklin *et al.* (1985) pour une forêt d'Amérique du nord.

En conclusion, on peut dire que l'analyse statistique des modèles et processus ponctuels spatiaux, offre des perspectives intéressantes : (1) pour paramétrer et/ou valider les modèles fins de la dynamique spatiale, utilisables à petite échelle et reproduisant les différentes modalités du fonctionnement de la forêt ; (2) en utilisant l'arrangement spatial horizontal des individus comme critère de délimitation de zones à fonctionnement différentiel (cartographie fonctionnelle de la mosaïque forestière), susceptibles de devenir les compartiments d'un modèle global de la dynamique forestière à grande échelle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACI 1991. 4e DIMENSION® 4.2.2. Analyse Conseils Informations, Paris.
- ASHTON, P.S. & HALL, P. 1992. Comparisons of structure among mixed Dipterocarp forests of North-Western Borneo. *Journal of Ecology* 80(3):459-481.
- BAGNOULS, F & GAUSSEN, H. 1953. *Saison sèche et régime xéothermique*. Documents pour les cartes de productions végétales, Tome III, volume 1, Toulouse. 47pp.
- BANERJI, S.K. 1952. The climate of India. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 50(4):718-733.
- BESAG, J. & DIGGLE, P.J. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 26:327-333.
- BLASCO, F. 1971. *Montagnes du sud de l'Inde: Forêts, savanes, écologie*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome X, fascicule 1, Institut Français de Pondichéry, Inde. 436pp.
- BORLAND 1986. Turbo PASCAL® Macintosh 1.1. Borland International, INC., Scotts Valley, USA.
- BOSEL, H. & KRIEGER, H. 1991. Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling*, 59:37-71.
- BOTKIN, D.B. 1993. *Forest dynamics - An ecological model*. Oxford University Press, Oxford.
- 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.
- BOURGEON, G. 1989. *Explanatory booklet on the reconnaissance soil map of forest area (Western Karnataka and Goa)*, Institut Français de Pondichéry, Inde. 96pp.

- BOURGEON, G. 1992. *Les sols rouges de l'Inde péninsulaire méridionale - Pédogenèse fersiallitique sur socle cristallin en milieu tropical*. Publication du département d'écologie No. 31, Institut Français de Pondichéry, Inde. 271pp.
- BROKAW, N. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Pp 53-69 in Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New-York.
- BROKAW, N. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in tropical forest. *Journal of Ecology*, 75:9-20.
- BROWN, T.C. 1979. Position dependent and stochastic thinning of point processes. *Stochastic Processes and their Applications* 9:189-193.
- BUCHY, M. 1990. *Colonial forest exploitation in the Western Ghâts of India : a case study of North Kanara District*, PONDY Paper in Social Sciences, No. 7, Institut Français de Pondichéry, Inde. 34pp.
- BUSING, R.T. 1991. A spatial model of forest dynamics. *Vegetatio*, 92:167-179.
- CHANDRASHEKARA, U.M. & RAMAKRISHNAN, P.S. 1994. Vegetation and gap dynamics of a tropical wet evergreen forest in the Western Ghats of Kerala, India. *Journal of Tropical Ecology*, 10:337-354.
- CORMACK, R.M. 1979. Spatial aspects of competition between individuals. Pp. 151-212 in Cormack, R.M. & Ord, J.K. (eds.). *Spatial and temporal analysis in ecology*. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.
- COX, D.R. 1955. Some statistical methods related with series of events (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 17:129-164.
- CROW, T.R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica*, 12:42-45.
- CURTIS, J.T. & MCINTOSH, R.P. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31:434-455.
- CUSSET, G. 1980. Sur les paramètres intervenant dans la croissance des arbres: la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea*, 35:231-255.
- DE FRANCESCHI, D. 1993. *Phylogénie des Ebénales - Analyse de l'ordre et origine biogéographique des espèces indiennes*. Publication du département d'écologie No. 33, Institut Français de Pondichéry, Inde. 153pp.
- DENSLOW, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46:18-21.

- DENSLOW, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. Pp 307-323 in Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic, Press, New-York.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and trees species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 18:431-451.
- DE REFFYE, P., HOULLIER, F., BLAISE, F. & FOURCAUD, T. 1994. *Essai sur les relations entre l'architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs*. CIRAD-GERDAT, Montpellier. 143pp.
- DIGGLE, P.J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London. 148pp.
- DUPLAT, P. & PEROTTE, G. 1983. *Inventaire et estimation de l'accroissement des peuplements forestiers*. Rapport ONF. 432pp.
- DURRIEU de MADRON, L. 1993. *Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou, Guyane Française*. Thèse de l'Université de Nancy. 204pp.
- DURRIEU de MADRON, L. 1994. Mortalités des arbres en forêt primaire de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 239:43-57.
- ECOLOGY 1989. Special feature - Treefall gaps and forest dynamics. Vol. 70(3).
- FAVRICHON, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 49:379-403.
- FERRY, B. 1994. *Etude des humus forestiers des Ghâts occidentaux en Inde du sud - facteurs climatiques, édaphiques et biologiques intervenant dans le stockage de la matière organique du sol*. Publication du département d'écologie No. 34, Institut Français de Pondichéry, Inde. 260pp.
- FRANKLIN, J., MICHAELSEN, J. & STRAHLER, A.H. 1985. Spatial analysis of density dependent pattern in coniferous forest stand. *Vegetatio*, 64:29-36.
- GALIANO, E.F. 1982. Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plant distances. *Vegetatio* 49:39-43.
- GAUSSEN, H., LEGRIS, P., VIART M. *et al.* 1961. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille Cape Comorin. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 1, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- GAUSSEN, H., LEGRIS, P., VIART M. *et al.* 1965a. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille Mysore. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 7, Institut Français de Pondichéry, Inde.

- GAUSSEN, H., LEGRIS, P., VIART M. *et al.* 1965b. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille Bombay. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 8, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- GAZEL, M. 1983. *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane*. Rapport O.N.F.. 302pp.
- GETIS, A. 1983. Second-order analysis of point patterns : the case of Chicago as a multi-center urban region. *Professional Geographer* 35(1):73-80.
- GETIS, A. 1984. Interaction modeling using second-order analysis. *Environment and Planning A*, 16:173-183.
- GETIS, A. & FRANKLIN, J. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68(3):473-477.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests: an architectural analysis*, Springer Verlag, Berlin. 441pp.
- HARTSHORN, G.S. 1983. Plants: introduction. Pp 118-157 in Janzen, D.H. (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- HLADIK, A. 1982. Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesure en temps réel et comparaison des potentiels de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica/Oecologia Generalis*, 3(3):373-392.
- HO, C.C., NEWBERY, D. McC. & POORE, M.E.D. 1987. Forest composition and inferred dynamics in Jengka Forest Reserve, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 3:25-56.
- HOULLIER, F. 1995. A propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 50(3):273-282.
- HOULLIER, F., BOUCHON, J. & BIROT, Y. 1991. Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. *Revue Forestière Française*, 43(2):87-107.
- HOULLIER, F. & MILLIER, C. 1995. Dynamique des peuplements de forêt dense humide : dialogue entre écologues, expérimentateurs et modélisateurs. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*: 50(3):303-311.
- HUBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. Pp 25-41 in Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (eds.). *Tropical Rain Forest Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, U.K..
- IFP 1990. *Programme de recherche forestière New Uppangala : Dynamique de fonctionnement en forêt sempervirente du Coorg (sud-ouest de l'Inde)*. Institut Français de Pondichéry, Inde. 7pp.

- KOCHUMMEN, K.M., LAFRANKIE, J.V. & MANOKARAN, N. 1990. Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Sciences*, 3:1-13.
- KOOP, H. 1989. Forest dynamics - SILVA-STAR: a comprehensive monitoring system. Springer-Verlag, Berlin. 229pp.
- LABROUE, L., LEGRIS, P. & VIART, M. 1965. *Bioclimats du sous-continent indien*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome III, Fascicule 3, Institut Français de Pondichéry, Inde. 32pp. + 2 cartes.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80:107-138.
- LEGRIS, P. 1963. *La végétation de l'Inde : Ecologie et Flore*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Volume 6, Institut Français de Pondichéry, Inde. 596pp.
- LEGRIS, P. & MEHER-HOMJI, V.M. 1968. Floristic elements in the vegetation of India. Pp. 536-543 in *Proceedings of the Symposium in Recent Advances in Tropical Ecology*.
- LEGRIS, P. & VIART, M. 1961. *Bioclimates of South India and Ceylon*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome III, Fascicule 2, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- LEIGH, E.G. Jr., RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds.) 1982. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., USA.
- LESCURE, J.P. & BOULET, R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, 17(2):155-164.
- LI-COR, Inc. 1990. *LAI-2000, plant canopy analyser for rapid, non-destructive Leaf Area Index measurements*. LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, U.S.A.. 14pp.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology*, 3:347-358.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology*, 70:550-552.
- LOFFEIER, M.E. 1989. *Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (sud-ouest de l'Inde)*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XXVI, Institut Français de Pondichéry, Inde. 211pp.
- MANOKARAN, N. & KOCHUMMEN, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 3:315-330.

- MANOKARAN, N. & LAFRANKIE, J.V. 1990. Stand structure of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Sciences*, 3:14-24.
- MANOKARAN, N., LAFRANKIE, J.V., KOCHUMMEN, K.M., QUAH, E.S., KLAHN, J.E., ASHTON, P.S. & HUBBELL, S.P. 1990. *Methodology for the Fifty Hectare Plot at Pasoh Forest Reserve*. Research Pamphlet No. 104, Forest Research Institute of Malaysia, Kepong, Malaysia.
- MATERN, B. 1960. Spatial variation: stochastic models and their application to some problems in forest survey and other sampling investigations. *Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut Stockholm*, 49(5):1-144.
- Mc LAIN, D.H. 1974. Drawing contours from arbitrary data points. *The Computer Journal*, 17:318-324.
- MOEUR, M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 39(4):756-775.
- NEWBERY, D. McC., CAMPBELL, E.J.F., LEE, Y.F., RIDSDALE, C.E. & STILL M.J. 1992. Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia: structure, relative abundance and family composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B* 335:341-356.
- NEYMAN, J. 1939. On a new class of contagious distributions, applicable in entomology and bacteriology. *Annals of Mathematics and Statistics*, 10:35-57.
- NEYMAN, J. & SCOTT, E.L. 1958. A statistical approach to problems of cosmology. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 20:1-43.
- NICHOLSON, D.I. 1965. A study of virgin rain forest near Sandakan, North Borneo. Pp. 67-87 in *Proceedings of the Symposium on Ecological Research into Humid Tropics Vegetation, Kuching*. UNESCO, Paris.
- OKALI, D.U.U. & OLA-ADAMS, B.A. 1987. Tree population changes in treated rain forest at Omo Forest Reserve, south-western Nigeria. *Journal of Tropical Ecology*, 3:291-313.
- OLA-ADAMS, B.A. & HALL, J.B. 1987. Soil-plant relations in a natural forest inviolate plot at Akure, Nigeria. *Journal of Tropical Ecology*, 3:57-74.
- OLDEMAN, R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt Guyanaise, *Mémoires ORSTOM*, No. 73. 204pp.
- OLDEMAN, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis, diversity. Pp 139-150 in Sutton, S.L., Withmore, T.C. & Chadwicks, A.C. (eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. British Ecological Society. Special publication 2, Blackwell, Oxford.
- OLDEMAN, R.A.A. 1990. *Forests : Elements of sylvology*. Springer Verlag, Berlin. 624pp.

- PARDE, J. & BOUCHON, J. 1988. *Dendrométrie*. 2ème édition, ENGREF, Nancy. 328pp.
- PASCAL, J.P. 1982. *Bioclimates of the Western Ghâts (2 sheets at 1:500 000)*, Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors Série No. 17, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- PASCAL, J.P. 1984. *Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde (Ecologie, structure, floristique, succession)*, Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XX, Institut Français de Pondichéry, Inde. 365pp.
- PASCAL, J.P. 1986. Explanatory booklet on the forest map of South India (sheets: Belgaum-Dharwar-Panaji, Shimoga, Mercara-Mysore). Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors Série No. 18, Institut Français de Pondichéry, Inde. 88pp.
- PASCAL, J.P. 1992a. Forest map of South India - Bangalore-Salem. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 18d, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- PASCAL, J.P. 1992b. Growth behaviour in a wet evergreen and a dry deciduous forests in South India. Paper presented at the *Indo-French Workshop on Tropical Forest Ecosystems - Natural functioning and anthropogenic impact*, 26 - 27 November 1992, French Institute, Pondicherry, India.
- PASCAL, J.P. 1995. Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*: 50(3):237-249.
- PASCAL, J.P. with the collaboration of SHYAM-SUNDER, S. & MEHER-HOMJI, V.M. 1982a. Forest map of South India - Mercara-Mysore. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 18a, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- PASCAL, J.P. with the collaboration of SHYAM-SUNDER, S. & MEHER-HOMJI, V.M. 1982b. Forest map of South India - Shimoga. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 18b, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- PASCAL, J.P. with the collaboration of SHYAM-SUNDER, S. & MEHER-HOMJI, V.M. 1984. Forest map of South India - Belgaum-Dharwar-Panaji. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Hors série No. 18c, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- PASCAL, J.P., MORAVIE, M.A., JOURET, P.O. & AUGER, P. 1995a. Modelling Forest Dynamics : Investigating Spatial Patterns. *Mathematical Modelling and Scientific Computing - Special Issue: à paraître*.

- PASCAL, J.P. & PELISSIER, R. 1995. Structure and floristic composition of a tropical rain forest in southwest India. *Journal of Tropical Ecology*, 11:(sous presse).
- PASCAL, J.P., PELISSIER, R., LOFFEIER, M.E. & RAMESH, B.R. 1995b. Floristic composition, structure, diversity and dynamics of two evergreen forest plots in Karnataka state, India. In proceedings of the SI/MAB international symposium "Measuring and monitoring forest biological diversity: the international network of biodiversity plots". Washington D.C., May 23-25, 1995. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.:(sous presse).
- PASCAL, J.P. & RAMESH, B.R. 1987. *A field key to the trees and lianas of evergreen forests of the Western Ghâts (India)*, Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XXIII, Institut Français de Pondichéry, Inde. 236pp.
- PELISSIER, R. & RIERA B. 1993. Dix ans de dynamique d'une forêt dense humide de Guyane Française. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 48:21-33.
- PENTTINEN, A., STOYAN, D. & HENTTONEN, H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. *Forest Science*, 38(4):806-824.
- PETERSCHMITT, E. 1993. *Les couvertures ferrallitiques des Ghâts occidentaux en Inde du Sud : caractères généraux sur l'escarpement et dégradation par hydromorphie sur les revers*. Publication du Département d'Ecologie No. 32, Institut Français de Pondichéry, Inde. 145pp.
- POORTER, L., JANS, L., BONGERS, F. & VAN ROMPAEY, R.S.A.R. 1994. Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 10:385-398.
- POUCHEPADASS, J. 1990. *The ecological history of the central Western Ghats in the modern period : a preliminary survey*. Pandy Paper in Social Sciences No. 6, Institut Français de Pondichéry, Inde. 30pp.
- PRESTON, C.J. 1977. Spatial birth-and-death processes. *Bulletin of International Statistical Institute*, 46(2):371-391.
- PREVOST, M.F. 1981. Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31(2):121-127.
- PROCTOR, J., ANDERSON, J.M., CHAI, P. & VALLACK, H.W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I - Forest environment structure and floristics. *Journal of Ecology*, 71:237-260.
- PUTZ, F.E. & MILTON, K. 1982. Tree mortality rate on Barro Colorado Island. Pp 95-100 in Leight, E. G. Jr., Rand, A.S. & Windsor, D.M. (eds.). *Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C..

- RANKIN-DE-MERONA, J.M., HUTCHINGS, R.W.H. & LOVEJOY, J.E. 1990. Tree mortality and recruitments over five-year period in undisturbed upland rainforest of Central Amazon. Pp. 573-584 in Gentry, A.H. (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven & London.
- RIERA, B. 1983. *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse de l'Université de Toulouse. 164 pp.
- RIERA, B. & ALEXANDRE, D.Y. 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Œcologica/Œcologia Generalis*, 9(2):211-220.
- RIPLEY, B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point process. *Journal of Applied Probability*, 13:255-266.
- RIPLEY, B.D. 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, series B: methodological*, 39(2):172-212.
- RIPLEY, B.D. 1979a. Test of "randomness" for spatial point process. *Journal of the Royal Statistical Society, series B: methodological*, 41(3):368-374.
- RIPLEY, B.D. 1979b. Simulating spatial patterns : dependent samples from a multivariate density. *Applied Statistics*, 28 : 109-112.
- RIPLEY, B.D. & KELLY, F.P. 1977. Markov point processes. *Journal of the London Mathematical Society*, 15:188-192.
- ROLLET, B. 1969. *Etude quantitative d'une forêt dense humide sempervirente de Guyane vénézuélienne*. Thèse de Doctorat de l'Université de Toulouse. 404pp.
- SABATIER, D. & PREVOST, M.F. 1990. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 219:31-55.
- SCHERRER, B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin ed., Boucherville, Quebec, Canada.
- SCHMITT, L. & BARITEAU, M. 1990. Gestion de l'écosystème forestier guyanais - Etude de la croissance et de la régénération naturelle - Dispositif de Paracou. *Bois et Forêts des Tropiques*, 220:3-23.
- SHUGART, H.H. 1984. *A theory of forest dynamics*. Springer, New-York. 278pp.
- SHUGART, H.H. & SEAGLE, S.W. 1985. Modeling forest landscape and the role of disturbance in ecosystems and communities. Pp. 353-368 in Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- SHUGART, H.H. & WEST, D.C. 1977. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *J. Envir. Manage.*, 5:161-179.

- STOYAN, D. 1979. Interrupted point processes. *Biometrical Journal*, 21:607-610.
- STOYAN, D. 1988. Thinnings of point processes and their use in the statistical analysis of a settlement pattern with deserted villages. *Statistics* 19(1):45-56.
- STOYAN, D., KENDALL W.S. & MECKE, J. 1987. *Stochastic geometry and its applications*. Wiley, New-York.
- STRAUSS, D.J. 1975. A model for clustering. *Biometrika*, 62:467-475.
- SWAINE, M.D., HALL, J.B. & ALEXANDER, I.J. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology*, 3:331-345.
- 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.
- SZWAGRZYK, J. 1991. A small scale cartographic approach to forest community structure : problems and preliminary results. Pp 47-50 in Falinski, J.B. (eds.). *Vegetation Processes as Subject of Geobotanical Map*. Proceedings of XXXIII Symposium of IAVS, Warsaw, April 8-12, 1990.
- TOMPPO, E. 1986. *Models and Methods for analysing Spatial Patterns of Trees*. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae, No. 138. The Finnish Forest Research Institute, Helsinki, Finland. 65pp.
- UPTON, G. & FINGLETON, B. 1985. *Spatial data analysis by example, vol. 1: point pattern and quantitative data*. Wiley series in probability and mathematical statistics. John Wiley & Sons, New-York. 410pp.
- VAN STEENIS, C.G.J. 1956. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types - The biological nomad theory. Pp 212-215 in *Proceedings of the Symposium on Humid Tropics Vegetation, Kuching*. UNESCO, Paris.
- WILKINSON, L. 1989. *Sygraph: The System for Graphics*. SYSTAT, Inc., Evanston, IL. 600pp.
- WISSEL, Ch. 1991. A Model for the mosaic-cycle concept. Pp 22-45 in Remmert, H. (ed.). *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
- WHITMORE, T.C. 1975. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- WHITMORE, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pp 639-655 in Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M.H. (eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. University Press, Cambridge.
- WILCOX, B.A. 1995. Ressources forestières tropicales et biodiversité : risque de disparition et de dégradation des forêts. *Unasylva*, 181:43-49.

ANNEXES

- 1a** : programmes de calcul des fonctions $\hat{L}(d)$, $\hat{L}_{12}(d)$ et $\hat{L}_i(d)$.
- 1b** : programmes de calcul des enveloppes de confiance d'une répartition aléatoire par la procédure de Monte Carlo.
- 1c** : programmes de simulation des processus ponctuels de Markov.
- 1d** : programmes de calcul des fonctions $\hat{g}(d)$ et $\hat{g}_{12}(d)$.

- 2** : liste floristique et Indices de Valeur d'Importance.

- 3a** : résultats des régressions aire-espèces pour l'échantillon systématique.
- 3b** : résultats des régressions aire-espèces pour les placeaux.

- 4a** : résultats des régressions hauteur-diamètre pour les principales espèces de l'échantillon systématique.
- 4b** : résultats des régressions hauteur-diamètre pour l'ensemble des individus des placeaux.
- 4c** : résultats des régressions hauteur-diamètre pour les principales espèces des placeaux.

- 5** : cartographie des coordonnées factorielles des quadrats de l'AFC sur les structures floristiques.

- 6** : cartes des placeaux.

- 7** : profils structuraux et projections des couronnes.

- 8** : cartes de répartition du LAI.

ANNEXE 1a

Programmes de calcul des fonctions :

$\hat{L}(d)$ de Ripley (1976, 1977),

$\hat{L}_{12}(d)$ de Diggle (1983),

$\hat{L}_i(d)$ de Getis & Franklin (1987).

Les programmes sont écrits en Pascal et utilisent le logiciel Turbo PASCAL® Macintosh, version 1.1 (Borland 1986).

Structure du fichier de données (format texte)

Caractères 1 à 4: numéro de référence de l'individu Caractères 6 à 10: coordonnée x de l'individu Caractères 12 à 16: coordonnée y de l'individu Caractère 18: code du type d'individu (1 ou 2)
--

Programme de calcul de la fonction $L(d)$ de Ripley avec correction des effets de bordure

```

Program LdRipley;

uses SANE;

var
  Ref:array[1..1000] of string[4];
  X,Y:array[1..1000] of real;
  D,S,Kd,Ld,k,e1,e2,l1,l2,Xmin,Xmax,Ymin,Ymax,Ldlim,l,pd,dmax:real;
  F1,F3,F4:text;
  F2:file of real;
  i,j,n,b:longInt;
  file1,file2:string[15];
  rec:string[60];
  rep:char;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
Procedure Distance;
begin
  if (Rep='O') or (Rep='o') then
    begin
      Rewrite(F3,file1+' MatDis');
      n:=i;
      for i:=1 to n do Write(F3,char(9),Ref[i]);
      WriteLn(F3);
      for i:=1 to n do
        begin
          Write(F3,Ref[i]);
          for j:=1 to n do
            begin
              D:=sqrt((X[i]-X[j])*(X[i]-X[j])+(Y[i]-Y[j])*(Y[i]-Y[j]));
              Write(F2,D);
              Write(F3,char(9),D:5:1);
            end;
          WriteLn(F3);
        end;
      close(F3);
    end
  else
    begin
      n:=i;
      for i:=1 to n do
        begin
          for j:=1 to n do
            begin
              D:=sqrt((X[i]-X[j])*(X[i]-X[j])+(Y[i]-Y[j])*(Y[i]-Y[j]));
              Write(F2,D);
            end;
          end;
        end;
    end;
end;
end;

```

```

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
ProcEDURE Bordure;
begin
  if D>X[i] then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-X[i]*X[i])/X[i];
    k:=1/(1-ArcTan(e1)/PI);
  end;
  if D>Y[i] then
  begin
    e2:=sqrt(D*D-Y[i]*Y[i])/Y[i];
    k:=1/(1-ArcTan(e2)/PI);
  end;
  if D>(I1-X[i]) then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-(I1-X[i])*(I1-X[i]))/(I1-X[i]);
    k:=1/(1-ArcTan(e1)/PI);
  end;
  if D>(I2-Y[i]) then
  begin
    e2:=sqrt(D*D-(I2-Y[i])*(I2-Y[i]))/(I2-Y[i]);
    k:=1/(1-ArcTan(e2)/PI);
  end;
  if (D>X[i]) and (D>Y[i]) then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-X[i]*X[i])/X[i];
    e2:=sqrt(D*D-Y[i]*Y[i])/Y[i];
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
  end;
  if (D>X[i]) and (D>(I2-Y[i])) then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-X[i]*X[i])/X[i];
    e2:=sqrt(D*D-(I2-Y[i])*(I2-Y[i]))/(I2-Y[i]);
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
  end;
  if (D>(I1-X[i])) and (D>(I2-Y[i])) then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-(I1-X[i])*(I1-X[i]))/(I1-X[i]);
    e2:=sqrt(D*D-(I2-Y[i])*(I2-Y[i]))/(I2-Y[i]);
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
  end;
  if (D>(I1-X[i])) and (D>Y[i]) then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-(I1-X[i])*(I1-X[i]))/(I1-X[i]);
    e2:=sqrt(D*D-Y[i]*Y[i])/Y[i];
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
  end;
end;

{***PROGRAMME PRINCIPAL ***}
BEGIN
  setenvironment(0);
  WriteLn('CALCUL DELA STATISTIQUELD DERIPLE Y AVEC CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE);
  WriteLn('R. Pélissier & H. Rammohan, IFP, 05/95',char(13));

  {***ENTREE DES PARAMETRES***}
  Write('entrer le nom du fichier de données : ');
  ReadLn(file1);

```

```

Reset(F1,file1);
Rewrite(F2,file1+' MDRéal');
Write('enregistrer la matrice des distances (O/N)? : ');
ReadLn(Rep);
Write('entrer Xmin : ');
ReadLn(Xmin);
Write('entrer Xmax : ');
ReadLn(Xmax);
Write('entrer Ymin : ');
ReadLn(Ymin);
Write('entrer Ymax : ');
ReadLn(Ymax);
I1:=Xmax-Xmin;
I2:=Ymax-Ymin;
Write('Enter pas de distance : ');
ReadLn(pd);
Write('Enter distance max : ');
ReadLn(dmax);

{**LECTURE DU FICHER DE DONNEES**}
i:=0;
while not EOF (F1) do
begin
  i:=i+1;
  ReadLn(F1,rec);
  Ref[i]:=copy(rec,1,4);
  X[i]:=str2num(copy(rec,6,5))-Xmin;
  Y[i]:=str2num(copy(rec,12,5))-Ymin;
end;
Close(F1);
Distance;

{**CALCUL DES STATISTIQUES DE RIPLEY**}
Rewrite(F4,file1+' Ld');
Write(F4,'d,char(9),'S',char(9),'Kd',char(9),'Ld',char(9),'d-Ld',char(9),'Ldim+95%',char(9),'Ldim-95%');
WriteLn(F4);

{**boucle pas de distance**}
l:=0;
b:=0;
Ldim:=1.42*sqrt(I1*I2)/n;
Write(char(13),'Boucle : ');
While l<dmax do
begin
  Reset(F2);
  l:=l+pd;
  b:=b+1;
  Write(b,' ');
  i:=0; S:=0;

  {**boucle individus**}
  While i<n do
  begin
    i:=i+1;
    j:=0;

    {**boucle voisins**}
    While j<n do

```

```

begin
  j:=j+1;
  Read(F2,D);
  if (D<=l) and (i<>j) then
    begin
      k := 1;
      Bordure;
      S:=S+k;
    end;
  end;
end;
end;
Kd:=l1*l2*S/(n*n);
Ld:=sqrt(Kd/PI);
Write(F4,l:1:2,Char(9),S:1:2,char(9),Kd:1:2,char(9),Ld:1:2,char(9),l-Ld:1:2,char(9),Ldim:1:2,char(9),
-l-Ldim:1:2);

WriteLn(F4);
end;
close(F4);
close(F2);
erase(file1+' MDRéel');
end.

```

Programme de calcul de la fonction $L_{12}(d)$ de Diggle avec correction des effets de bordure

```

Program L12dDiggle;

uses SANE;

var
  Ref:array[1..1000] of string[4];
  Cod:array[1..1000] of integer;
  X,Y:array[1..1000] of real;
  D,S12,K12,S21,K21,Ld,e1,e2,k,Xmin,Xmax,Ymin,Ymax,l1,l2,l,pd,dmax:real;
  F1,F3,F4:text;
  F2:file of real;
  i,j,n,n1,n2,b:longInt;
  file1,file2:string[15];
  rec:string[60];
  rep:char;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
....idem programme LdRipley...

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
....idem programme LdRipley...

{***PROGRAMME PRINCIPAL***}
BEGIN
  setenvironment(0);
  WriteLn('CALCUL DE LA STATISTIQUE L12d DE DIGGLE AVEC CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE');
  WriteLn('R. Pélissier & H. Rammohan, IFP, 06/95',char(13));

  {***ENTREE DES PARAMETRES***}
  ....idem programme LdRipley...

  {***LECTURE DU FICHIER DE DONNEES***}

```

```

i:=0;
While not EOF (F1) do
begin
  i:=i+1;
  ReadLn(F1,rec);
  Ref[i]:=copy(rec,1,4);
  X[i]:=str2num(copy(rec,6,5))-Xmin;
  Y[i]:=str2num(copy(rec,12,5))-Ymin;
  Cod[i]:=Num2Integer(str2num(copy(rec,18,1)));
end;
Close(F1);
Distance;

{***CALCUL DES STATISTIQUES DE DIGGLE***}
Rewrite(F4,file1+' L12d');
Write(F4,'d',char(9),'n1',char(9),'n2',char(9),'S12',char(9),'K12',char(9));
Write(F4,'S21',char(9),'K21',char(9),'L12d',char(9),'d-L12d'); WriteLn(F4);

{***boucle pas de distance***}
l:=0;
b:=0;
Write(char(13),'Boucle : ');
While l<dmax do
begin
  Reset(F2);
  l:=l+pd;
  b:=b+1;
  Write(b,' ');

  {***CALCUL DE K12***}
  i:=0;
  S12:=0;
  n1:=0;

  {***boucle individus***}
  While i<n do
  begin
    i:=i+1;
    j:=0;
    if Cod[i]=1 then
    begin
      n1:=n1+1;

      {***boucle voisins***}
      While j<n do
      begin
        j:=j+1;
        Read(F2,D);
        if (D<=l) and (Cod[j]=2) then
        begin
          k:=1;
          Bordure;
          S12:=S12+k;
        end;
      end;
    end;
  end;
  else
  if i<n then Seek(F2,i*n);

```

```

end;

  {***CALCUL DE K21***}
  i:=0;
  S21:=0;
  n2:=0;

  {***boucle individus***}
  While i<n do
  begin
    i:=i+1;
    j:=0;
    if Cod[i]=2 then
    begin
      n2:=n2+1;

      {***boucle voisins***}
      While j<n do
      begin
        j:=j+1;
        Read(F2,D);
        if (D<=l) and (Cod[j]=1) then
        begin
          k:=1;
          Bordure;
          S21:=S21+k;
        end;
      end;
    end
    else
    if i<n then Seek(F2,i*n);
  end;
  K12:=(I1*I2*S12)/(n1*n2);
  K21:=(I1*I2*S21)/(n1*n2);
  Ld:=sqrt(((n2*K12+n1*K21)/(n1+n2))/PI);
  Write(F4,l:1:2,Char(9),n1,char(9),n2,char(9),S12:1:2,char(9),K12:1:2,char(9));
  Write(F4,S21:1:2,char(9),K21:1:2,char(9),Ld:1:2,char(9),l-Ld:1:2); WriteLn(F4);
end;
close(F4);
close(F2);
erase(file1+' MDRéel');
end.

```

Programme de calcul de la fonction $L_d(d)$ de Getis & Franklin avec correction des effets de bordure

```

Program LidGetis;

uses SANE;

var
  Ref:array[1..1000] of string[4];
  X,Y:array[1..1000] of real;
  D,S,I1,I2,e1,e2,k,Lid,Ld,Xmin,Xmax,Ymin,Ymax,l,pd,dmax:real;
  F1,F3,F4:text;

```

```

F2,F5:file of real;
m,p,q,n,i,j,b:LongInt;
file1:string[15];
rec:string[60];
rep:char;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
....idem programme LdRipley...

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
....idem programme LdRipley...

{***PROGRAMME PRINCIPAL***}
BEGIN
  Setenvironment(0);
  WriteLn('CALCUL STATISTIQUE LID GETIS & FRANKLIN AVEC CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE');
  WriteLn('R. Pélissier & H. Rammohan, IFP, 06/95',char(13));

  {***ENTREE DES PARAMETRES***}
  ....idem programme LdRipley...

  {***LECTURE DU FICHIER DE DONNEES***} i:=0;
  ....idem programme LdRipley...

  Distance;

  {***CALCUL DES STATISTIQUES DE GETIS & FRANKLIN***}
  Rewrite(F5,file1+' LdNum');

  {***boucle pas de distance***}
  l:=0;
  b:=0;
  Write(Char(13),'Boucle : ');
  While l<dmax do
  begin
    Reset(F2);
    l:=l+pd;
    b:=b+1;
    Write(b,' ');
    i:=0;

    {***boucle individus***}
    While i<n do
    begin
      i:=i+1;
      j:=0;
      S:=0;

      {***boucle voisins***}
      While j<n do
      begin
        j:=j+1;
        Read(F2,D);
        if (D<=l) and (i<>j) then
        begin
          k:=1;
          Bordure;
          S:=S+k;
        end
      end
    end
  end

```

```
        end;
        end;
        Lid:=sqrt(I1*I2*S/(PI*(n-1)));
        Write(F5,Lid);
    end;
end;
Close(F2);
Erase(file1+' MDRéel');

{**ECRITURE DES RESULTATS**}

Rewrite(F3,file1+' Lid');
Write(F3,char(9),'X',char(9),'Y');
l:=0;
While l<dmax do
begin
    l:=l+pd;
    Write(F3,char(9),l:1:2);
end;
WriteLn(F3);
i:=0;
While i<n do
begin
    i:=i+1;
    Write(F3,Ref[i],char(9),X[i]:1:1,char(9),Y[i]:1:1);
    m:=0;
    While m<(dmax/pd) do
    begin
        Reset(F5);
        p:=(m*n)+i;
        m:=m+1;
        Seek(F5,p-1);
        Read(F5,Ld);
        Write(F3,Char(9),Ld:1:2);
    end;
    WriteLn(F3);
end;
Close(F3);
Close(F5);
Erase(file1+' LdNum');
end.
```


ANNEXE 1b

Programmes de calcul des enveloppes de confiance d'une répartition aléatoire par la procédure de Monte Carlo pour les fonctions $\hat{L}(d)$ de Ripley (1976, 1977) et $\hat{L}_{12}(d)$ de Diggle (1983).

Les programmes sont écrits en Pascal et utilisent le logiciel Turbo PASCAL® Macintosh, version 1.1 (Borland 1986).

Programme de calcul d'une enveloppe de confiance d'une répartition aléatoire par la procédure de Monte Carlo pour la fonction $L(d)$ de Ripley avec correction des effets de bordure

```

Program MCAleaLd;

{$U-}
USES PasInOut,PasConsole,Memtypes,QuickDraw;

var
  X,Y:extended;
  Xmax,Ymax,D,S,Ld,k,e1,e2,l,pd,dmax:real;
  X1,Y1:array[1..1000] of real;
  i,j,c,m,Xi,n,b:Longint;
  F1:text;
  F2:file of real;

{***PROCEDURE DE GENERATION D'UN ECHANTILLON ALEATOIRE***}
Procedure Alea;
begin
  i:=1;
  While i<=n do
  begin
    for j:=1 to Xi do X:=Random;
    Xi:=Trunc(Abs(Random/maxint)*50)+1;
    for j:=1 to Xi do Y:=Random;
    X:=Abs(Random/maxint)*Xmax;
    X1[i]:=X;
    Y:=Abs(Random/maxint)*Ymax;
    Y1[i]:=Y;
    i:=i+1;
  end;
end;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
Procedure Distance;
begin
  Rewrite(F2,'MDreal');
  for i:=1 to n do
  begin
    for j:=1 to n do
    begin
      D:=sqrt((X1[i]-X1[j])*(X1[i]-X1[j])+(Y1[i]-Y1[j])*(Y1[i]-Y1[j]));
      Write(F2,D);
    end;
  end;
end;

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
Procedure Bordure;
begin
  if D>X1[i] then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-X1[i]*X1[i])/X1[i];
    k:=1/(1-ArcTan(e1)/PI);
  end;
  if D>Y1[i] then
  begin
    e2:=sqrt(D*D-Y1[i]*Y1[i])/Y1[i];
    k:=1/(1-ArcTan(e2)/PI);
  end;
end;

```

```

end;
if D>(Xmax-X1[i]) then
begin
  e1:=sqrt(D*D-(Xmax-X1[i])*(Xmax-X1[i]))/(Xmax-X1[i]);
  k:=1/(1-ArcTan(e1)/PI);
end;
if D>(Ymax-Y1[i]) then
begin
  e2:=sqrt(D*D-(Ymax-Y1[i])*(Ymax-Y1[i]))/(Ymax-Y1[i]);
  k:=1/(1-ArcTan(e2)/PI);
end;
if (D>X1[i]) and (D>Y1[i]) then
begin
  e1:=sqrt(D*D-X1[i]*X1[i])/X1[i];
  e2:=sqrt(D*D-Y1[i]*Y1[i])/Y1[i];
  k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
if (D>X1[i]) and (D>(Ymax-Y1[i])) then
begin
  e1:=sqrt(D*D-X1[i]*X1[i])/X1[i];
  e2:=sqrt(D*D-(Ymax-Y1[i])*(Ymax-Y1[i]))/(Ymax-Y1[i]);
  k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
if (D>(Xmax-X1[i])) and (D>(Ymax-Y1[i])) then
begin
  e1:=sqrt(D*D-(Xmax-X1[i])*(Xmax-X1[i]))/(Xmax-X1[i]);
  e2:=sqrt(D*D-(Ymax-Y1[i])*(Ymax-Y1[i]))/(Ymax-Y1[i]);
  k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
if (D>(Xmax-X1[i])) and (D>Y1[i]) then
begin
  e1:=sqrt(D*D-(Xmax-X1[i])*(Xmax-X1[i]))/(Xmax-X1[i]);
  e2:=sqrt(D*D-Y1[i]*Y1[i])/Y1[i];
  k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
end;
end;

(**PROGRAMME PRINCIPAL**)
BEGIN
  WriteLn('SIMULATIONS DE REPARTITIONS ALETOIRES ET CALCUL DE STATISTIQUES Ld DERIPLEY AVEC');
  WriteLn('CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE- PROCEDURE DE MONTECARLO');
  WriteLn('R. Pélissier, IFP, 06/95',char(13));

  {**ENTREE DES PARAMETRES**}
  Write('Nombre arbres : ');
  ReadLn(n);
  Write('Nombre itérations : ');
  ReadLn(c);
  Write('Entrez un nombre aléatoire entre 1 et 50 : ');
  ReadLn(Xi);
  Write('Valeur maximale de X : ');
  ReadLn(Xmax);
  Write('Valeur maximale de Y : ');
  ReadLn(Ymax);
  Write('Enter pas de distance : ');
  ReadLn(pd);
  Write('Enter distance max : ');
  ReadLn(dmax);

```

```

Rewrite(F1,'AleaLd');
While l<dmax do
begin
  l:=l+pd;
  Write(F1,l:1:2,char(9));
end;
WriteLn(F1);

{***PROCEDURE DE MONTE CARLO***}
{***boucle itération***}
For m:=1 to c do
begin
  Write(char(13),'Itération ',m,' ');
  Alea;
  Distance;

{***CALCUL DES STATISTIQUES DE RIPLEY***}
{***boucle pas de distance***}
l:=0;
b:=0;
Write('Boucle : ');
While l<dmax do
begin
  Reset(F2);
  l:=l+pd;
  b:=b+1;
  Write(b,' ');
  i:=0;
  S:=0;

  {***boucle individus***}
  While i<n do
  begin
    i:=i+1;
    j:=0;

    {***boucle voisins***}
    While j<n do
    begin
      j:=j+1;
      Read(F2,D);
      If (D<=l) and (i<>j) then
      begin
        k:=1;
        Bordure;
        S:=S+k;
      end;
    end;
  end;
  Ld:=sqrt(Xmax*Ymax*S/PI)/n;
  Write(F1,Ld:1:2,Char(9));
end;
WriteLn(F1);
Close(F2);
end;
Close(F1);
end.

```

Programme de calcul d'une enveloppe de confiance d'une répartition aléatoire par la procédure de Monte Carlo pour la fonction $L_{12}(d)$ de Diggle avec correction des effets de bordure

```

Program MCAleaL12d;

{$U-}
USES PasInOut,PasConsole,Memtypes,QuickDraw;

var
  X,Y:extended;
  Xmax,Ymax,D,S12,S21,Ld,k,e1,e2,K12,K21,l,pd,dmax:real;
  Cod:array[1..1000] of integer;
  X1,Y1:array[1..1000] of real;
  i,j,c,m,b,Xi,n,n1,n2:Longint;
  F1:text;
  F2:file of real;

{***PROCEDURE DE GENERATION D'UN ECHANTILLON ALEATOIRE***}
Procedure Alea;
begin
  i:=1;
  While i<=n do
  begin
    for j:=1 to Xi do X:=Random;
    Xi:=Trunc(Abs(Random/maxint)*50)+1;
    for j:=1 to Xi do Y:=Random;
    X:=Abs(Random/maxint)*Xmax;
    X1[i]:=X;
    Y:=Abs(Random/maxint)*Ymax;
    Y1[i]:=Y;
    if i<=n1 then Cod[i]:=1 else Cod[i]:=2;
    i:=i+1;
  end;
end;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
....idem programme MCAleaLd...

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
....idem programme MCAleaLd...

(***)PROGRAMME PRINCIPAL(***)
BEGIN
  WriteLn('SIMULATIONS DE REPARTITIONS ALEATOIRES ET CALCUL DES STATISTIQUES L12d DE DIGGLE ');
  WriteLn('AVEC CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE- PROCEDURE DE MONTE CARLO ');
  WriteLn('R. Pélissier, IFP, 06/95',char(13));

  {***ENTREE DES PARAMETRES***}
  Write('Nombre arbres du présent : ');
  ReadLn(n1);
  Write('Nombre arbres avenir : ');
  ReadLn(n2);
  n:=n2+n1;
  Write('Nombre itérations : ');
  ReadLn(c);
  Write('Entrez un nombre aléatoire entre 1 et 50 : ');
  ReadLn(Xi);
  Write('Valeur maximale de X : ');

```



```

                S12:=S12+k;
            end;
        end;
    end
    else
        if i<n then Seek(F2,i*n);
    end;
{***CALCUL DE K21***}
    i:=0;
    S21:=0;

    {***boucle individus***}
    While i < n do
    begin
        i:=i+1;
        j:=0;
        if Cod[j]=2 then
            begin

                {***boucle voisins***}
                While j<n do
                begin
                    j:=j+1;
                    Read(F2,D);
                    if (D<=l) and (Cod[j]=1) then
                        begin
                            k:=1;
                            Bordure;
                            S21:=S21+k;
                        end;
                end;
            end
        else
            if i<n then Seek(F2,i*n);
        end;
        K12:=((Xmax*Ymax)*S12)/(n1*n2);
        K21:=((Xmax*Ymax)*S21)/(n1*n2);
        Ld:=sqrt((n2*K12+n1*K21)/((n1+n2)*PI));
        Write(F1,Ld:1:2,Char(9));
    end;
    WriteLn(F1);
    Close(F2);
end;
Close(F1);
end.

```


ANNEXE 1c

Programmes de simulation des processus ponctuels de Markov (Diggle 1983) avec calcul des enveloppes de confiance des fonctions $\hat{L}(d)$ de Ripley (1976, 1977) et $\hat{L}_{12}(d)$ de Diggle (*ibid.*) par la procédure de Monte Carlo.

Les programmes sont écrits en Pascal et utilisent le logiciel Turbo PASCAL® Macintosh, version 1.1 (Borland 1986).

Programme de simulation d'un processus ponctuel de Markov univarié avec calcul d'une enveloppe de confiance de la fonction $L(d)$ de Ripley avec correction des effets de bordure.

```

Program MCMarkovLd;

{$S+}
{$U-}
USES PasInOut,PasConsole,Memtypes,QuickDraw;

var
  X,Y,P:extended;
  Xmax,Ymax,D,H,Pc,S,Ld,e1,e2,k,l,pd,dmax:real;
  X1,Y1,X2,Y2:array[1..1000] of real;
  i,j,c,m,Xi,n,b,ef:Longint;
  F1:text;
  F2:file of real;

{***PROCEDURE DE GENERATION D'UN ECHANTILLON ALEATOIRE***}
Procedure Alea;
begin
  i:=1;
  While i<=n do
  begin
    for j:=1 to Xi do X:=Random;
    Xi:=Trunc(Abs(Random/maxint)*50)+1;
    for j:=1 to Xi do Y:=Random;
    X:=Abs(Random/maxint)*Xmax;
    X1[i]:=X;
    Y:=Abs(Random/maxint)*Ymax;
    Y1[i]:=Y;
    i:=i+1;
  end;
end;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
Procedure Distance;
begin
  Rewrite(F2,'MDreal');
  for i:=1 to n do
  begin
    for j:=1 to n do
    begin
      D:=sqrt((X1[i]-X1[j])*(X1[i]-X1[j])+(Y1[i]-Y1[j])*(Y1[i]-Y1[j]));
      Write(F2,D);
    end;
  end;
end;

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
Procedure Bordure;
begin
  if D>X1[i] then
  begin
    e1:=sqrt(D*D-X1[i]*X1[i])/X1[i];
    k:=1/(1-ArcTan(e1)/PI);
  end;
  if D>Y1[i] then
  begin

```

```

    e2:=sqrt(D*D-Y1[i]*Y1[i])/Y1[i];
    k:=1/(1-ArcTan(e2)/PI);
end;
if D>(Xmax-X1[i]) then
begin
    e1:=sqrt(D*D-(Xmax-X1[i])*(Xmax-X1[i]))/(Xmax-X1[i]);
    k:=1/(1-ArcTan(e1)/PI);
end;
if D>(Ymax-Y1[i]) then
begin
    e2:=sqrt(D*D-(Ymax-Y1[i])*(Ymax-Y1[i]))/(Ymax-Y1[i]);
    k:=1/(1-ArcTan(e2)/PI);
end;
if (D>X1[i]) and (D>Y1[i]) then
begin
    e1:=sqrt(D*D-X1[i]*X1[i])/X1[i];
    e2:=sqrt(D*D-Y1[i]*Y1[i])/Y1[i];
k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
if (D>X1[i]) and (D>(Ymax-Y1[i])) then
begin
    e1:=sqrt(D*D-X1[i]*X1[i])/X1[i];
    e2:=sqrt(D*D-(Ymax-Y1[i])*(Ymax-Y1[i]))/(Ymax-Y1[i]);
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
if (D>(Xmax-X1[i])) and (D>(Ymax-Y1[i])) then
begin
    e1:=sqrt(D*D-(Xmax-X1[i])*(Xmax-X1[i]))/(Xmax-X1[i]);
    e2:=sqrt(D*D-(Ymax-Y1[i])*(Ymax-Y1[i]))/(Ymax-Y1[i]);
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
if (D>(Xmax-X1[i])) and (D>Y1[i]) then
begin
    e1:=sqrt(D*D-(Xmax-X1[i])*(Xmax-X1[i]))/(Xmax-X1[i]);
    e2:=sqrt(D*D-Y1[i]*Y1[i])/Y1[i];
    k:=1/(1-(ArcTan(e1)+ArcTan(e2)+PI/2)/(2*PI));
end;
end;
(**PROGRAMME PRINCIPAL**)
BEGIN
    WriteLn('SIMULATIONS DE PROCESSUS PONCTUELS DE MARKOV ET CALCUL DE LA STATISTIQUE I D DE ');
    WriteLn('RIPLEY AVEC CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE-PROCEDURE DE MONTE CARLO ');
    WriteLn('R. Pélissier, IFP, 06/95',char(13));

    {**ENTREE DES PARAMETRES**}
    Write('Nombre arbres : ');
    ReadLn(n);
    Write('Nombre itérations : ');
    ReadLn(c);
    Write('Entrez un nombre aléatoire entre 1 et 50 : ');
    ReadLn(Xi);
    Write('Valeur maximale de X : ');
    ReadLn(Xmax);
    Write('Valeur maximale de Y : ');
    ReadLn(Ymax);
    Write('Enter pas de distance : ');
    ReadLn(pd);

```

```

Write('Enter distance max : ');
ReadLn(dmax);

Rewrite(F1,'MarkovLd');
l:=0;
While l<dmax do
begin
  l:=l+pd;
  Write(F1,l:1:2,char(9));
end;
WriteLn(F1);

{***PROCEDURE DE MONTE CARLO***}
{***boucle itération***}
For m:=1 to c do
begin
  Write(char(13),'Itération ',m,' ');
  Alea;

{***REDUCTIONS-REPLACEMENTS***}
  for ef:=1 to 4 do
  begin
    i:=1;
    While i<=n do
    begin
      i:=Trunc(Abs(Random/maxint)*n)+1;
      X:=Abs(Random/maxint)*Xmax;
      X2[i]:=X;
      Y:=Abs(Random/maxint)*Ymax;
      Y2[i]:=Y;
      P:=1;
      for j:=1 to n do
      begin
        if i<>j then
        begin
          D:=sqrt((X2[i]-X1[j])*(X2[i]-X1[j])+(Y2[i]-Y1[j])*(Y2[i]-Y1[j]));

{***fonction d'interaction***}
{ * * * * }      if D=0 then H:=0;
{ * * * * }      if (D>0) and (D<=6) then H:=exp(0.08*(D-6));
{ * * * * }      if D>=6 then H:=1;

          P:=P*H;
        end;
      end;
      Pc:=Abs(Random/maxint);
{ * * * * }      if (P/Exp((n-1)*Ln(1)))>=Pc then
      begin
        X1[i]:=X2[i];
        Y1[i]:=Y2[i];
        ef:=ef+1;
      end;
    end;
  end;
end;
Distance;

```

```

{***CALCUL DES STATISTIQUES DE RIPLEY***}
  {***boucle pas de distance***}
  l:=0;
  b:=0;
  Write('Boucle : ');
  While l<dmax do
  begin
    Reset(F2);
    l:=l+pd;
    b:=b+1;
    Write(b,' ');
    i:=0;
    S:=0;

    {***boucle individus***}
    While i<n do
    begin
      i:=i+1;
      j:=0;

      {***boucle voisins***}
      While j<n do
      begin
        begin
          j:=j+1;
          Read(F2,D);
          if (D<=l) and (i<>j) then
          begin
            k := 1;
            Bordure;
            S:=S+k;
          end;
        end;
      end;
      Ld:=sqrt(Xmax*Ymax*S/PI)/n;
      Write(F1,l-Ld:1:2,Char(9));
    end;
    WriteLn(F1);
    Close(F2);
  end;
  Close(F1);
end.

```

Programme de simulation d'un processus ponctuel de Markov bivarié avec calcul des enveloppes de confiance des fonctions $L(d)$ de Ripley et $L_{12}(d)$ de Diggle avec correction des effets de bordure.

```

Program MCMarkovL12d;

{$S+}
{$U-}
USES PasInOut,PasConsole,Memtypes,QuickDraw;

var
  X,Y,P:extended;
  Xmax,Ymax,D,H,Pc,S11,S22,S12,S21,L11d,L22d,L12d,e1,e2,k,l,pd,dmax:real;
  X1,Y1,X2,Y2:array[1..1000] of real;

```

```

Cod:array[1..1000] of integer;
i,j,c,m,Xi,n,n1,n2,b,ef:Longint;
F1,F3,F4:text;
F2:file of real;

{***PROCEDURE DE GENERATION D'UN ECHANTILLON ALEATOIRE***}
Procedure Alea;
begin
  i:=1;
  While i<=n do
  begin
    for j:=1 to Xi do X:=Random;
    Xi:=Trunc(Abs(Random/maxint)*50)+1;
    for j:=1 to Xi do Y:=Random;
    X:=Abs(Random/maxint)*Xmax;
    X1[i]:=X;
    Y:=Abs(Random/maxint)*Ymax;
    Y1[i]:=Y;
    if i<=n1 then
    begin
      Cod[i]:=1;
    end
    else Cod[i]:=2;
    i:=i+1;
  end;
end;

{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
... idem Programme MCMarkovLd...

{***PROCEDURE DE CORRECTION DES EFFETS DE BORDURE***}
... idem Programme MCMarkovLd...

(**PROGRAMME PRINCIPAL**)
BEGIN
  WriteLn('SIMULATIONS DE PROCESSUS PONCTUELS DE MARKOV BIVARIÉS ET CALCUL DES ');
  WriteLn('STATISTIQUES Ld DE RIPLEY ET L12d DE DIGGLE AVEC CORRECTION DES EFFETS ');
  WriteLn('DE BORDURE- PROCEDURE DE MONTE CARLO ');
  WriteLn('R. Pélissier, IFP, 06/95',char(13));
  {***ENTREE DES PARAMETRES***}
  Write('Nombre arbres du présent: ');
  ReadLn(n1);
  Write('Nombre arbres avenir: ');
  ReadLn(n2);
  n:=n1+n2;
  Write('Nombre itérations : ');
  ReadLn(c);
  Write('Entrez un nombre aléatoire entre 1 et 50 : ');
  ReadLn(Xi);
  Write('Valeur maximale de X : ');
  ReadLn(Xmax);
  Write('Valeur maximale de Y : ');
  ReadLn(Ymax);
  Write('Enter pas de distance : ');
  ReadLn(pd);
  Write('Enter distance max : ');
  ReadLn(dmax);

```

```

Rewrite(F1,'MarkovLdPr');
Rewrite(F3,'MarkovLdAv');
Rewrite(F4,'MarkovLdPr/Av');
l:=0;
While l<dmax do
begin
  l:=l+pd;
  Write(F1,l:1:2,char(9));
  Write(F3,l:1:2,char(9));
  Write(F4,l:1:2,char(9));
end;
WriteLn(F1);
WriteLn(F3);
WriteLn(F4);

{***PROCEDURE DE MONTE CARLO***}
{***boucle itération***}
For m:=1 to c do
begin
  Write(char(13),'Itération ',m,' ');
  Alea;

{***REDUCTIONS-REPLACEMENTS***}
  for ef:=1 to 4 do
  begin
    i:=1;
    While i<=n do
    begin
      i:=Trunc(Abs(Random/maxint)*n)+1;
      X:=Abs(Random/maxint)*Xmax;
      X2[i]:=X;
      Y:=Abs(Random/maxint)*Ymax;
      Y2[i]:=Y;
      P:=1;
      for j:=1 to n do
      begin
        if (i<>j) then
        begin
          D:=sqrt((X2[i]-X1[j])*(X2[i]-X1[j])+(Y2[i]-Y1[j])*(Y2[i]-Y1[j]));

{***fonction d'interaction***}
          Case Cod[i] of
{ * P r / P r * }      1:begin
                        if Cod[j]=1 then
                        begin
{ * * * * }           if D=0 then H:=0;
{ * * * * }           if (D>0) and (D<=4.75) then H:=Exp(0.112*(D-4.75));
{ * * * * }           if D>4.75 then H:=1;
                        end
{ * P r / A v * }      else
                        begin
( * * * * )           if D=0 then H:=0;
( * * * * )           if D>0 then H:=1;
                        end;
                        end;
{ * A v / A v * }      2:begin
                        if Cod[j]=2 then
                        begin

```

```

{ * * * * }           if D=0 then H:=0;
{ * * * * }           if D>0 then H:=1;
                        end
{ * Av/Pr* }         else
                        begin
{ * * * * }           if D=0 then H:=0;
{ * * * * }           if D>0 then H:=1;
                        end;
                        end;
                        end;
                        P:=P*H;
                        end;
                        end;
                        Pc:=Abs(Random/maxint);
{ * * }             if (P/Exp((n-1)*Ln(1)))>=Pc then
                        begin
                        X1[i]:=X2[i];
                        Y1[i]:=Y2[i];
                        ef:=ef+1;
                        end;
                        end;
                        end;
                        Distance;

{**CALCUL DES STATISTIQUES DE RIPLEY ET DIGGLE**}
{**boucle pas de distance**}
l:=0;
b:=0;
Write('Boucle : ');
While l<dmax do
begin
  Reset(F2);
  l:=l+1;
  b:=b+1;
  Write(b, ' ');
  i:=0;
  S11:=0;
  S22:=0;
  S12:=0;
  S21:=0;

  {**boucle individus**}
  While i<n do
  begin
    i:=i+1;
    j:=0;

    {**boucle voisins**}
    While j<n do
    begin
      j:=j+1;
      Read(F2,D);
      if (i<>j) and (Cod[i]=1) and (Cod[j]=1) and (D<=l) then
      begin
        k:=1;
        Bordure;
        S11:=S11+k;
      end;
    end;
  end;
end;

```

```

    if (i<>j) and (Cod[i]=2) and (Cod[j]=2) and (D<=l) then
    begin
        k := 1;
        Bordure;
        S22:=S22+k;
    end;
    if (i<>j) and (Cod[i]=1) and (Cod[j]=2) and (D<=l) then
    begin
        k:=1;
        Bordure;
        S12:=S12+k;
    end;
    if (i<>j) and (Cod[i]=2) and (Cod[j]=1) and (D<=l) then
    begin
        k:=1;
        Bordure;
        S21:=S21+k;
    end;
end;
end;
L11d:=sqrt(Xmax*Ymax*S11/PI)/n1;
Write(F1,I-L11d:1:2,Char(9));
L22d:=sqrt(Xmax*Ymax*S22/PI)/n2;
Write(F3,I-L22d:1:2,Char(9));
L12d:=sqrt(((n2*((Xmax*Ymax*S12)/(n1*n2))+n1*((Xmax*Ymax*S21)/(n1*n2)))/(n1+n2))/PI);
Write(F4,I-L12d:1:2,Char(9));
end;
WriteLn(F1);
WriteLn(F3);
WriteLn(F4);
Close(F2);
end;
Close(F1);
Close(F3);
Close(F4);
end.

```


ANNEXE 1d

Programmes de calcul des fonctions de corrélation de paire :
 $\hat{g}(d)$ de Stoyan *et al.* (1987) et
 $\hat{g}_{12}(d)$ de Stoyan (1988).

Les programmes sont écrits en Pascal et utilisent le logiciel Turbo PASCAL® Macintosh, version 1.1 (Borland 1986).

Même structure des fichiers de données que pour l'annexe 1a

Programme de calcul de la fonction de corrélation de paire $g(d)$ de Stoyan *et al.* avec correction des effets de bordure

```

Program GdStoyan;
uses SANE;
var
  Ref:array[1..1000] of string[4];
  X,Y:array[1..1000] of real;
  D,S,l1,l2,Xmin,Xmax,Ymin,Ymax,l,pd,dmax,W,g,SW,dl,Dr:real;
  F1,F3,F4:text;
  F2:file of real;
  i,j,n,b:longInt;
  file1,s1,s2:string[20];
  rec:string[60];
  rep:char;
{***PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES***}
Procedure Distance;
begin
  if (Rep='O') or (Rep='o') then
  begin
    Rewrite(F3,file1+' MatDis');
    n:=i;
    for i:=1 to n do Write(F3,char(9),Ref[i]);
    WriteLn(F3);
    for i:=1 to n do
    begin
      Write(F3,Ref[i]);
      for j:=1 to n do
      begin
        D:=sqrt((X[i]-X[j])*(X[i]-X[j])+(Y[i]-Y[j])*(Y[i]-Y[j]));
        Write(F2,D);
        Write(F3,char(9),D:5:1);
      end;
      WriteLn(F3);
    end;
    close(F3);
  end
  else
  begin
    n:=i;
    for i:=1 to n do
    begin
      for j:=1 to n do
      begin
        D := sqrt((X[i]-X[j])*(X[i]-X[j])+(Y[i]-Y[j])*(Y[i]-Y[j]));
        Write(F2,D);
      end;
    end;
  end;
end;
{***PROGRAMME PRINCIPAL***}
BEGIN
  setenvironment(0);

```

```

WriteLn('CALCUL DE LA FONCTION DE CORRELATION DE PAIRE DE STOYAN et al. AVEC CORRECTION DES EFFETS
DEBORDURE');
WriteLn('R. Pélissier, IFP, 06/95',char(13));
{***ENTREE DES PARAMETRES***}
Write('entrer le nom du fichier de données : ');
ReadLn(file1);
s1:=file1+' Gd';
Reset(F1,file1);
Rewrite(F2,file1+' MDRéel');
Write('enregistrer la matrice des distances (O/N)? : ');
ReadLn(Rep);
Write('entrer Xmin : ');
ReadLn(Xmin);
Write('entrer Xmax : ');
ReadLn(Xmax);
Write('entrer Ymin : ');
ReadLn(Ymin);
Write('entrer Ymax : ');
ReadLn(Ymax);
l1:=Xmax-Xmin;
l2:=Ymax-Ymin;
Write('Entrer pas de distance : ');
ReadLn(pd);
Write('Entrer distance max : ');
ReadLn(dmax);
Write('entrer grain du lissage : ');
ReadLn(s2);
s1:=s1+s2;
dl:=str2num(s2);

{***LECTURE DU FICHIER DE DONNEES***}
i:=0;
While not EOF (F1) do
begin
i:=i+1;
ReadLn(F1,rec);
Ref[i]:=copy(rec,1,4);
X[i]:=str2num(copy(rec,6,5))-Xmin;
Y[i]:=str2num(copy(rec,12,5))-Ymin;
end;
Close(F1);
Distance;

{***CALCUL DES STATISTIQUES DE STOYAN***}
Rewrite(F4,s1);
Write(F4,'d',char(9),'gd');
WriteLn(F4);

{***boucle pas de distance***}
l:=0;
b:=0;
Write(char(13),'Boucle : ');
While l<dmax do
begin
Reset(F2);
l:=l+pd;
b:=b+1;

```

```

Write(b,' ');
i:=0;
SW:=0;

{**boucle individus**}
While i<n do
begin
  i:=i+1;
  S:=0;

  {**boucle voisins**}
  While j<n do
  begin
    j:=j+1;
    Read(F2,D);
    Dr:=D-l;
    if (i<>j) then
    begin
      W:=0;
      if (Dr>=-dl) and (Dr<=dl) then W:=(3/(4*dl))*(1-(Dr*Dr)/(dl*dl));
      SW:=SW+W;
    end;
  end;
end;
S:=l1*I2-l*(2*I1+2*I2-l)/PI;
g:=SW/(n*n/(l1*I2*I1*I2)*2*PI*I*s);
Write(F4,l:1:2,Char(9),g:1:2);
WriteLn(F4);
end;
Close(F4);
Close(F2);
Erase(file1+' MDRéel');
end.

```

Programme de calcul de la fonction de corrélation de paire $g_{12}(d)$ de Stoyan (1988) avec correction des effets de bordure.

```

Program G12dStoyan;
uses SANE;
var
  Ref:array[1..1000] of string[4];
  Cod:array[1..1000] of integer;
  X,Y:array[1..1000] of real;
  D,SW,S,Dr,W,g12,Xmin,Xmax,Ymin,Ymax,l1,l2,l,dl,pd,dmax:real;
  F1,F3,F4:text;
  F2:file of real;
  i,j,n,n1,n2,b:longInt;
  file1,s1,s2:string[20];
  rec:string[60];
  rep:char;

{**PROCEDURE DE CALCUL DE LA MATRICE DES DISTANCES**}
... idem Programme GdStoyan ...

```

```

{***PROGRAMME PRINCIPAL***}
BEGIN
  setenvironment(0);
  WriteLn('CALCUL DE LA FONCTION DE CORRELATION DE PAIRE G12d DE STOYAN et al.
AVEC CORRECTION
DES EFFETS DE BORDURE');
  WriteLn('R. Pélissier, IFP, 06/95',char(13));

{***ENTREE DES PARAMETRES***}
... idem Programme GdStoyan ...

{***LECTURE DU FICHER DE DONNEES***}
  i:=0;
  While not EOF (F1) do
  begin
    i:=i+1;
    ReadLn(F1,rec);
    Ref[i]:=copy(rec,1,4);
    X[i]:=str2num(copy(rec,6,5))-Xmin;
    Y[i]:=str2num(copy(rec,12,5))-Ymin;
    Cod[i]:=Num2Integer(str2num(copy(rec,60,1)));
  end;
  Close(F1);
  Distance;

{***CALCUL DES STATISTIQUES DE STOYAN***}
  Rewrite(F4,s1);
  Write(F4,'d',char(9),'G12d',char(9),'n1',char(9),'n2');
  WriteLn(F4);

  {***boucle pas de distance***}
  l:=0;
  b:=0;
  Write(char(13),'Boucle : ');
  While l<dmax do
  begin
    Reset(F2);
    l:=l+pd;
    b:=b+1;
    Write(b,' ');
    i:=0;
    SW:=0;
    n1:=0;
    {***boucle individus***}
    While i<n do
    begin
      i:=i+1;
      j:=0;
      if Cod[i]=1 then n1:=n1+1;
      n2:=0;

      {***boucle voisins***}
      While j<n do
      begin
        j:=j+1;
        Read(F2,D);
        Dr:=D-l;
        if (Cod[i]=1) and (Cod[j]=2) then

```

```
begin
  n2:=n2+1;
  W:=0;
  if (Dr>=-dl) and (Dr<=dl) then W:=(3/(4*dl))*(1-(Dr*Dr)/(dl*dl));
  SW:=SW+W;
end;
end;
end;
S:=I1*I2-I*(2*I1+2*I2-I)/PI;
g12:=SW/((n1/(I1*I2))*(n2/(I1*I2))*2*PI*I*S);
Write(F4,l:1:2,Char(9),g12:1:2,char(9),n1,char(9),n2);
WriteLn(F4);
end;
Close(F4);
Close(F2);
Erase(file1+' MDRéel');
end.
```

ANNEXE 2

Liste floristique et Indices de Valeur d'Importance

La liste comprend l'ensemble des espèces ≥ 30 cm gbh répertoriées sur l'échantillon systématique en bandes et les cinq placeaux étudiés. Sont inclus également les espèces prises en compte dans d'autres échantillons (+) ou simplement observées dans les 28 ha (++) . Les Indices de Valeur d'Importance (IVI_r) se décomposent en densité relative (Dr) et surface terrière relative (Gr). Une astérisque (*) signale les espèces endémiques des Ghâts occidentaux et les potentialités structurales (PS) sont indiquées comme suit : (Em) espèces émergentes, (I) espèces de la canopée (ensemble structural I), (II) espèces des strates intermédiaires (ensemble structural II) et (III) espèces de sous-bois (ensemble structural III).

Espèces	Code	PS	Echantillon en bandes		
			Dr (%)	Gr (%)	IVIr (Dr + Gr)
ANACARDIACEAE					
<i>Holigarna arnottiana</i> J. Hk.*	hoar	I, II	0,4	0,22	0,62
<i>Holigarna ferruginea</i> March.*	hofe	II	0,56	0,36	0,92
<i>Holigarna grahamii</i> (Wt.) Kurz*	hogr	III	0,15	0,05	0,2
<i>Holigarna nigra</i> Bourd.*	honi	II, III	0,1	0,23	0,33
<i>Mangifera indica</i> L.	main	I	0,76	0,85	1,61
<i>Nothopegia beddomei</i> Gamble*	nobe	II, III	2,17	0,74	2,91
<i>Semecarpus auriculata</i> Bedd.*	seau	III	0,2	0,09	0,29
			4,34	2,54	6,88
ANNONACEAE					
<i>Cyathocalyx zeylanicus</i> Champ ex J. Hk. & Th.	cyze	III ?	0,05	0,01	0,06
<i>Goniothalamus</i> sp. Bl.	goxx	III	0,05	0,01	0,06
<i>Polyalthia coffeoides</i> J. Hk. & Th.	poco	III, II	0,35	0,11	0,46
<i>Polyalthia fragrans</i> (Dalz.) Bedd.	pofr	I	0,05	0,14	0,19
Undetermined Annonaceae	Anno	?	0,1	0,06	0,16
			0,6	0,33	0,93
ARECACEAE					
<i>Caryota urens</i> L.	caur	II	0,1	0,06	0,16
BIGNONIACEAE					
<i>Pajanelia longifolia</i> (Willd.) Schum.	palo	II, I	0,1	0,27	0,37
BURSERACEAE					
<i>Canarium strictum</i> Roxb.	cast	I	0,4	0,43	0,83
CELASTRACEAE					
<i>Euonymus indicus</i> Heyne ex Wall.	euin	III	0,3	0,08	0,38
<i>Lophopetalum wightianum</i> Arn.	lowi	Em	0,5	1,49	1,99
<i>Microtropis wallichiana</i> Wt.	miwa	III	0,1	0,02	0,12
			0,9	1,59	2,49
CLUSIACEAE					
<i>Calophyllum polyanthum</i> Wall. ex Choisy	capo	Em, I	0,5	1,73	2,23
<i>Garcinia gummi-gutta</i> (L.) Robson	gagu	II	0,25	0,23	0,48
<i>Garcinia morella</i> (Gaertn.) Desr.	gamo	II	2,22	0,65	2,87
<i>Garcinia talbotii</i> Raiz. & Sant.*	gata	II	1,51	1,18	2,69
<i>Mesua ferrea</i> L.	mefe	I	2,88	3,71	6,59
			7,36	7,5	14,86
CORNACEAE					
<i>Mastixia arborea</i> (Wt.) Bedd.	maar	II	0,76	0,5	1,26
DIPTEROCARPACEAE					
++ <i>Dipterocarpus bourdillonii</i> Brandis*	-	Em	-	-	-
<i>Dipterocarpus indicus</i> Bedd.*	diin	Em	3,38	11,62	15,00
++ <i>Hopea parviflora</i> Bedd.*	-	I	-	-	-
<i>Hopea ponga</i> (Dennst.) Mabberly*	hopo	I, II	1,01	1,28	2,29
<i>Vateria indica</i> L.*	vain	Em, I	16,71	29,29	46,00
			21,1	42,19	63,29

Placeau R _H			Placeau R _R			Placeau P _R			Placeau P _S			Placeau S _H		
Dr	Gr	IVlr												
-	-	-	-	-	-	0,69	0,13	0,82	1,09	0,29	1,38	0,64	0,2	0,84
-	-	-	0,37	0,25	0,62	0,34	0,07	0,41	-	-	-	0,96	0,89	1,85
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,54	0,39	0,93	0,32	0,05	0,37
-	-	-	-	-	-	2,06	1,84	3,9	-	-	-	0,64	0,49	1,13
-	-	-	0,74	1,06	1,8	2,06	2,36	4,42	0,54	0,29	0,83	-	-	-
1,43	0,3	1,73	-	-	-	0,69	0,33	1,02	4,35	1,95	6,3	2,55	0,64	3,19
0,36	0,2	0,56	0,37	0,05	0,42	0,69	0,26	0,95	0,54	0,1	0,64	-	-	-
1,79	0,5	2,29	1,48	1,36	2,84	6,53	4,99	11,5	7,06	3,02	10,1	5,11	2,27	7,38
0,36	0,25	0,61	-	-	-	-	-	-	0,54	0,1	0,64	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1,43	0,3	1,73	-	-	-	-	-	-	0,54	0,19	0,73	0,64	0,1	0,74
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1,79	0,55	2,34	-	-	-	-	-	-	1,08	0,29	1,37	0,64	0,1	0,74
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,32	0,2	0,52
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,36	0,2	0,56	-	-	-	0,34	0,39	0,73	-	-	-	0,64	0,84	1,48
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	3,33	7,53	10,9	1,03	1,25	2,28	0,54	4,77	5,31	0,64	3,95	4,59
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	3,33	7,53	10,9	1,03	1,25	2,28	0,54	4,77	5,31	0,64	3,95	4,59
0,36	0,25	0,61	2,59	3,84	6,43	0,34	0,2	0,54	-	-	-	0,64	8,69	9,33
-	-	-	1,11	0,25	1,36	0,69	0,2	0,89	-	-	-	1,27	0,74	2,01
-	-	-	1,11	0,3	1,41	1,03	0,33	1,36	1,63	0,39	2,02	1,27	0,54	1,81
1,43	0,6	2,03	1,11	2,32	3,43	1,37	0,39	1,76	1,63	1,27	2,9	2,23	1,09	3,32
0,72	6,21	6,93	9,63	4,19	13,8	3,44	6,3	9,74	4,35	9,55	13,9	5,73	3,55	9,28
2,51	7,06	9,57	15,5	10,9	26,4	6,87	7,42	14,3	7,61	11,2	18,8	11,1	14,6	25,7
0,36	0,35	0,71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,59	0,74	2,33
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6,09	36,4	42,5	4,81	23,6	28,4	1,37	7,49	8,86	3,8	12,6	16,4	1,91	15,5	17,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1,08	0,5	1,58	3,33	1,26	4,59	1,72	0,72	2,44	1,63	0,39	2,02	1,59	0,79	2,38
22,6	16,9	39,5	24,1	33,4	57,5	19,6	33,2	52,8	5,43	19,4	24,8	16,9	26,1	43,0
29,8	53,8	83,6	32,2	58,3	90,5	22,7	41,4	64,1	10,8	32,4	43,2	20,4	42,4	62,8

Espèces	Code	PS	Echantillon en bandes		
			Dr (%)	Gr (%)	IVIr (Dr + Gr)
EBENACEAE					
++ <i>Diospyros assimilis</i> Bedd.*	-	I ?	-	-	-
<i>Diospyros bourdillonii</i> Brandis*	dibo	I, II	0,3	0,9	1,2
<i>Diospyros buxifolia</i> (Bl.) Hiern	dibu	I, II	-	-	-
<i>Diospyros ghatensis</i> B.R. Ramesh & D. De Franceschi*	digh	I, II	0,2	0,06	0,26
<i>Diospyros pruriens</i> Dalz.*	dipr	II, III	0,25	0,06	0,31
<i>Diospyros sylvatica</i> Roxb.	disy	I	0,96	0,97	1,93
			7,71	1,99	3,7
ELÆOCARPACEAE					
<i>Elæocarpus serratus</i> L.	else	I ?	0.05	0.23	0.28
EUPHORBIACEAE					
<i>Agrostistachys meeboldii</i> Pax & K. Hoffm.	agme	III	0,05	0,01	0,06
<i>Antidesma menasu</i> Miq. ex Tul.	anme	III	0,2	0,06	0,26
<i>Baccaurea courtalensis</i> M. Arg.*	baco	III	0,2	0,03	0,23
<i>Blachia denudata</i> Benth.*	blde	III	0,05	0,02	0,07
<i>Blachia umbellata</i> Baill.*	blum	III	0,05	0,01	0,06
<i>Croton malabaricus</i> Bedd.*	crma	III ?	0,05	0,05	0,1
<i>Dimorphocalyx beddomei</i> (Benth.) A. Shaw*	dibe	III	1,36	0,32	1,68
<i>Drypetes elata</i> (Bedd.) Pax & Hoffm.*	drel	I, II	3,99	4,35	8,34
<i>Drypetes oblongifolia</i> (Bedd.) A. Shaw	drob	I, II	-	-	-
<i>Fahrenheitia zeylanica</i> (Thw.) A. Shaw	faze	I, II	0,76	0,74	1,5
<i>Glochidion malabaricum</i> Bedd.*	glma	III	0,25	0,06	0,31
<i>Macaranga peltata</i> (Roxb.) Mueller	mape	II	0,1	0,04	0,14
<i>Mallotus philippensis</i> (Lam.) Mueller	maph	III	0,05	0,01	0,06
<i>Mallotus stenanthus</i> M. Arg.	mast	III	-	-	-
<i>Mallotus tetracoccus</i> (Roxb.) Kurz	mate	III ?	0,1	0,06	0,16
<i>Margaritaria indica</i> (Dalz.) A. Shaw	mrin	III ?	-	-	-
			7,31	5,78	13,09
FABACEAE					
<i>Humboldtia brunonis</i> Wall.*	hubr	III	14,89	2,75	17,64
<i>Kingiodendron pinnatum</i> (Roxb. ex DC) Harms*	kipi	Em	1,06	4,52	5,58
			15,95	7,27	23,22
FLACOURTIACEAE					
<i>Casearia ovata</i> (Lam.) Willd.	caov	II, III	0,3	0,08	0,38
<i>Flacourtia montana</i> Graham*	flmo	III ?	0,05	0,02	0,07
<i>Hydnocarpus alpina</i> Wt.	hyal	II	1,41	0,72	2,13
<i>Hydnocarpus pentandra</i> (Buch.-Ham.) Oken*	hype	?	0,05	0,15	0,2
			1,81	0,97	2,78
ICACINACEAE					
+ <i>Gomphandra tetrandra</i> (Wall.) Sleumer		III	-	-	-

Espèces		Code	Echantillon en bandes		
			Dr (%)	Gr (%)	IVIr (Dr + Gr)
LAURACEAE					
<i>Actinodaphne tadulingami</i> Gamble*	acta	II, III	0,2	0,11	0,31
<i>Beilschmiedia wightii</i> Benth. ex J. Hk.*	bewi	II	0,4	0,16	0,56
<i>Cinnamomum</i> sp. Schaeff.	cixx	I	0,76	0,64	1,4
<i>Cryptocarya bourdillonii</i> Gamble*	crbo	II	0,66	0,41	1,07
<i>Litsea floribunda</i> (Bl.) Gamble	lifl	I, II ?	0,05	0,03	0,08
<i>Persea macrantha</i> (Nees) Kosterm.	pema	I	0,1	0,27	0,37
			2,17	1,62	3,79
MELASTOMATACEAE					
<i>Memecylon wightii</i> Thw.	mewi	III	0,05	0,01	0,06
<i>Memecylon</i> sp.	mexx	III	0,15	0,06	0,21
			0,2	0,07	0,27
MELIACEAE					
<i>Aglaia barberi</i> Gamble*	agba	III ?	0,1	0,28	0,38
<i>Aglaia jainii</i> Viswa. & Ramachan.*	agja	III	-	-	-
++ <i>Aglaia simplicifolia</i> (Bedd.) Harms*	-	III ?	-	-	-
<i>Aphanamixis polystachya</i> (Wall.) Parker	appo	II	0,1	0,05	0,15
<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i> (Bedd.) Mabb.*	rean	II, III	3,18	1,53	4,71
<i>Walsura trifolia</i> A. Juss.	watr	II	0,05	0,01	0,06
			3,43	1,87	5,3
MORACEAE					
<i>Antiaris toxicaria</i> Lesch.	anto	I	0,05	0,02	0,07
<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	arhe	II	0,35	0,36	0,71
<i>Artocarpus hirsutus</i> Lam.*	arhi	II	0,15	0,1	0,25
<i>Ficus nervosa</i> Roth	fine	I	0,1	0,13	0,23
			0,65	0,61	1,26
MYRISTICACEAE					
<i>Knema attenuata</i> (J. Hk. & Thw.) Warb.*	knat	II	6,11	4,86	10,97
<i>Myristica dactyloides</i> Gaertn.*	myda	II	13,18	11,45	24,63
<i>Myristica malabarica</i> Lam.*	myma	II	0,15	0,19	0,34
			19,44	16,5	35,94
MYRTACEAE					
<i>Syzygium gardneri</i> Thw.	syga	I, Em	1,92	1,47	3,39
<i>Syzygium hemisphericum</i> (Walp.) Alston	syhe	III	0,05	0,01	0,06
<i>Syzygium lætum</i> (Buch.-Ham.) Gandhi*	syla	III	0,66	0,11	0,77
			2,63	1,59	4,22
OLACACEAE					
<i>Strombosia ceylanica</i> Gardn.	stce	I, II	0,45	0,25	0,7
OLEACEAE					
+ <i>Olea dioica</i> Roxb.	oldi	II	-	-	-
RHIZOPHORACEAE					
<i>Blepharistemma membranifolia</i> (Miq.) Ding Hou*	blme	II	0,05	0,02	0,07

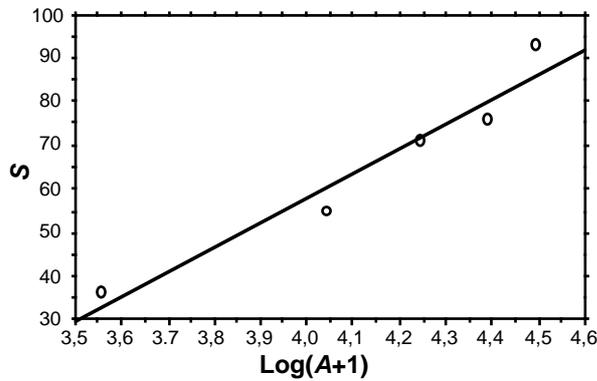
Espèces		Code	Echantillon en bandes		
			Dr (%)	Gr (%)	IVIr (Dr + Gr)
RUBIACEAE					
<i>Neonauclea purpurea</i> (Roxb.) Merr.	nepu	III ?	0,1	0,27	0,37
RUTACEAE					
<i>Glycosmis macrocarpa</i> Wt.*	glmc	III	0,2	0,06	0,26
<i>Vepris bilocularis</i> (Wt. & Arn.) Engler*	vebi	I ?	0,1	0,19	0,29
			0,3	0,25	0,55
SAPINDACEAE					
<i>Dimocarpus longan</i> Lour.	dilo	II	0,71	0,72	1,43
<i>Harpullia arborea</i> (Blanco) Radlk.	haar	II	0,1	0,06	0,16
<i>Otonephelium stipulaceum</i> (Bedd.) Radlk.*	otst	II	0,25	0,18	0,43
			1,06	0,96	2,02
SAPOTACEAE					
<i>Chrysophyllum lanceolatum</i> (Bl.) DC.	chla	I	0,25	0,32	0,57
<i>Isonandra lanceolata</i> Wt.	isla	III	0,05	0,01	0,06
++ <i>Mimusops elengi</i> L.	-	I	-	-	-
<i>Palaquium ellipticum</i> (Dalz.) Baillon*	pael	I, Em	4,95	3,59	8,54
			5,25	3,92	9,17
STERCULIACEAE					
<i>Heritiera papilio</i> Bedd.*	hepa	I, II	0,3	0,28	0,58
<i>Leptonychia moacurroides</i> Bedd.*	lemo	III	0,1	0,02	0,12
<i>Pterospermum diversifolium</i> Bl.	ptdi	II	0,05	0,02	0,07
			0,45	0,32	0,77
SYMPLOCACEAE					
<i>Symplocos racemosa</i> Roxb.	syra	II	0,1	0,06	0,16
URTICACEAE					
<i>Dendrocnide sinuata</i> (Bl.) Chew.	desi	III	0,1	0,03	0,13
VERBENACEAE					
<i>Callicarpa tomentosa</i> (L.) Murray	cato	III	0,05	0,03	0,08
VIOLACEAE					
<i>Rinorea bengalensis</i> (Wall.) O. Kuntze	ribe	III	1,01	0,2	1,21

Placeau RH			Placeau RR			Placeau PR			Placeau PS			Placeau SH		
Dr	Gr	IVlr												
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,36	0,05	0,41	-	-	-	-	-	-	0,54	0,19	0,73	0,32	0,05	0,37
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,32	0,59	0,91
0,36	0,05	0,41	-	-	-	-	-	-	0,54	0,19	0,73	0,64	0,64	1,28
-	-	-	-	-	-	0,69	1,51	2,2	1,09	2,24	3,33	0,64	0,2	0,84
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,32	0,2	0,52
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	0,69	1,51	2,2	1,09	2,24	3,33	0,96	0,4	1,36
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	0,74	0,35	1,09	-	-	-	0,54	0,1	0,64	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5,02	2,19	7,21	5,93	1,16	7,09	3,44	2,1	5,54	2,72	1,85	4,57	2,23	1,09	3,32
5,02	2,19	7,21	6,67	1,51	8,18	3,44	2,1	5,54	3,26	1,95	5,21	2,23	1,09	3,32
-	-	-	1,85	0,91	2,76	0,69	1,97	2,66	0,54	0,39	0,93	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	0,69	0,26	0,95	-	-	-	-	-	-
-	-	-	1,85	0,91	2,76	1,38	2,23	3,61	0,54	0,39	0,93	-	-	-
-	-	-	-	-	-	0,69	0,46	1,15	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,36	0,05	0,41	-	-	-	0,34	0,07	0,41	1,63	0,29	1,92	-	-	-

ANNEXE 3a

**Résultats des régressions aire-espèces pour l'échantillon
systématique en bandes.**

Sens est-ouest (A vers E) : $S = 56,8 \cdot \text{Log}(A + 1) - 169,4$



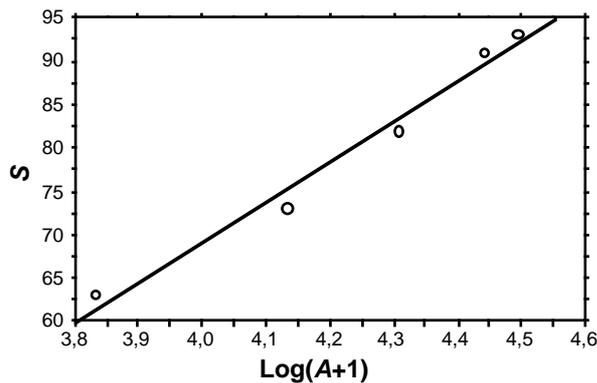
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
5	0,972	0,945	0,926	5,883

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	1770,964	1770,964	51,166
Résiduel	3	103,836	34,612	p = 0,0056
Total	4	1874,800		

Sens ouest-est (E vers A) : $S = 46,5 \cdot \text{Log}(A + 1) - 116,6$



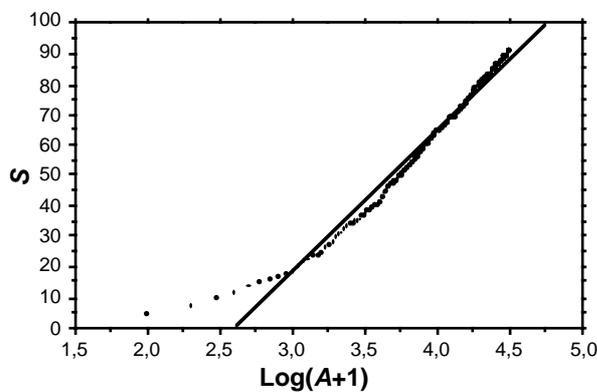
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
5	0,990	0,980	0,973	2,053

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	618,56	618,560	146,812
Résiduel	3	12,640	4,213	p = 0,0012
Total	4	631,200		

Moyenne pour dix séries de tirages aléatoire des quadrats de 100 m² : $S = 46,8 \cdot \text{Log}(A + 1) - 121,9$



Résultats de la régression

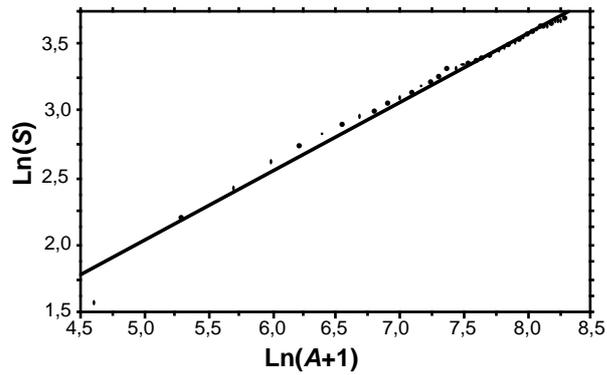
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
312	0,987	0,973	0,973	3,255

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	1,20.10 ⁵	1,20.10 ⁵	111332,415
Résiduel	310	3285,046	10,597	p = 0,0001
Total	311	1,23.10 ⁵		

ANNEXE 3b

**Résultats des régressions aire-espèces pour chacun des
placeaux.**

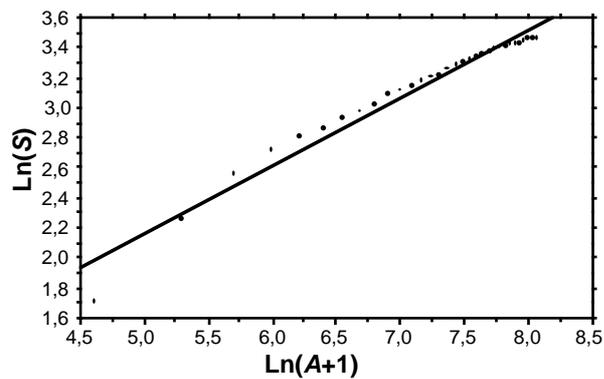
Placeau R_H : $\text{Ln}(S) = 0,515 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,552$ 

Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
40	0,992	0,985	0,985	0,056

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	7,834	7,834	2481,988
Résiduel	38	0,120	0,003	p < 0,000
Total	39	7,954		

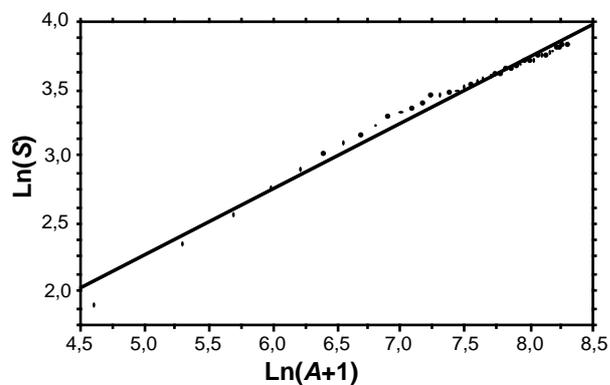
Placeau R_R : $\text{Ln}(S) = 0,452 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,096$ 

Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
32	0,983	0,967	0,966	0,073

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	4,619	4,619	868,917
Résiduel	30	0,159	0,005	p < 0,000
Total	31	4,779		

Placeau S_H : $\text{Ln}(S) = 0,488 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,178$ 

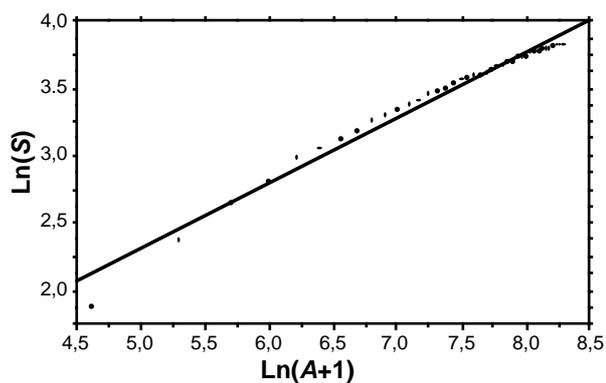
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
40	0,992	0,984	0,984	0,055

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	7,061	7,061	2356,502
Résiduel	38	0,114	0,003	p < 0,000
Total	39	7,175		

Placeau P_R : $\text{Ln}(S) = 0,486 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,128$



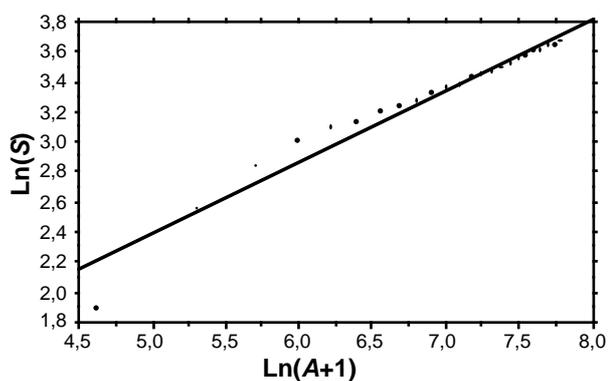
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
40	0,989	0,979	0,978	0,063

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	7,015	7,015	1753,385
Résiduel	38	0,152	0,004	p < 0,000
Total	39	7,167		

Placeau P_S : $\text{Ln}(S) = 0,476 \cdot \text{Ln}(A + 1) - 0,010$



Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
24	0,977	0,955	0,953	0,088

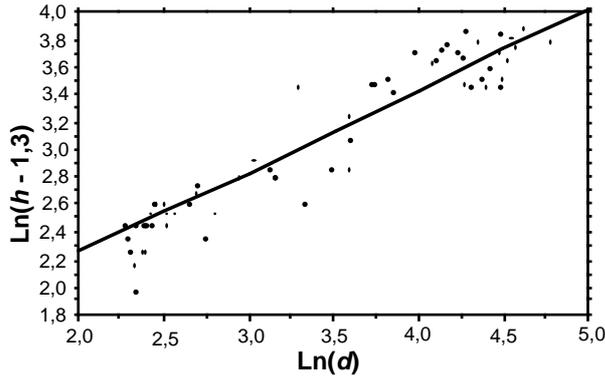
Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	3,581	3,581	462,280
Résiduel	22	0,170	0,008	p < 0,000
Total	23	3,752		

ANNEXE 4a

Résultats des régressions hauteur-diamètre pour les quatre espèces principales de l'échantillon systématique.

Dipterocarpus indicus : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,591 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,956)$



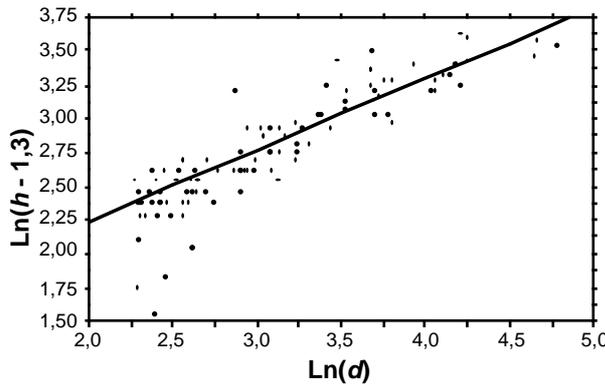
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
63	0,935	0,875	0,874	0,174

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	18,079	18,079	595,285
Résiduel	61	1,853	0,03	p < 0,000
Total	62	19,931		

Vateria indica : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,530 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(3,222)$



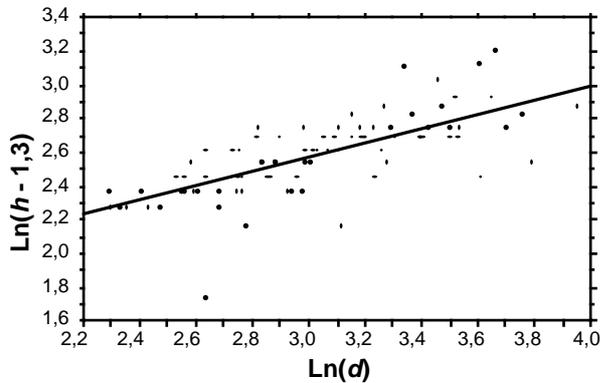
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
105	0,907	0,823	0,822	0,198

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	15,696	15,696	400,686
Résiduel	103	4,035	0,039	p < 0,000
Total	104	19,73		

Myristica dactyloïdes : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,418 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(3,777)$



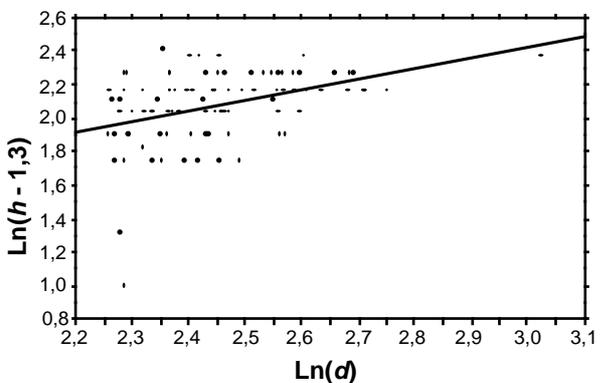
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
87	0,710	0,505	0,503	0,163

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	2,374	2,374	89,191
Résiduel	85	2,262	0,027	p < 0,000
Total	86	4,636		

Humboldtia brunonis : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,528 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,223)$



Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
93	0,409	0,168	0,166	0,205

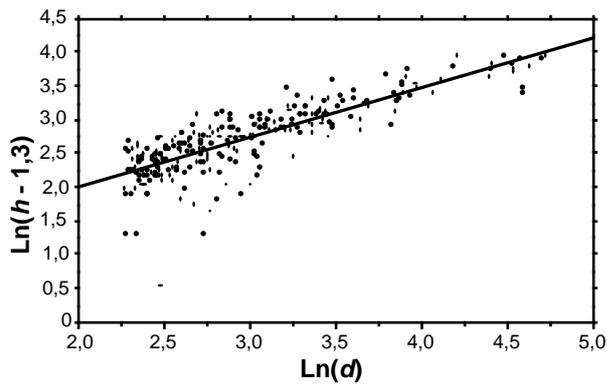
Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,719	0,719	17,173
Résiduel	91	3,809	0,042	p < 0,000
Total	92	4,528		

ANNEXE 4b

**Résultats des régressions hauteur-diamètre pour l'ensemble
des individus de chacun des placeaux.**

Placeau R_H : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,723 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(1,838)$



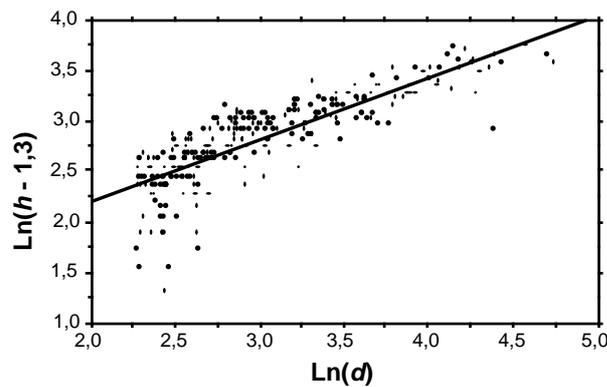
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
278	0,827	0,684	0,683	0,294

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	51,485	51,485	597,495
Résiduel	276	23,782	0,086	p < 0,000
Total	277	75,267		

Placeau R_R : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,614 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,669)$



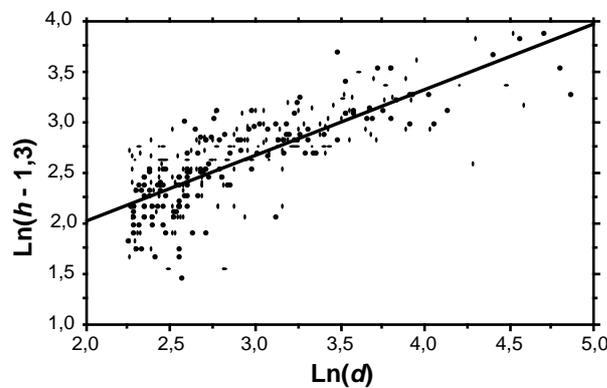
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
270	0,833	0,694	0,693	0,234

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	33,218	33,218	607,955
Résiduel	268	14,643	0,055	p < 0,000
Total	269	47,861		

Placeau S_H : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,646 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,079)$



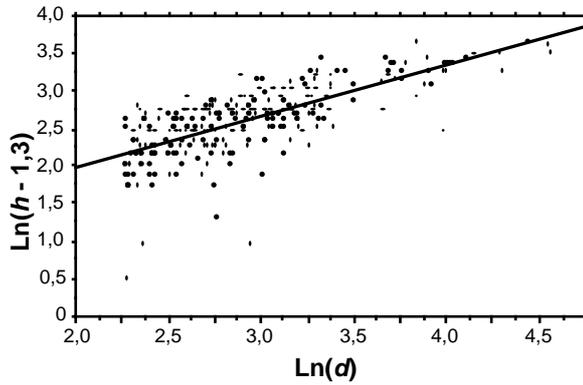
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
313	0,782	0,611	0,610	0,289

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	40,854	40,854	489,451
Résiduel	311	25,959	0,083	p < 0,000
Total	312	66,813		

Placeau P_R : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,662 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(1,772)$



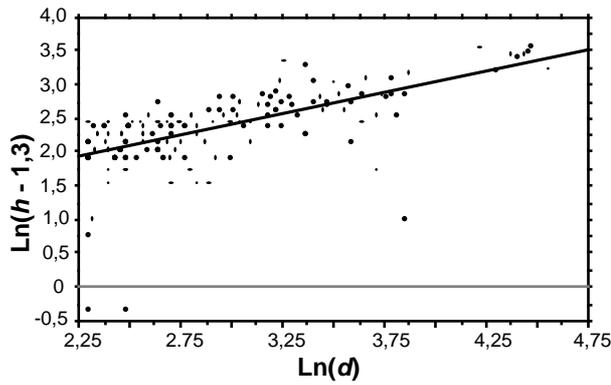
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
290	0,725	0,526	0,524	0,310

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	30,626	30,626	319,248
Résiduel	288	27,628	0,096	p < 0,000
Total	289	58,254		

Placeau P_S : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,639 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(1,631)$



Résultats de la régression

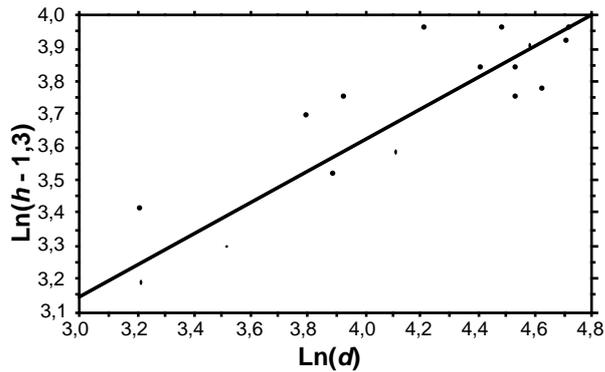
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
184	0,637	0,406	0,403	0,417

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	21,633	21,633	124,566
Résiduel	182	31,608	0,174	p < 0,000
Total	183	53,241		

ANNEXE 4c

**Résultats des régressions hauteur-diamètre pour les
espèces principales de chacun des placeaux.**

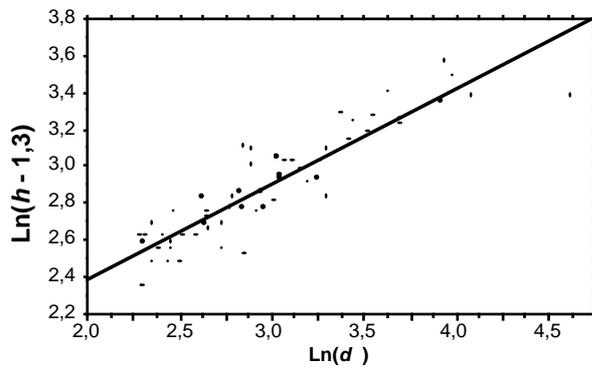
Plateau R_H*Dipterocarpus indicus* : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,483 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(5,425)$ 

Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
17	0,862	0,743	0,724	0,122

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,606	0,606	40,402
Résiduel	15	0,210	0,015	p < 0,000
Total	16	0,815		

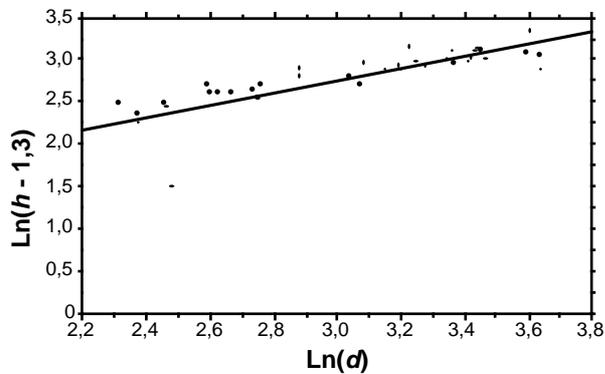
Vateria indica : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,509 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(4,003)$ 

Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
62	0,889	0,791	0,788	0,139

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	5,441	5,441	279,691
Résiduel	60	1,167	0,019	p < 0,000
Total	61	6,608		

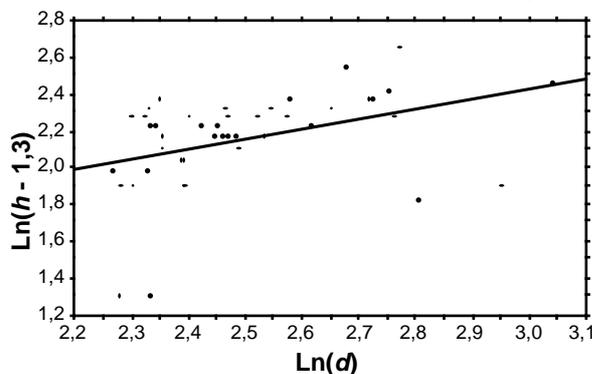
Myristica dactyloides : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,646 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,239)$ 

Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
38	0,860	0,740	0,610	0,325

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	3,919	3,919	37,158
Résiduel	36	3,797	0,105	p < 0,000
Total	37	7,717		

Humboldtia brunonis : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,476 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,707)$ 

Résultats de la régression

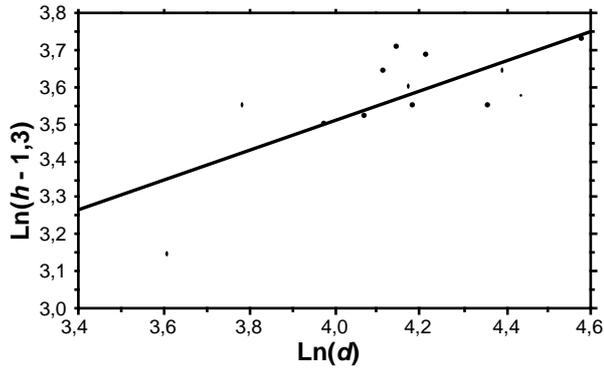
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidu RMS
46	0,426	0,182	0,163	0,240

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,467	0,467	8,074
Résiduel	44	2,543	0,058	p = 0,0068
Total	45	3,01		

Placeau R_R

Dipterocarpus indicus : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,394 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(6,959)$



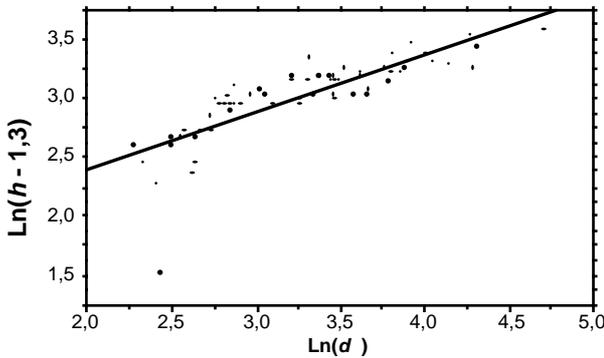
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
13	0,708	0,501	0,459	0,121

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,187	0,187	12,702
Résiduel	11	0,162	0,015	p = 0,004
Total	12	0,348		

Vateria indica : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,458 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(4,666)$



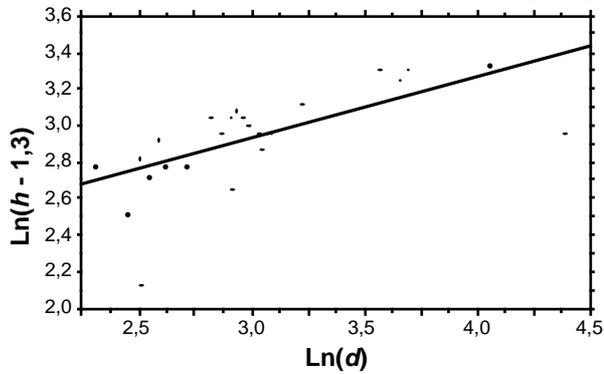
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
65	0,883	0,780	0,775	0,220

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	6,337	6,337	130,462
Résiduel	63	3,060	0,049	p < 0,000
Total	64	9,398		

Syzygium gardneri : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,332 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(6,853)$



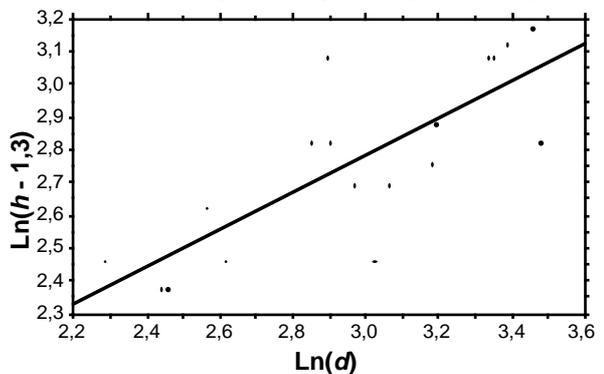
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
26	0,685	0,469	0,447	0,228

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	1,101	1,101	21,225
Résiduel	24	1,245	0,052	p < 0,000
Total	25	2,346		

Hydnocarpus alpina : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,572 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,932)$



Résultats de la régression

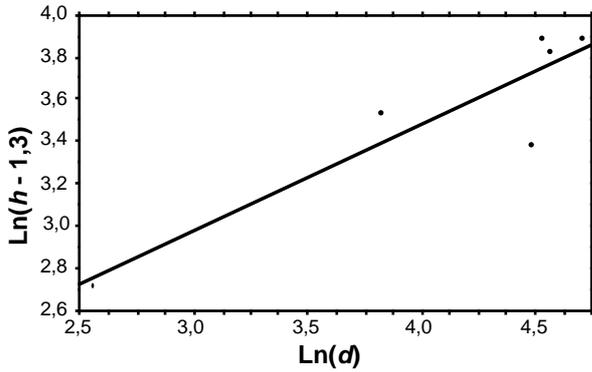
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
18	0,775	0,601	0,578	0,168

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,771	0,771	27,205
Résiduel	16	0,454	0,028	p = 0,001
Total	17	1,225		

Placeau S_H

Dipterocarpus indicus : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,513 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(4,184)$



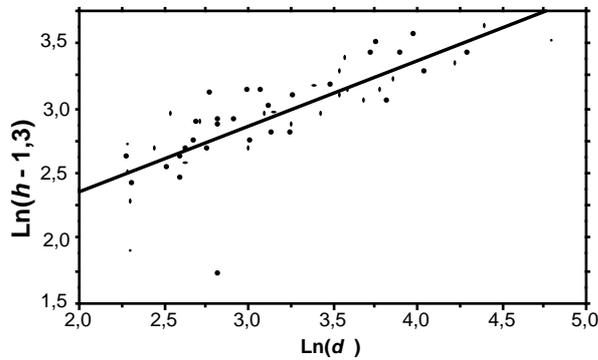
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
6	0,869	0,755	0,715	0,213

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,955	0,955	20,971
Résiduel	4	0,182	0,046	p = 0,0102
Total	5	1,137		

Vateria indica : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,485 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(4,057)$



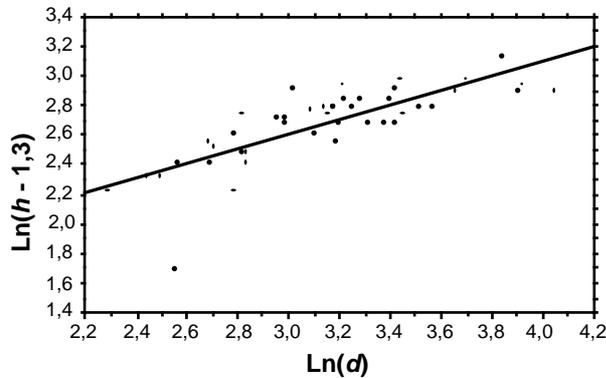
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
53	0,856	0,733	0,726	0,258

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	6,331	6,331	94,809
Résiduel	51	3,406	0,067	p < 0,000
Total	52	9,737		

Myristica dactyloides : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,464 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(3,476)$



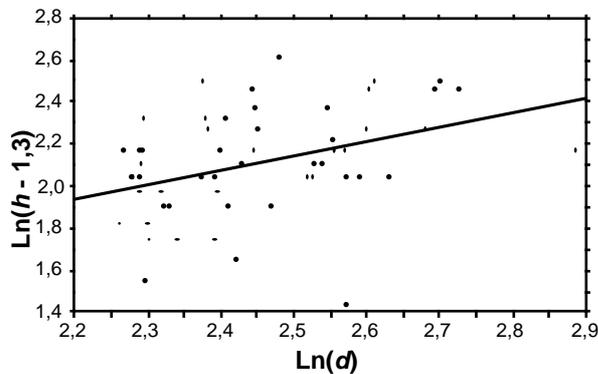
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
45	0,797	0,635	0,626	0,188

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	2,390	2,390	67,839
Résiduel	43	1,515	0,035	p < 0,000
Total	44	3,905		

Humboldtia brunonis : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,647 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(1,737)$



Résultats de la régression

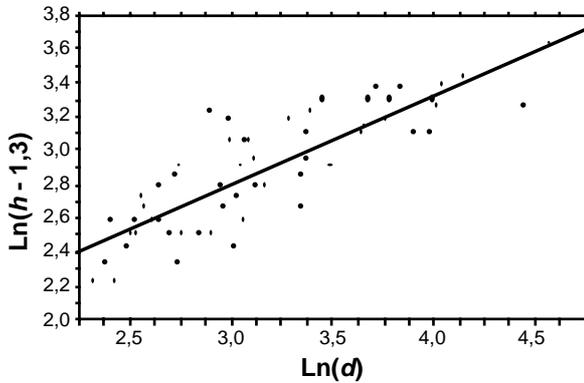
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
56	0,775	0,158	0,143	0,233

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,512	0,512	9,409
Résiduel	54	2,940	0,054	p = 0,0034
Total	55	3,452		

Placeau P_R

Vateria indica : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,498 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(3,666)$



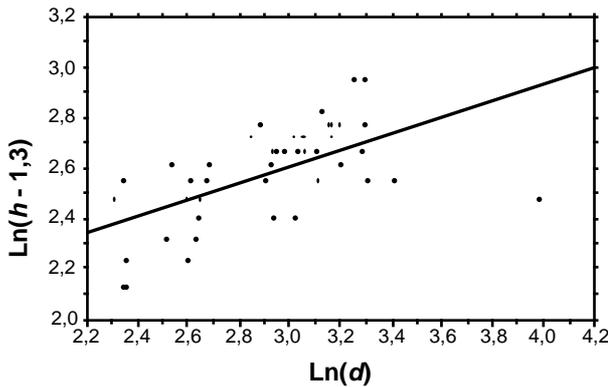
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
57	0,849	0,722	0,717	0,197

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	5,332	5,332	136,836
Résiduel	55	2,143	0,039	p < 0,000
Total	56	7,475		

Myristica dactyloïdes : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,308 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(5,493)$



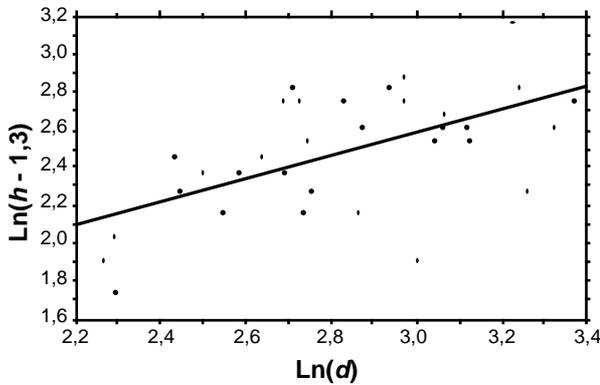
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
43	0,533	0,284	0,268	0,191

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,798	0,798	21,875
Résiduel	41	1,496	0,036	p < 0,000
Total	42	2,294		

Knema attenuata : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,538 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,710)$



Résultats de la régression

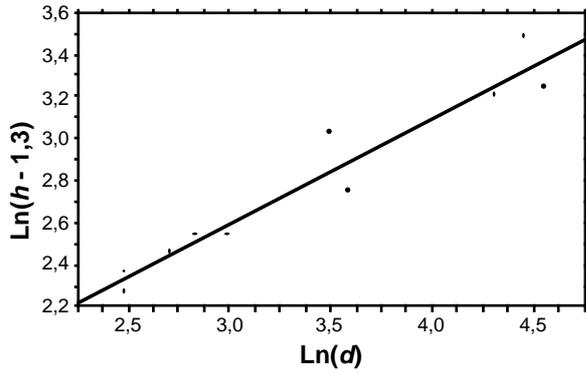
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
33	0,552	0,305	0,284	0,266

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	1,147	1,147	16,213
Résiduel	31	2,194	0,071	p = 0,0008
Total	32	3,341		

Plateau P_S

Vateria indica : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,496 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(3,059)$



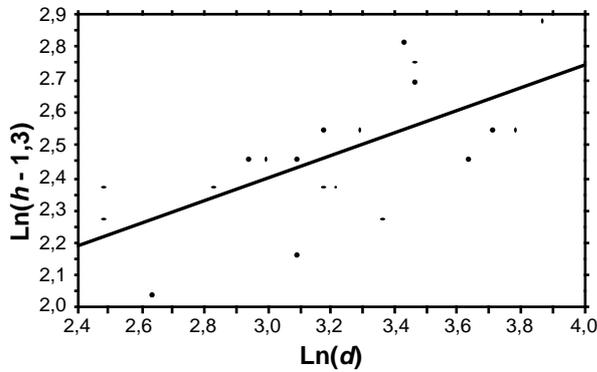
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
10	0,947	0,898	0,890	0,115

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	1,498	1,498	112,818
Résiduel	8	0,106	0,013	p < 0,000
Total	9	1,604		

Myristica dactyloides : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,359 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(3,765)$



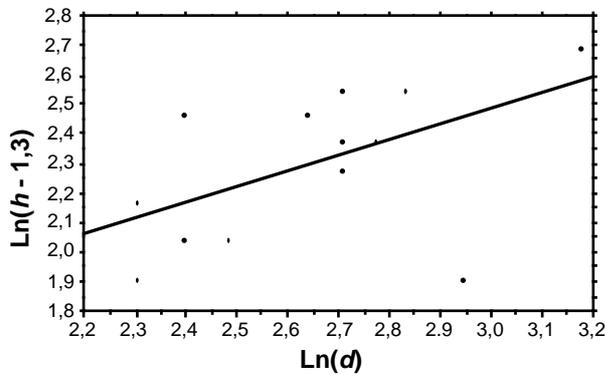
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
20	0,665	0,443	0,412	0,160

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,365	0,365	14,237
Résiduel	18	0,462	0,026	p = 0,0014
Total	19	0,827		

Reinwardtiodendron animalaiense : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,544 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(2,325)$



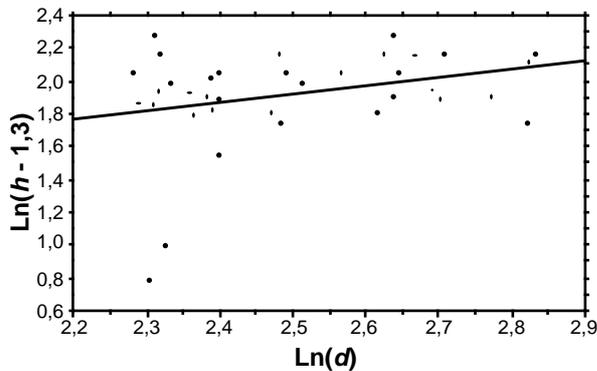
Résultats de la régression

N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
15	0,472	0,223	0,163	0,227

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,240	0,240	4,672
Résiduel	12	0,616	0,051	p = 0,0516
Total	13	0,856		

Humboldtia brunonis : $\text{Ln}(h - 1,3) = 0,513 \cdot \text{Ln}(d) + \text{Ln}(1,887)$



Résultats de la régression

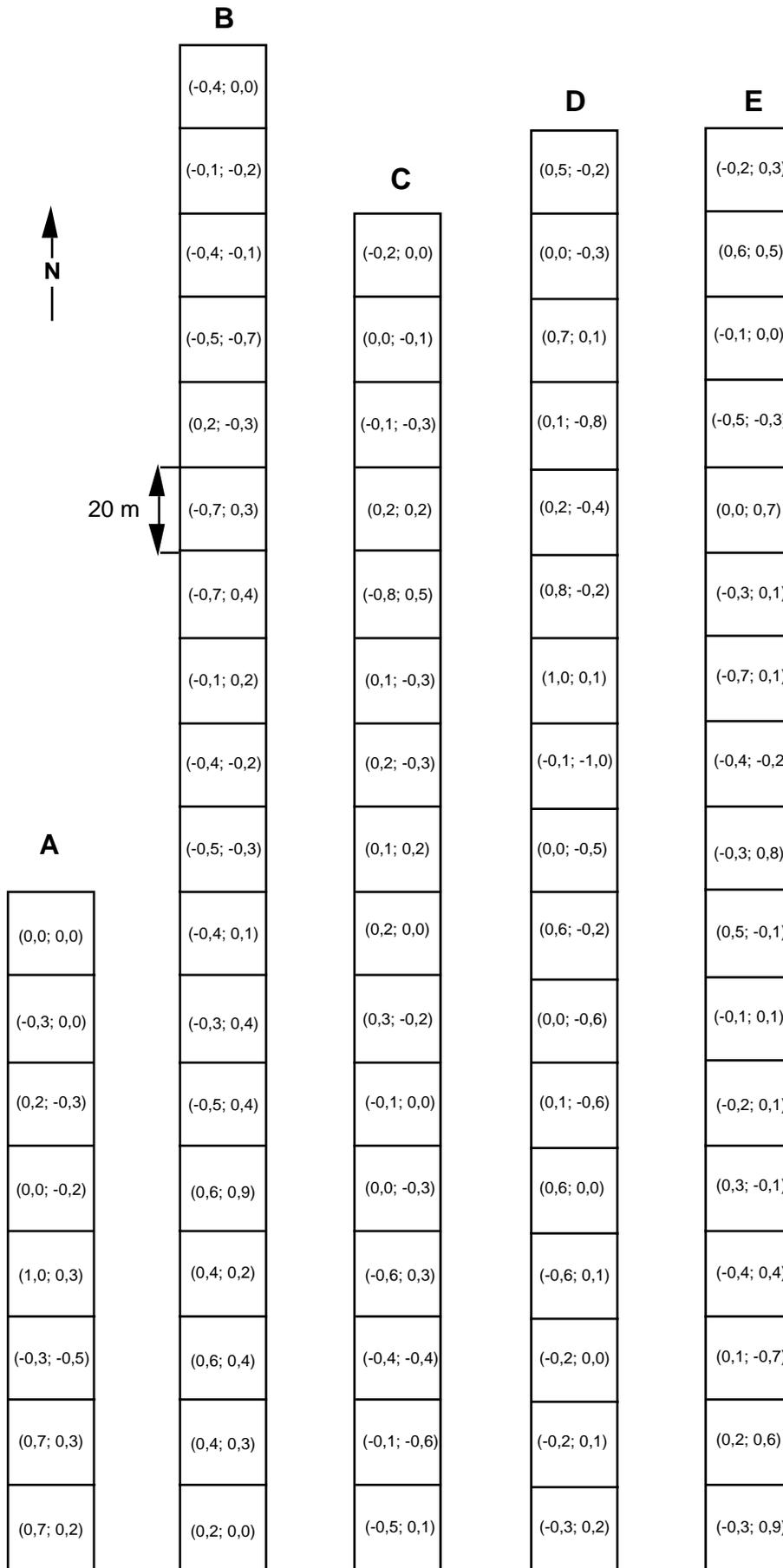
N	r	r ²	r ² ajusté	Résidus RMS
38	0,310	0,096	0,069	0,288

Analyse de Variance

	ddl	SCE	CME	Test-F
Régression	1	0,287	0,287	3,468
Résiduel	36	2,813	0,083	p = 0,0712
Total	37	3,100		

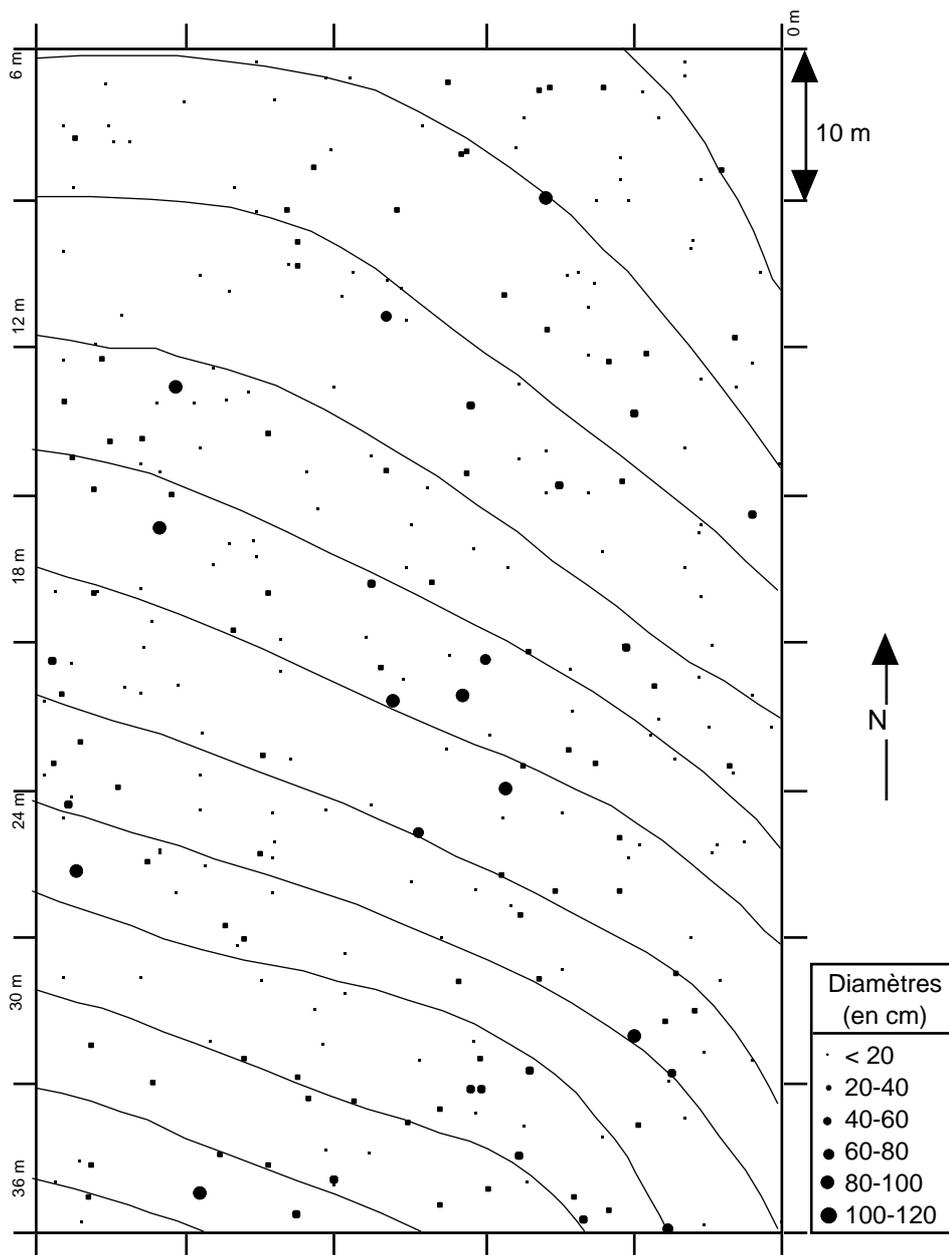
ANNEXE 5

Cartographie des coordonnées factorielles (F1; F2) des 76 quadrats de l'AFC sur les structures floristiques (IVlr).

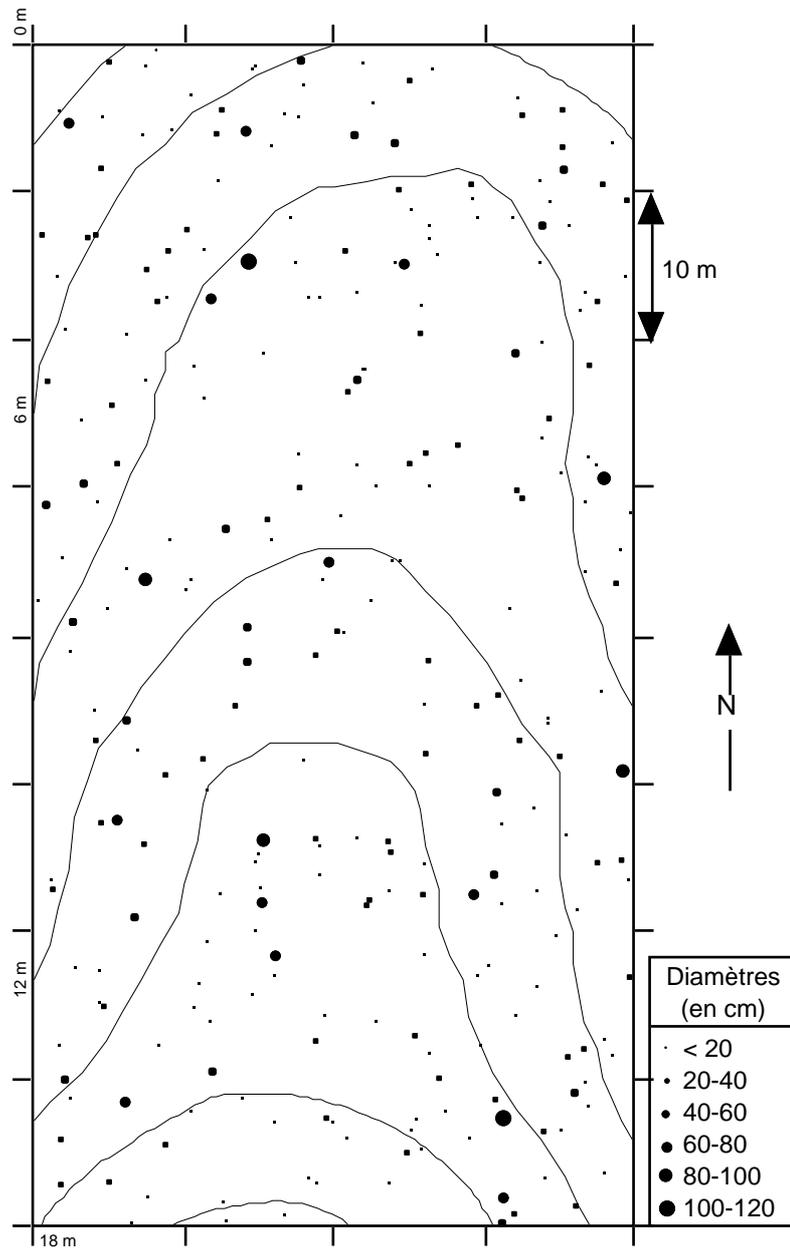


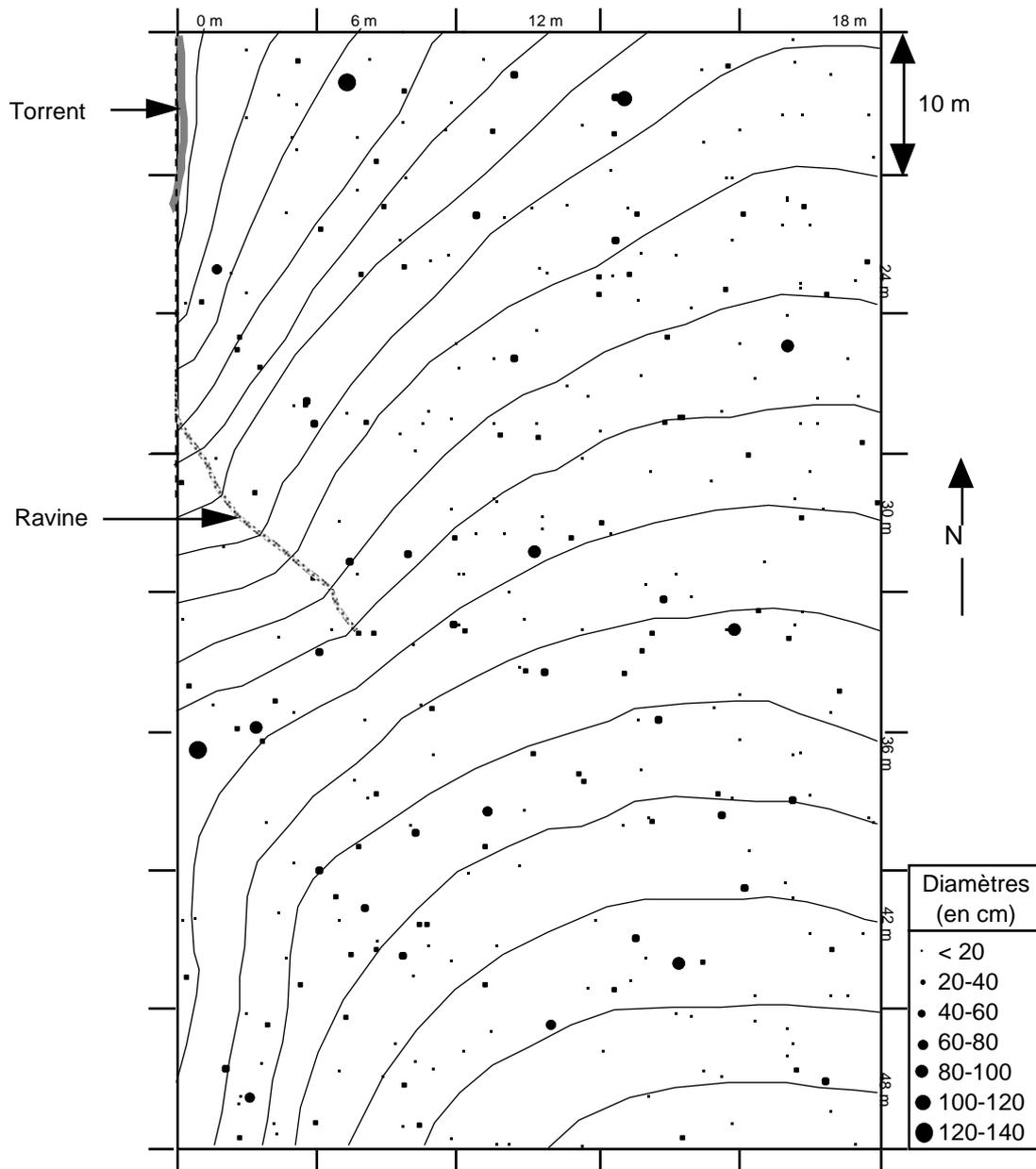
ANNEXE 6

Cartes détaillées des placeaux.

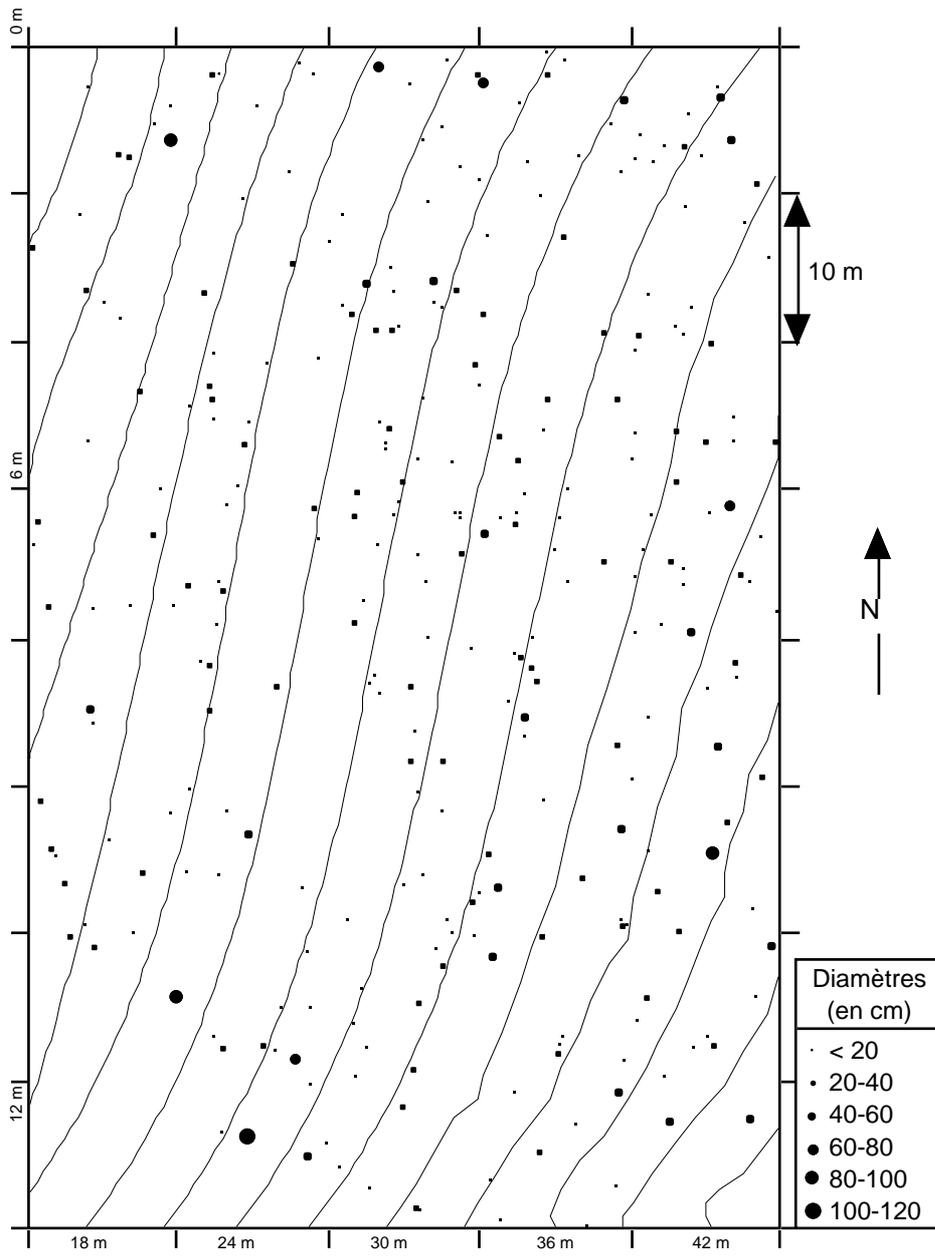
PLACEAU R_H

PLACEAU R_R

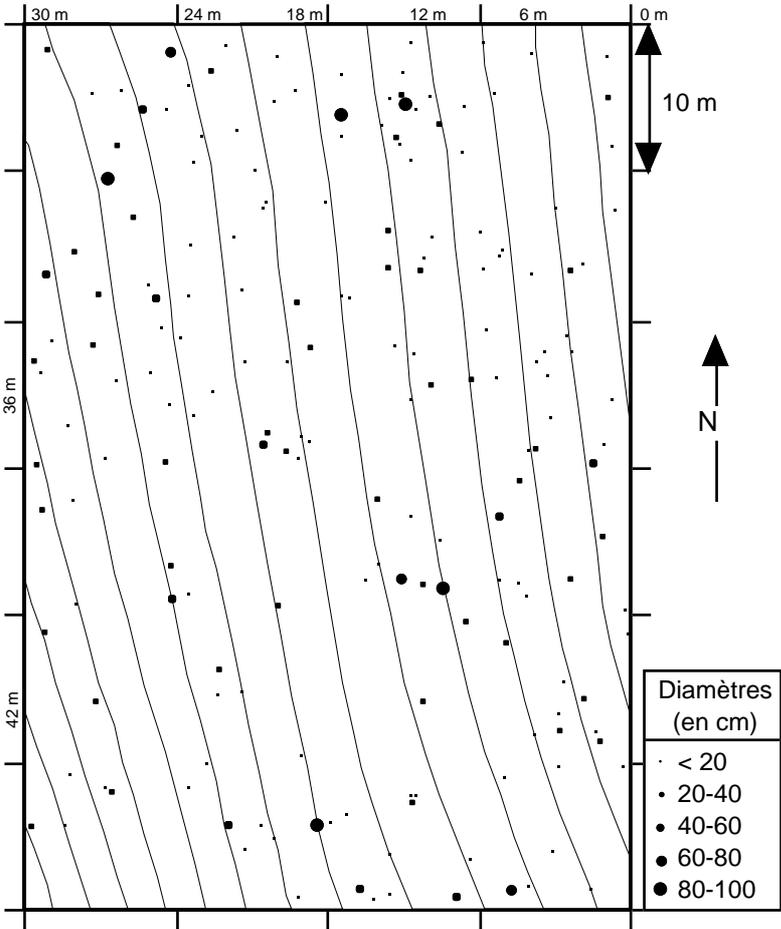


PLACEAU S_H

PLACEAU P_R



PLACEAU P_S



ANNEXE 7

Profils structuraux et projections de couronnes.

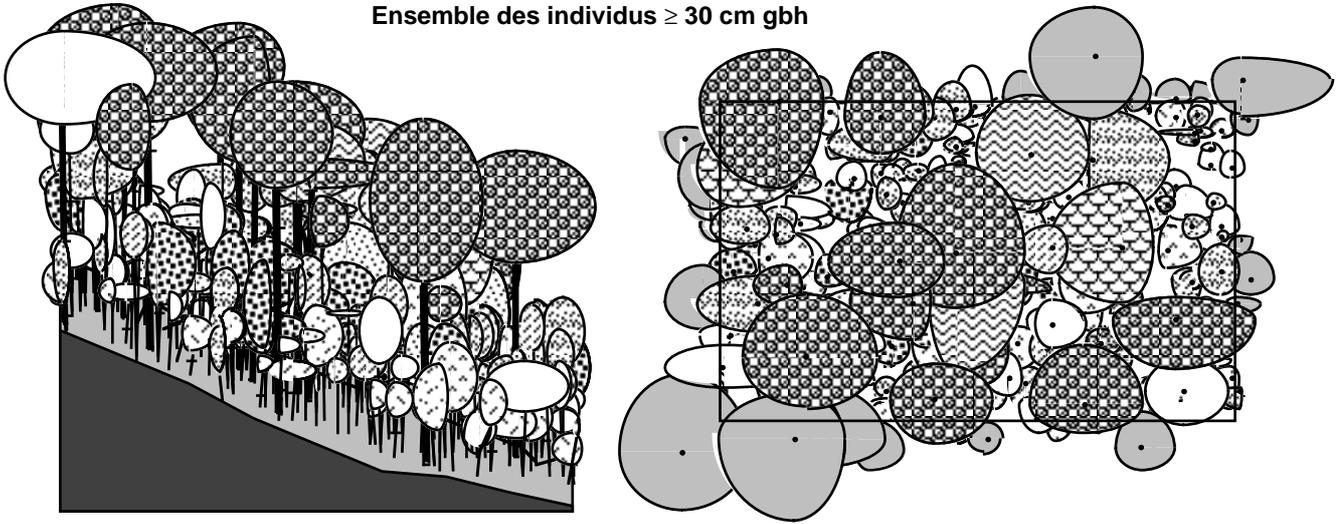
Les profils structuraux et les projections de couronnes sont représentés par ensembles structuraux pour chacun des 5 placeaux. Les espèces les plus importantes sont identifiées par les trames des houppiers selon le code ci-dessous :

 <i>Dimorphocalyx beddomei</i>	 <i>Myristica dactyloïdes</i>
 <i>Dipterocarpus indicus</i>	 <i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i>
 <i>Humboldtia brunonis</i>	 <i>Syzygium gardneri</i>
 <i>Hydnocarpus alpina</i>	 <i>Vateria indica</i>
 <i>Mesua ferrea</i>	 Autres espèces

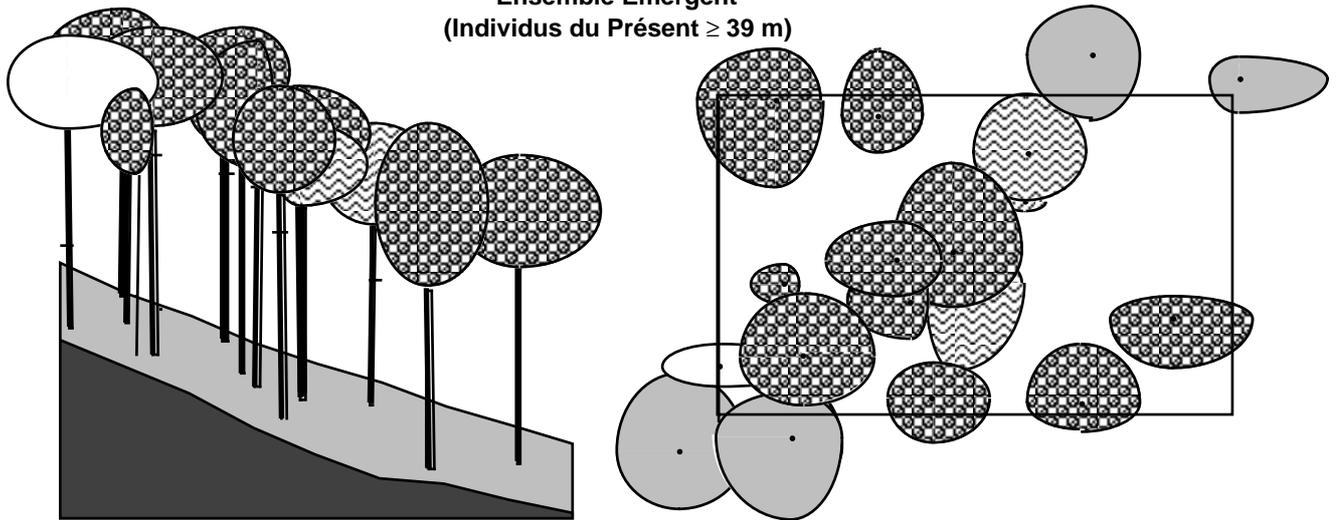
Placeau R_H

Taille du placeau : 50 x 80 m Orientation : \longrightarrow N \longrightarrow Echelle : H 10 m.

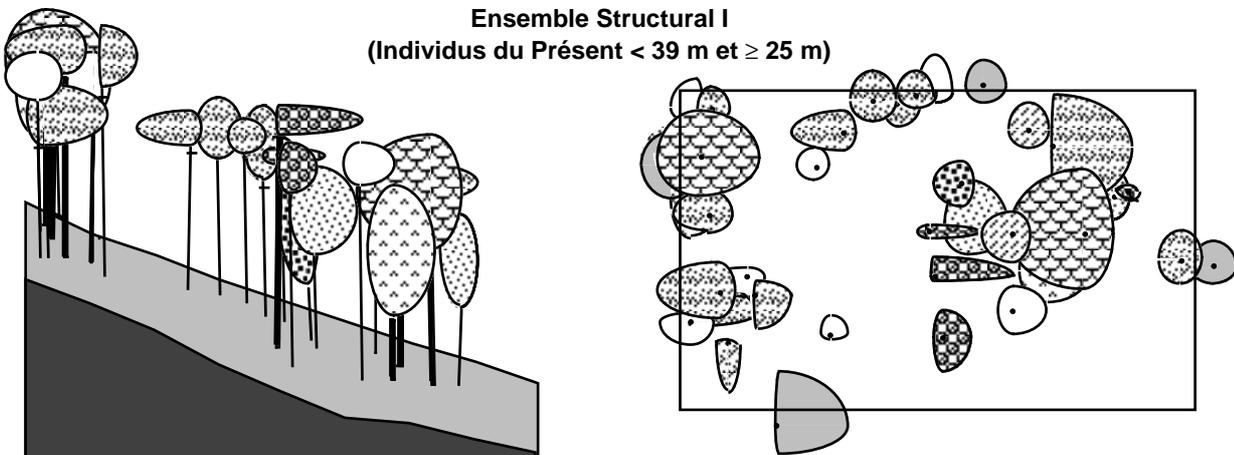
Ensemble des individus ≥ 30 cm gbh



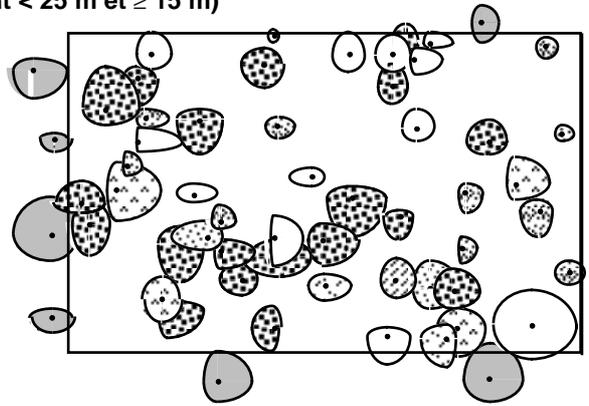
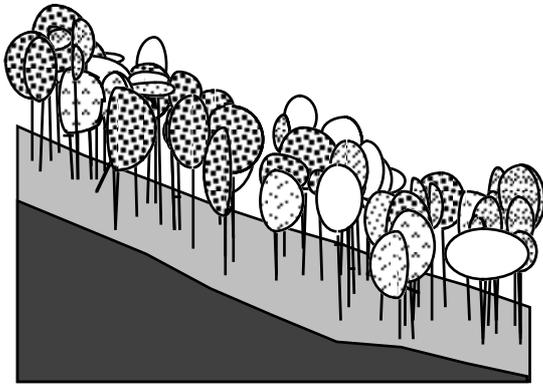
Ensemble Emergent
(Individus du Présent ≥ 39 m)



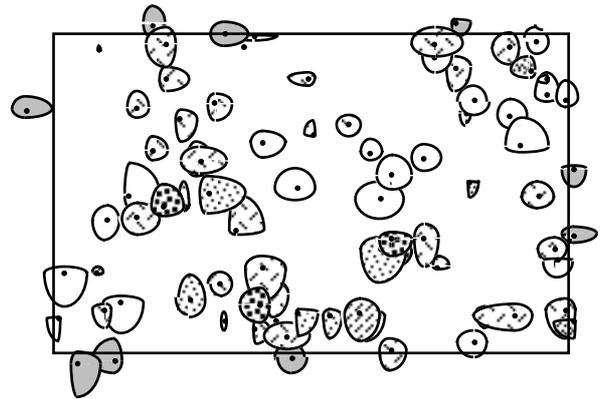
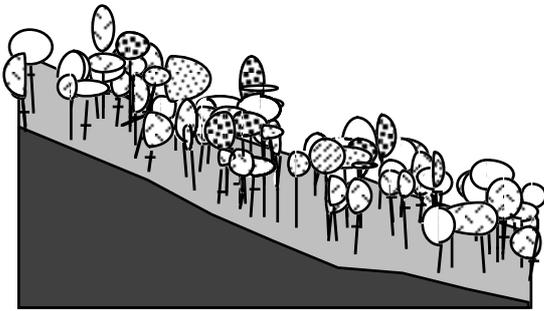
Ensemble Structural I
(Individus du Présent < 39 m et ≥ 25 m)



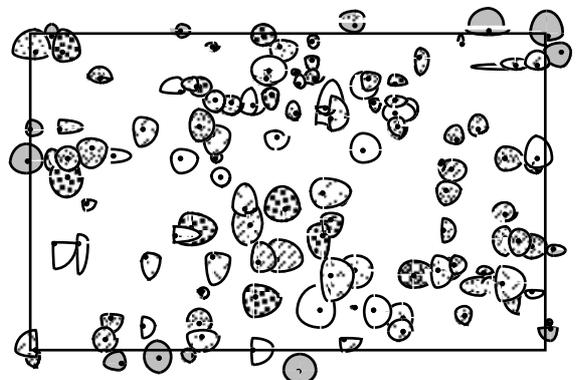
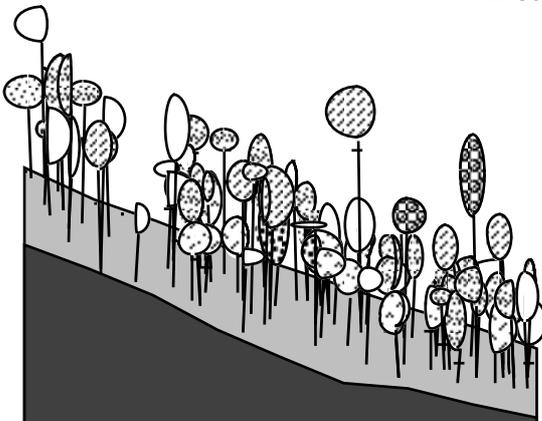
Ensemble Structural II
(Individus du Présent < 25 m et ≥ 15 m)



Ensemble Structural III
(Individus du Présent < 15 m)



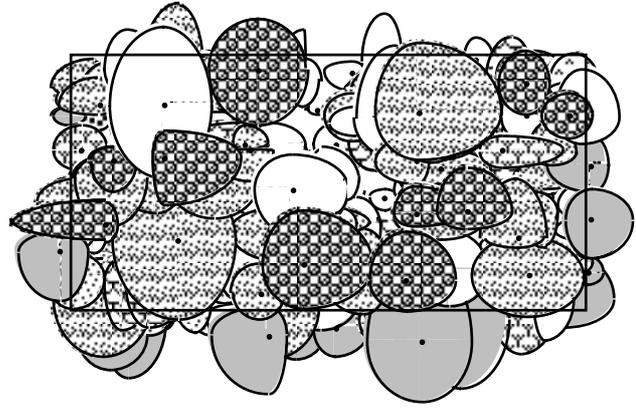
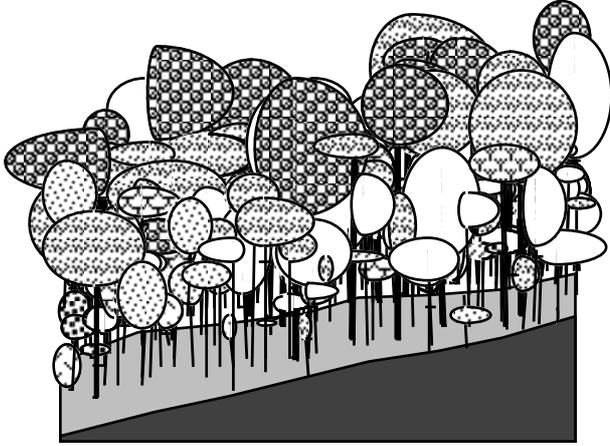
Ensemble d'Avenir



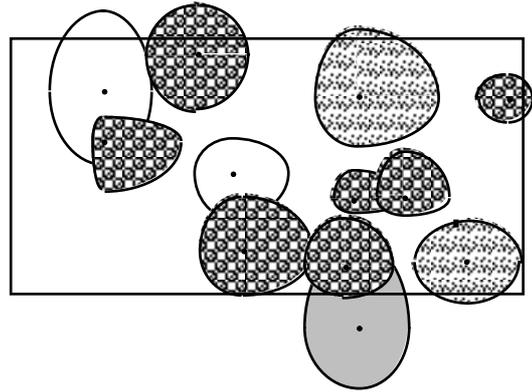
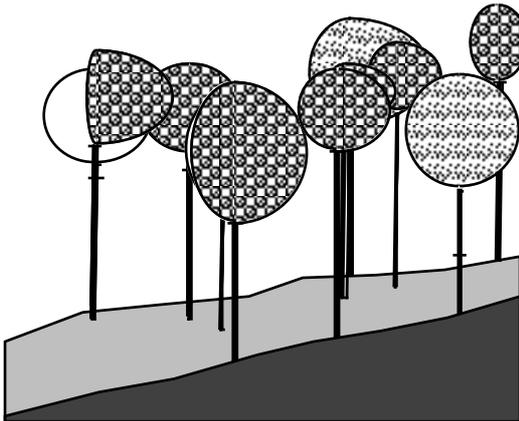
Placeau R_R

Taille du placeau : 40 x 80 m Orientation : ← N — Echelle : 10 m.

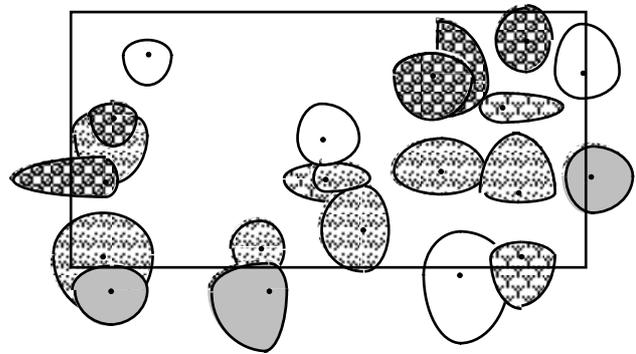
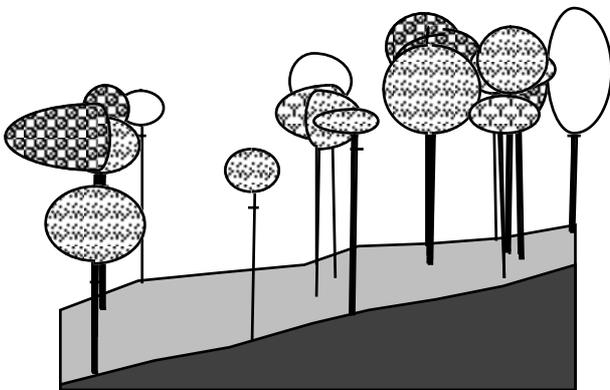
Ensemble des individus ≥ 30 cm gbh



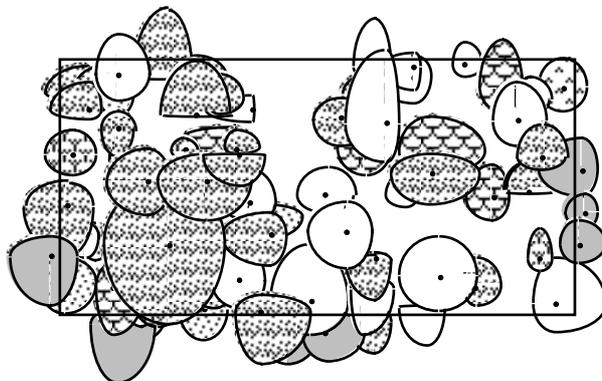
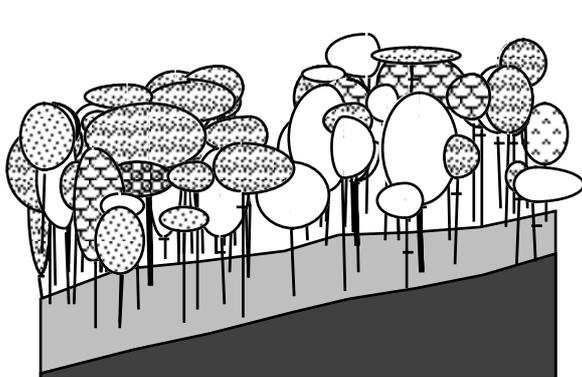
Ensemble Emergent (individus du Présent ≥ 37 m)



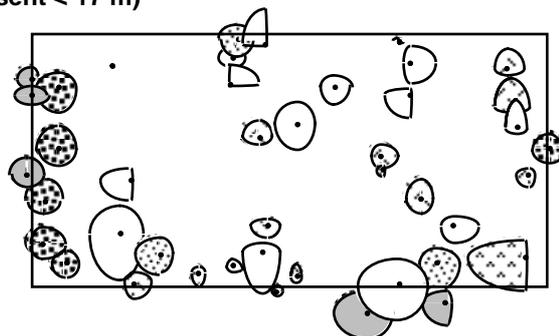
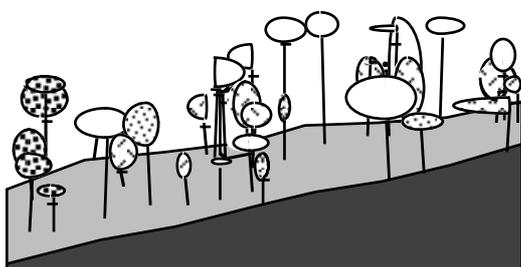
Ensemble Structural I (Individus du Présent < 37 m et ≥ 28 m)



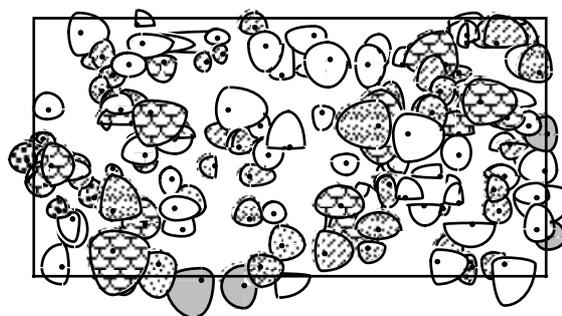
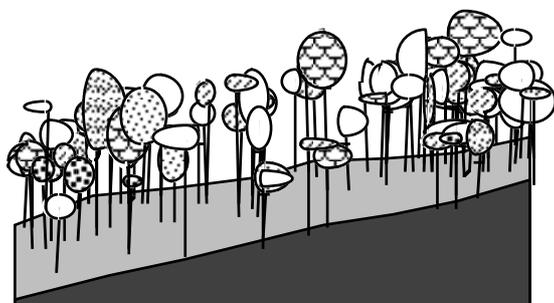
Ensemble Structural II
(Individus du Présent < 28 m et ≥ 17 m)



Ensemble Structural III
(Individus du Présent < 17 m)



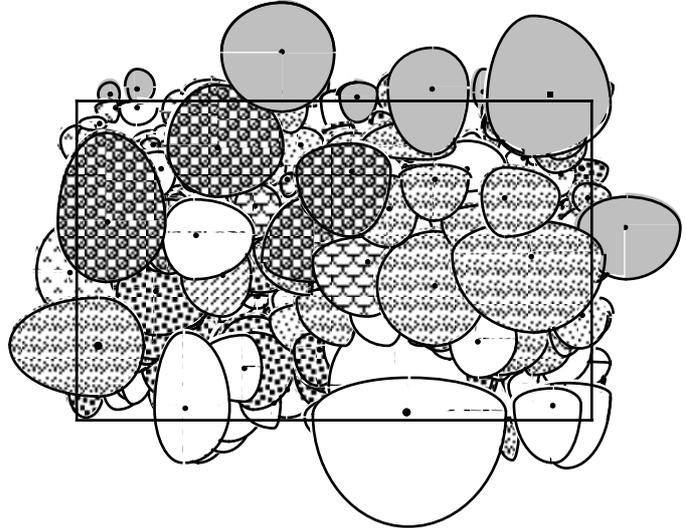
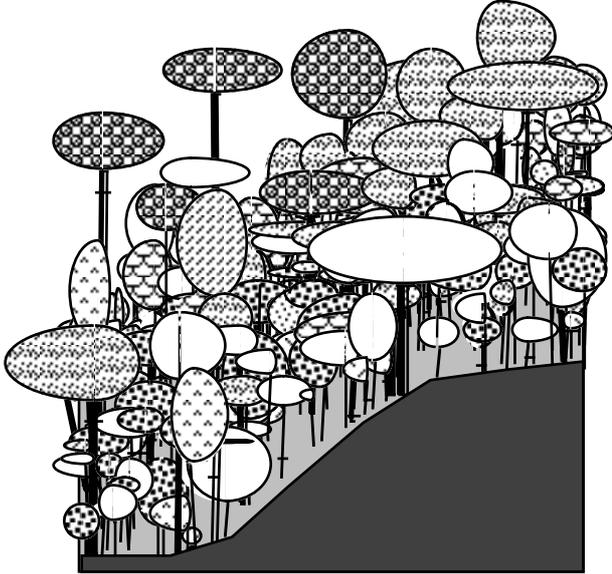
Ensemble d'Avenir



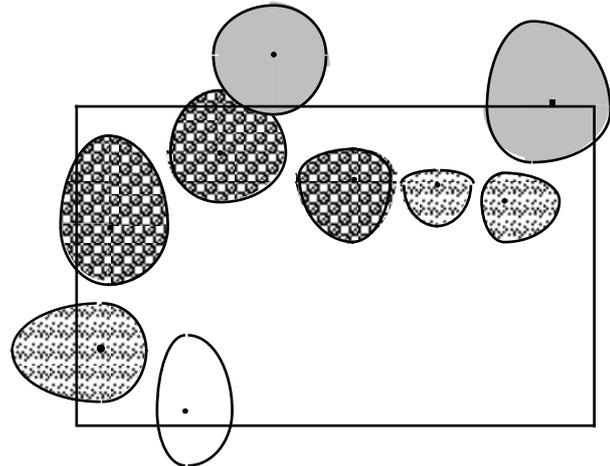
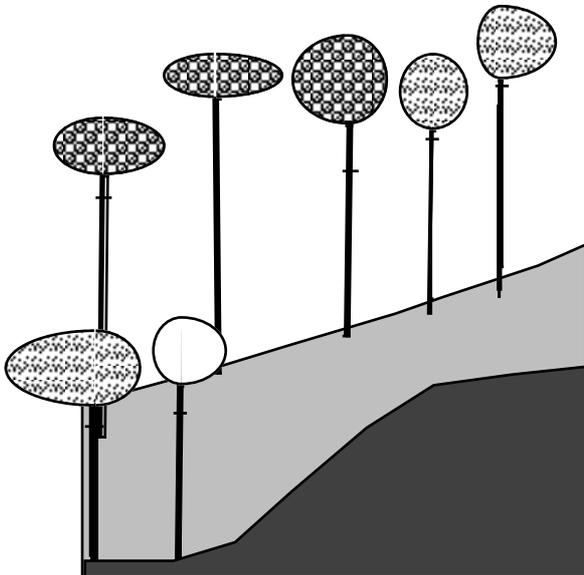
Placeau S_H

Taille du placeau : 50 x 80 m Orientation :  N Echelle :  10 m.

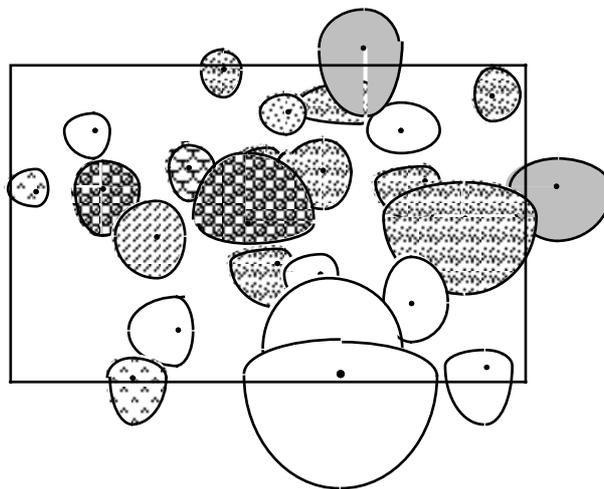
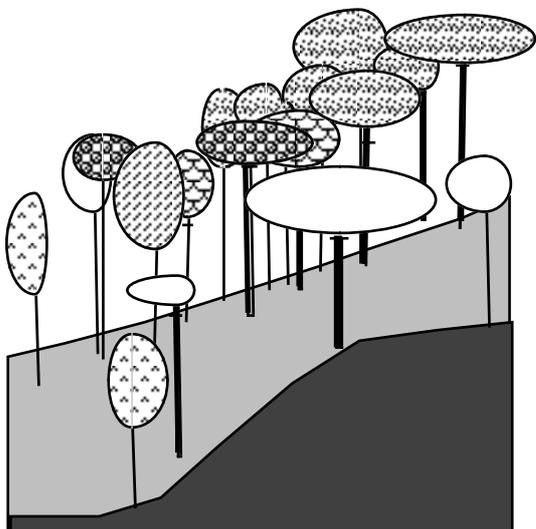
Ensemble des individus ≥ 30 cm gbh



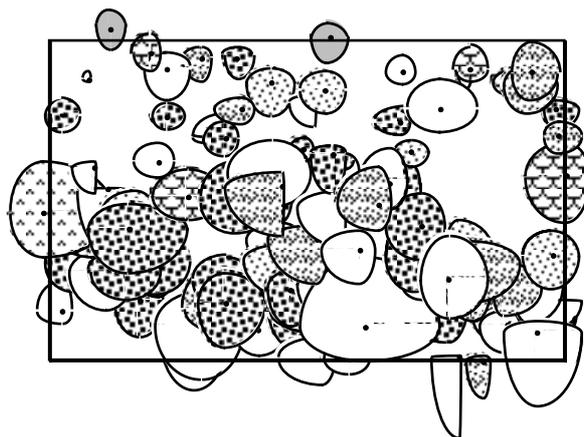
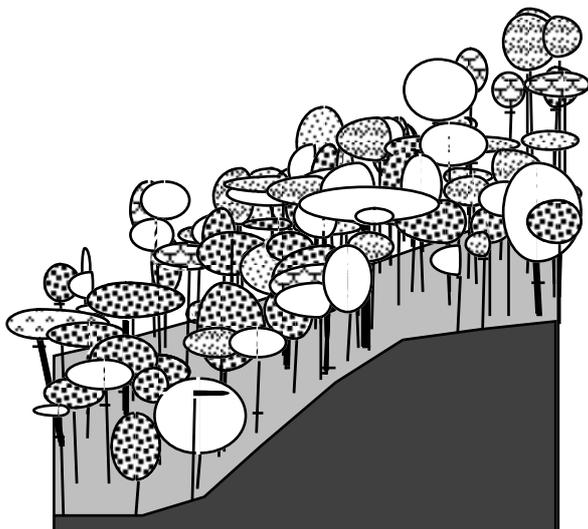
Ensemble Emergent (Individus du Présent > 36 m)



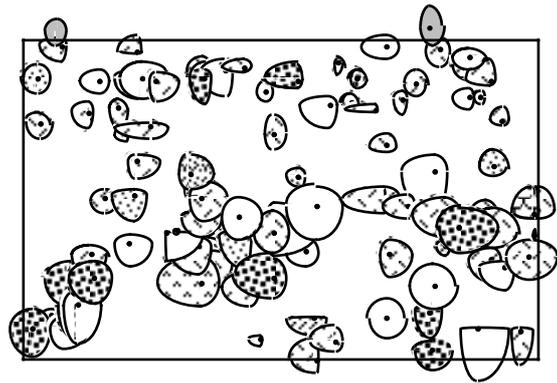
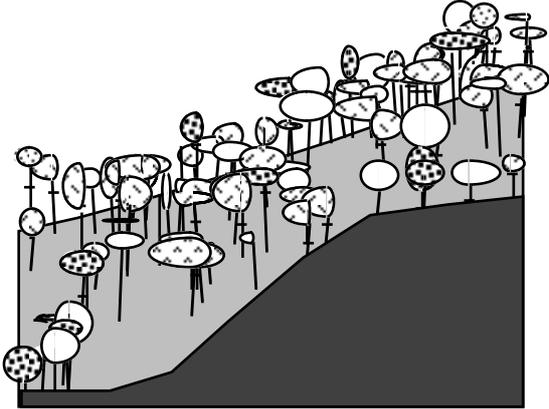
Ensemble Structural I
(Individus du Présent < 36 m et ≥ 27 m)



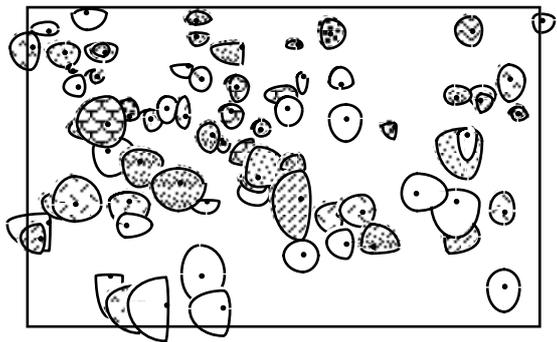
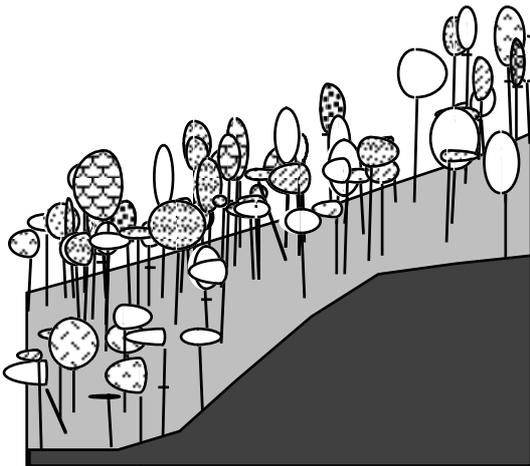
Ensemble Structural II
(Individus du Présent < 27 m et ≥ 17 m)



Ensemble Structural III
(Individus du Présent < 17 m)



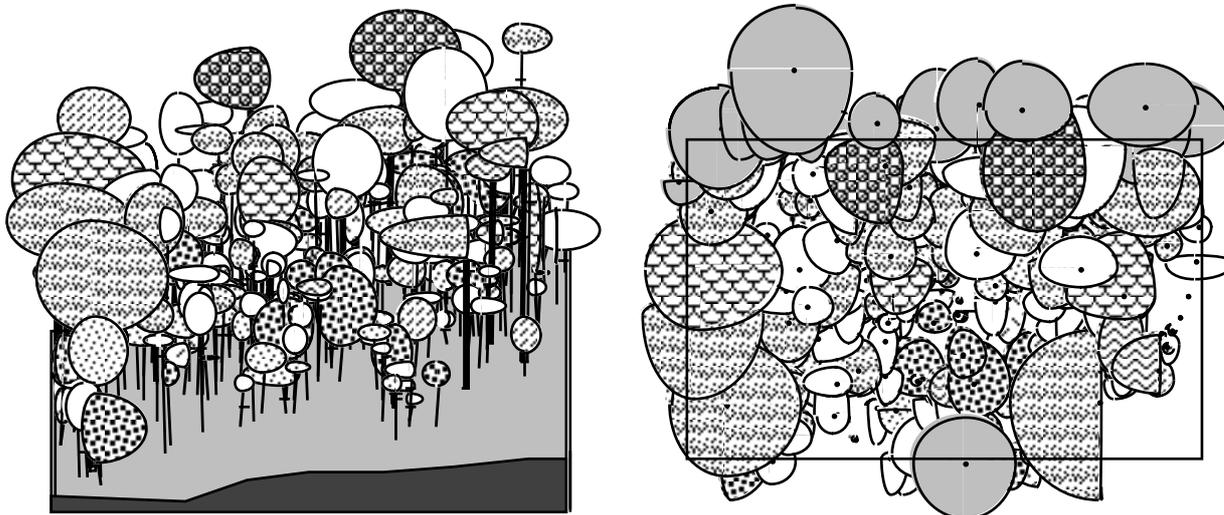
Ensemble d'Avenir



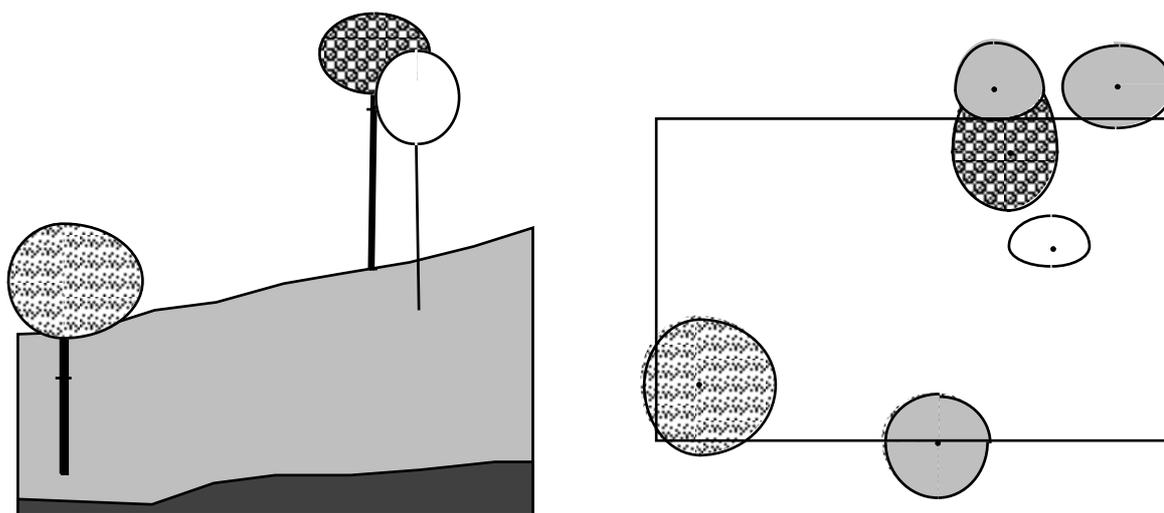
Placeau P_R

Taille du plateau : 50 x 80 m Orientation : ← N — Echelle :  10 m.

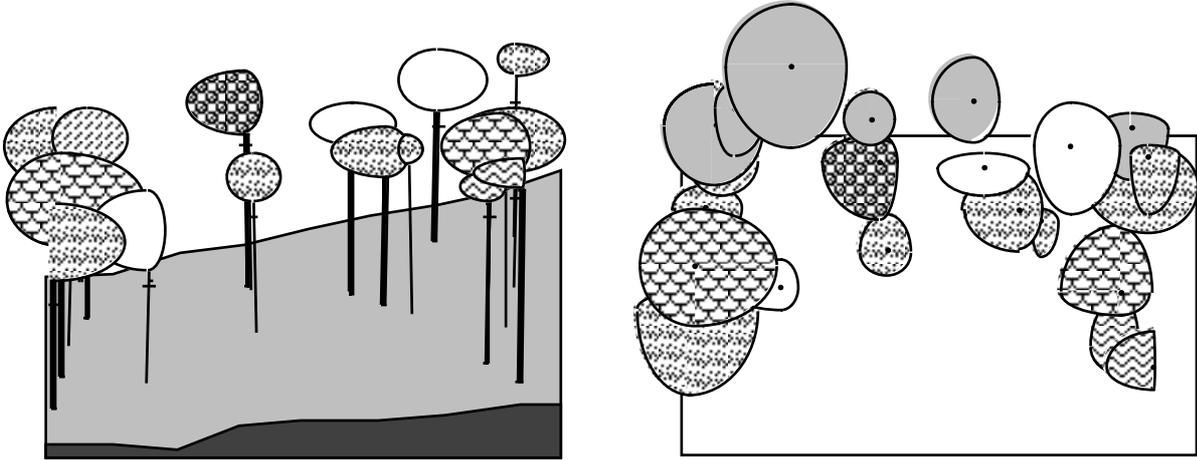
Ensemble des individus ≥ 30 cm gbh



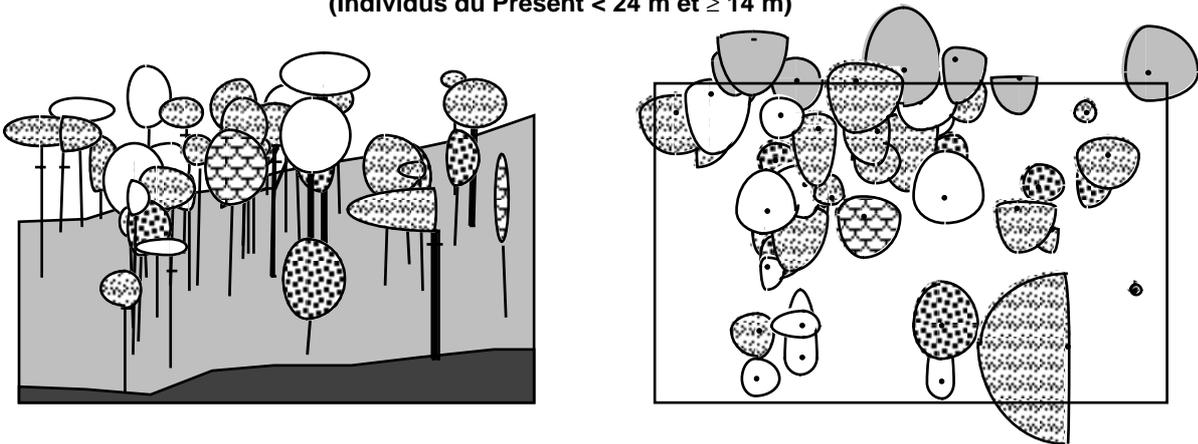
Ensemble Emergent
(Individus du Présent > 36 m)



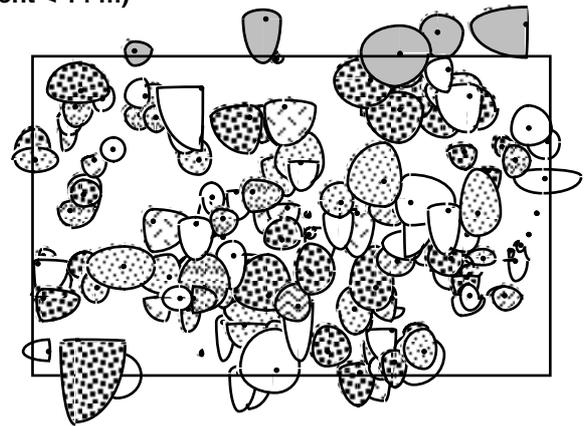
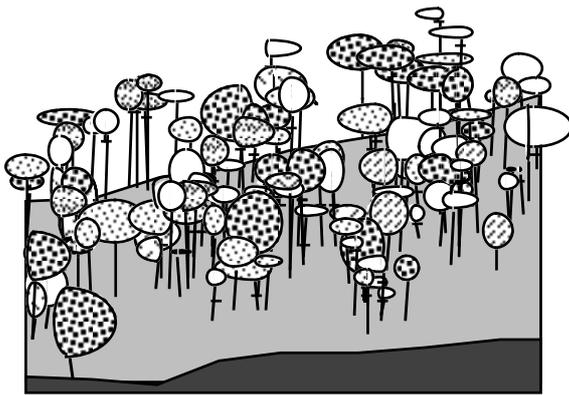
Ensemble Structural I
(Individus du Présent < 36 m et ≥ 24 m)



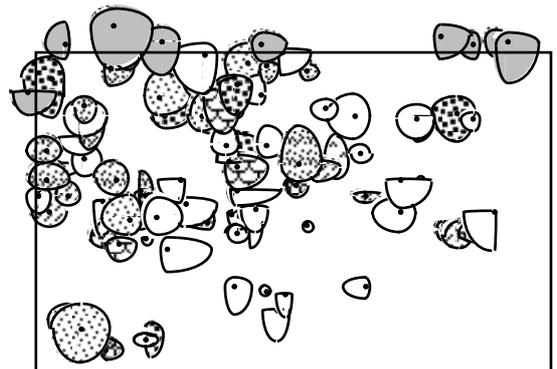
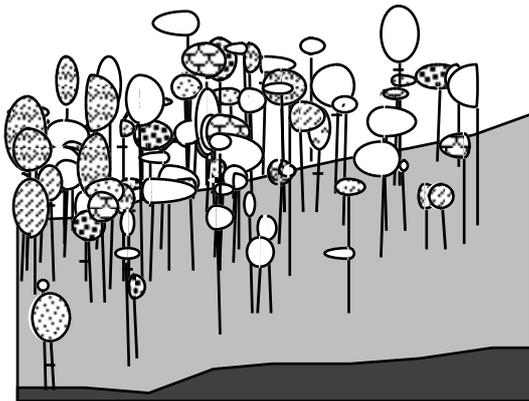
Ensemble Structural II
(Individus du Présent < 24 m et ≥ 14 m)



**Ensemble Structural III
(Individus du Présent < 14 m)**

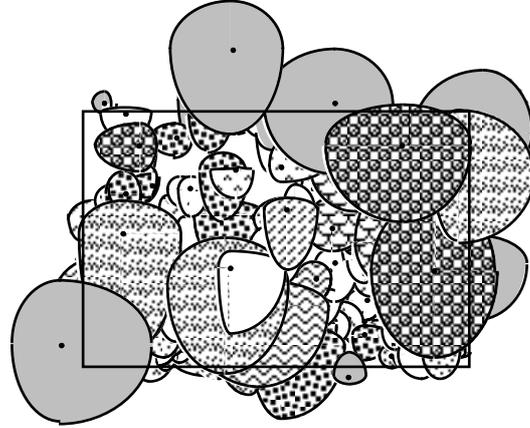
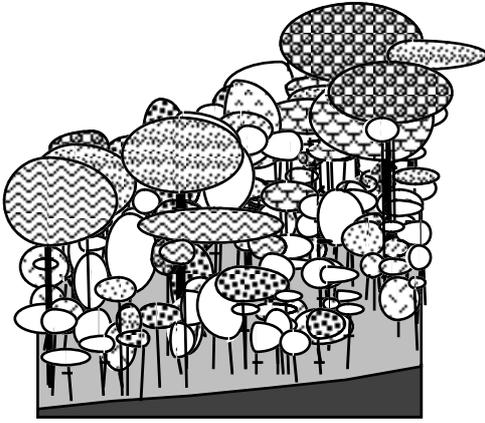
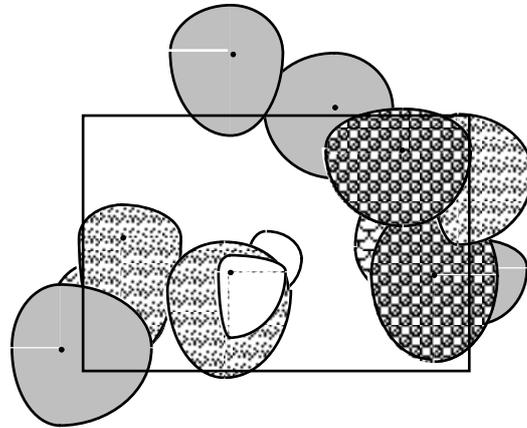
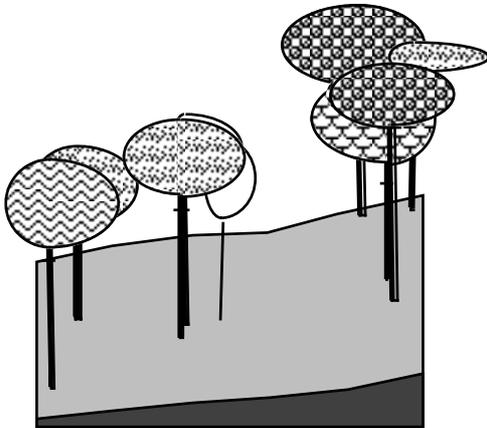


Ensemble d'Avenir

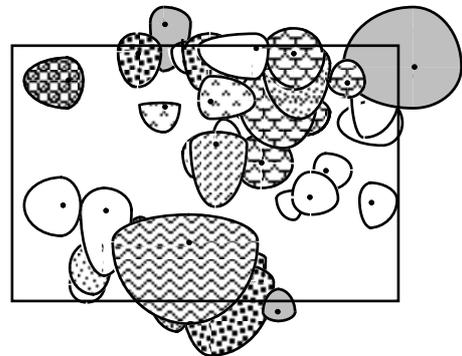
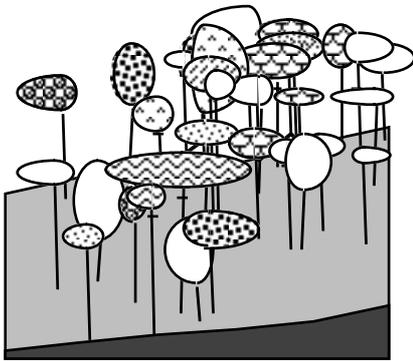


Placeau P_s

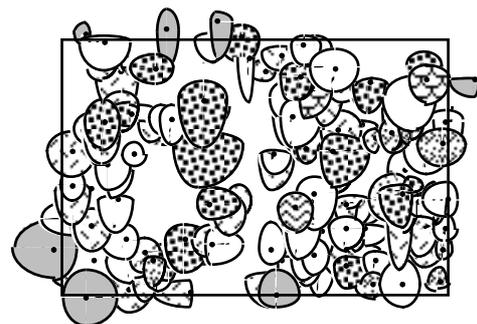
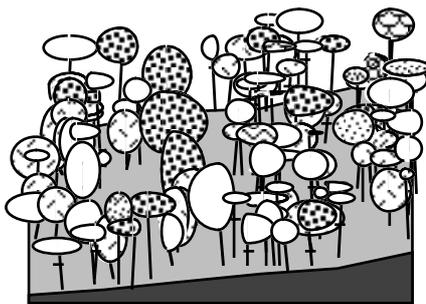
Taille du placeau : 40 x 60 m Orientation : — N —> Echelle :  10 m.

Ensemble des individus ≥ 30 cm gbh**Ensemble Emergent + Ensemble Structural I
(Individus du Présent ≥ 25 m)**

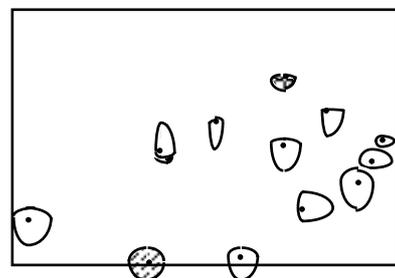
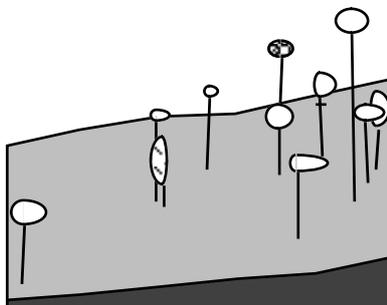
Ensemble Structural II
(Individus du Présent < 25 m et \geq 14 m)



Ensemble Structural III
(Individus du Présent \leq 14 m)

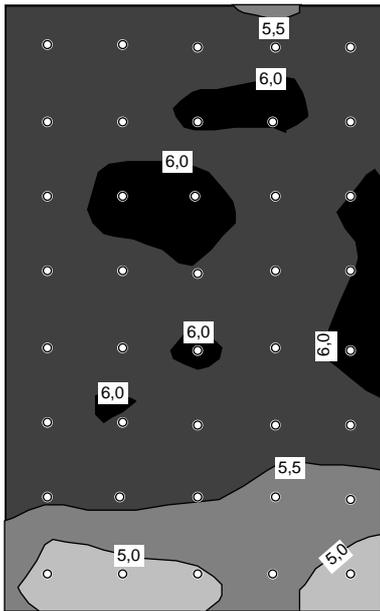


Ensemble d'Avenir

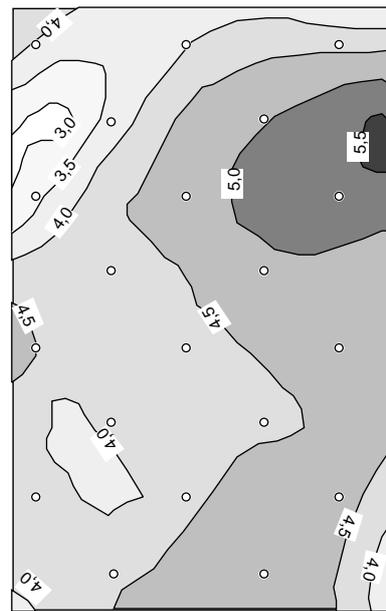


ANNEXE 8

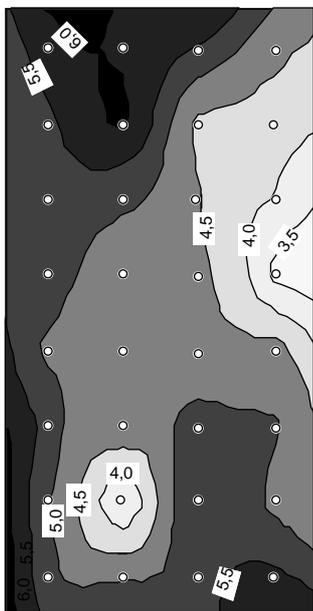
Cartes de répartition de l'indice foliaire (LAI).

Placeau R_H

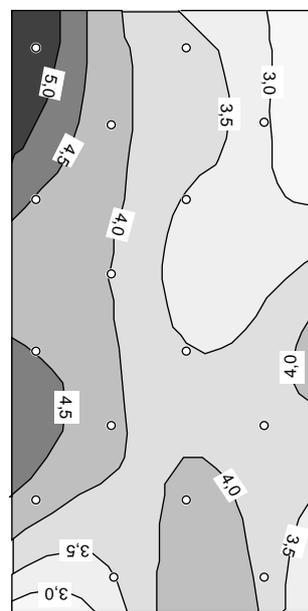
◦ 40 points de mesure au niveau du sol
 moyenne = 5,6 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,4
 Coefficient de variation = 7,1 %



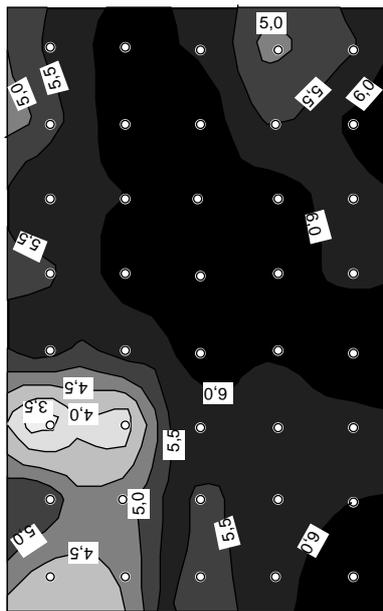
◦ 20 points de mesure à 10 m de haut
 moyenne = 4,4 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,6
 Coefficient de variation = 13,6 %

Placeau R_R

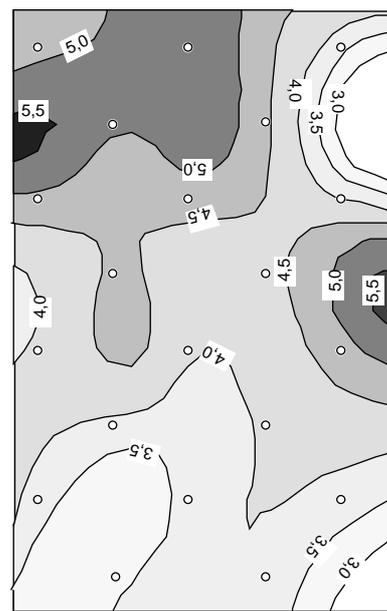
◦ 32 points de mesure au niveau du sol
 moyenne = 4,9 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,6
 Coefficient de variation = 12,2 %



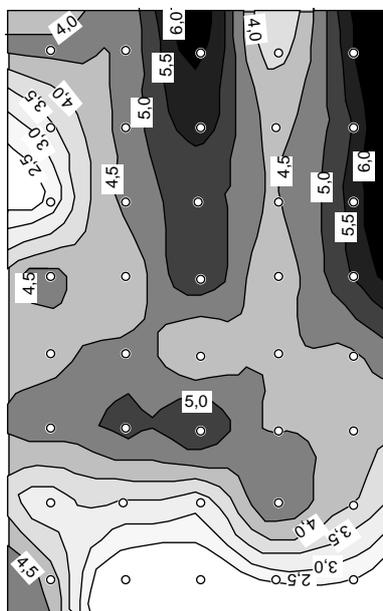
◦ 16 points de mesure à 10 m de haut
 moyenne = 3,8 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,6
 Coefficient de variation = 15,8 %

Placeau S_H

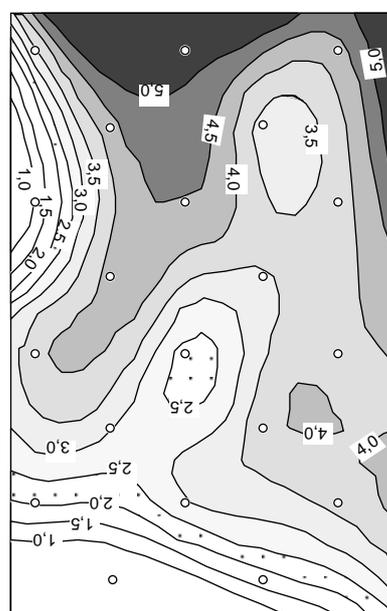
◦ 40 points de mesure au niveau du sol
 moyenne = 5,7 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,7
 Coefficient de variation = 12,3 %



◦ 20 points de mesure à 10 m de haut
 moyenne = 4,4 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,8
 Coefficient de variation = 18,2 %

Placeau P_R

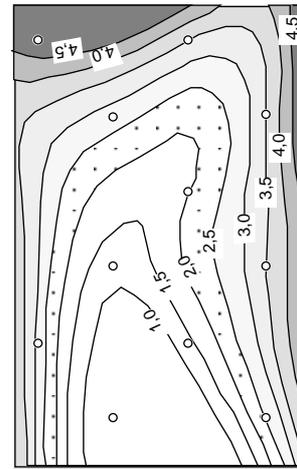
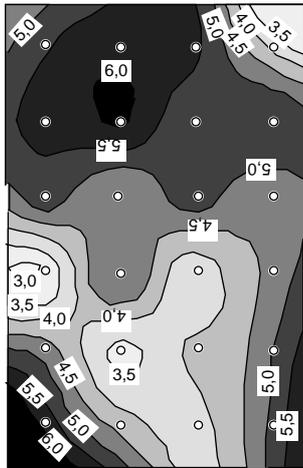
◦ 40 points de mesure au niveau du sol
 moyenne = 4,3 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 1,4
 Coefficient de variation = 32,5 %



◦ 20 points de mesure à 10 m de haut
 moyenne = 3,3 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 1,3
 Coefficient de variation = 39,4 %



Placeau P_S



○ 24 points de mesure au niveau du sol
 moyenne = 4,8 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 0,9
 Coefficient de variation = 18,7 %

○ 12 points de mesure à 10 m de haut
 moyenne = 2,5 m² de feuillage/ m² de sol
 écart type = 1,2
 Coefficient de variation = 48,0 %

RESUME

Une typologie des structures est réalisée à partir d'un échantillon systématique de 3,12 ha et de cinq placeaux de 2 400 à 4 000 m², représentant les principaux types d'organisation du peuplement. Cette analyse met en évidence des variations des structures spatiales (verticales et horizontales) et des structures floristiques, qui dépendent pour partie de la situation topographique au sein du dispositif, mais également de l'histoire locale du peuplement.

L'analyse détaillée des modèles de répartition spatiale des individus et des processus (ponctuels) spatiaux qui permettent d'en rendre compte, montre qu'il convient alors d'envisager, pour les situations exemptes de perturbations majeures depuis longtemps, des mécanismes dynamiques alternatifs à la régénération dans les chablis. Il s'agit de phénomènes de substitution au sens large, qui ne font pas intervenir le potentiel germinatif ; le comblement de trouées de petite dimension, occasionnées par la mort sur pied d'un (ou de quelques) individu(s) de la voûte, est réalisé par les individus préexistants. Les modalités de la substitution diffèrent en fonction de la situation topographique, en versants ou sur les crêtes.

L'ensemble des résultats indique, que seule la prise en compte de l'hétérogénéité spatio-temporelle des mécanismes de renouvellement permettra de concevoir un modèle fiable de la dynamique de fonctionnement des forêts tropicales.

Mots clés : Forêt tropicale humide - Ghâts occidentaux de l'Inde - Dynamique forestière - Structure - Hétérogénéité spatiale - Modèles ponctuels spatiaux - Processus ponctuels spatiaux.

SUMMARY

SPATIAL HETEROGENEITY AND DYNAMIC PROCESSES RELATIONSHIPS IN A DENSE WET EVERGREEN FOREST (Uppangala forest- Western Ghats of India)

A structural analysis was carried out from a systematic sample of 3.12 ha and five 2 400 to 4 000 m² plots, chosen to represent the main structural patterns of the stand. It brought to the fore that variations of the spatial (vertical and horizontal) and floristic structures depend in part on the topographic situation within the plot, as well as on the local history of the stand.

Detailed analysis of spatial patterns of trees and spatial (point) processes able to reproduce these patterns, shown that it is necessary to consider alternative mechanisms to the gap regeneration in forest dynamics, particularly for places undisturbed by tree falls since a quite long time. These mechanisms, called substitution processes, imply small openings created by the death of standing trees and involve pre-existent trees instead of the germination of seeds. According to the topographic situation, in steep or gentle slopes, two forms of the process are distinguished.

All the results indicate that an accurate model of the functioning of tropical forests can only be achieved by taking into consideration the spatial and temporal heterogeneity of the dynamic processes.

Key words : Wet tropical forest - Western Ghats of India - Forest dynamics - Structure - Spatial heterogeneity - Spatial point patterns - Spatial point processes.

