

La corrélation spatiale entre la surface terrière des arbres et leur accroissement est-elle un bon indicateur de la compétition ?

Nicolas Picard^{a,*} et Avner Bar-Hen^b

^a Cirad-Forêt, TA 10/B, 34398 Montpellier Cedex 5, France

^b Laboratoire de statistique et probabilités, Université Lille 1, 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex, France

(Reçu le 26 juin 2000 ; accepté le 21 juin 2001)

Résumé – Une corrélation spatiale négative entre la surface terrière et l'accroissement en surface terrière des arbres est-elle révélatrice d'une compétition entre arbres, dans un peuplement forestier considéré comme une réalisation d'un processus ponctuel ? Pour un processus bivarié, la corrélation spatiale apparaît comme le fruit de deux composantes : la valeur des marques (surface terrière et son accroissement) et la position des arbres, et il peut y avoir de la corrélation négative sans qu'il y ait de corrélation entre les marques conditionnellement à leur type. Dans un peuplement forestier de Guyane française, on observe de la corrélation spatiale négative. On observe également que les individus les plus gros sont répartis de façon régulière et indépendamment des petits qui sont répartis en agrégats. Cette configuration suffit à expliquer la corrélation négative sans faire appel à la compétition. La compétition reste cependant un mécanisme explicatif du glissement de l'agrégat à la régularité avec la taille croissante des arbres.

compétition / corrélation spatiale / processus ponctuel / répartition spatiale / dynamique forestière

Abstract – **Is the spatial correlation between the tree basal area and its increment a good indicator for competition?** Is a negative spatial correlation between basal area and its increment indicative of tree competition, in a forest stand considered as a realisation of a point process? For a bivariate point process, the spatial correlation results from two components: the value of the marks and tree positions, and a negative spatial correlation can occur without any correlation between the marks knowing their type. In a forest stand in French Guiana, a negative spatial correlation is observed. Moreover, the big trees exhibit a regular pattern, independently from the small trees that are clustered. This configuration is sufficient to explain the negative correlation without involving competition. Competition however remains as a process that explains the shift from clustering to regularity with an increasing tree size.

competition / spatial correlation / point process / spatial pattern / forest dynamics

* Correspondance et tirés-à-part :
Cirad, BP 1813, Bamako, Mali.
Tél. : +223 24 64 28 ; Fax : +223 21 87 17 ; e-mail : picard@afribone.net.ml

1. INTRODUCTION

La répartition spatiale des arbres dans un peuplement naturel est la résultante de plusieurs facteurs, dont la compétition entre individus [1, 3, 6, 9, 16, 18, 25, 29]. Celle-ci influence également la façon dont la taille des arbres et leur croissance se distribuent dans l'espace [19, 21]. En modélisation de la dynamique forestière, la compétition entre individus est ainsi souvent décrite par le biais d'un indice dépendant des distances [2].

Dans cette note, on se propose d'étudier si la corrélation spatiale entre la surface terrière et son accroissement constitue un bon indicateur de la compétition. La corrélation spatiale a une définition mathématique précise : il s'agit, pour une distance r donnée, de la corrélation entre l'accroissement en surface terrière d'un arbre et la surface terrière d'un autre arbre distant de r . En revanche la compétition est un concept écologique qui n'a pas de formalisation mathématique absolue. Plutôt que de baptiser « compétition » une expression mathématique somme toute arbitraire et de tâcher de voir si celle-ci correspond à la corrélation spatiale, notre démarche sera la suivante : on tâchera de décortiquer la corrélation spatiale en différentes composantes, puis on discutera l'adéquation entre ces composantes et la notion de compétition.

Un retour sur la définition de la corrélation spatiale montre que celle-ci dépend d'une part de la présence de deux arbres distants de r , et d'autre part des marques (surface terrière et accroissement en surface terrière) qui leur sont associées. Dissocions par convenance le processus qui affecte aux arbres leur position et le processus qui affecte aux arbres leur taille et leur accroissement. Si ces deux processus sont indépendants (hypothèse d'étiquetage aléatoire), aucun lien n'existe entre les marques d'un arbre et sa position vis-à-vis des autres arbres. Par conséquent la corrélation spatiale est nulle.

Une corrélation spatiale non nulle indique donc une violation de l'hypothèse d'étiquetage aléatoire, ce qui peut se faire de plusieurs façons : la marque de l'arbre détermine son processus de placement, qui s'effectue indépendamment des marques des autres arbres ; la marque de l'arbre détermine le positionnement de l'arbre en fonction à la fois des positions relatives et des marques des autres arbres ; etc. En particulier, si l'on peut distinguer deux sous-populations d'arbres (qu'on appellera désormais les « gros » et les « petits » arbres, par référence à leur taille), on tâchera de relier la corrélation spatiale d'une part à la répartition propre des gros et des petits et à la dépendance entre leur répartition respective, et d'autre

part à la corrélation entre les marques conditionnellement à leur appartenance à l'une des sous-populations.

Le cadre mathématique adéquat pour réaliser ce travail est celui de la théorie des processus ponctuels, dont les applications en foresterie sont nombreuses [1, 4, 7, 12, 15, 18–22, 27, 30]. Les arbres sont alors considérés comme des points munis de deux marques : leur surface terrière et leur accroissement en surface terrière. On s'appuiera à la fois sur un peuplement réel, situé en Guyane française, dont la dynamique est en grande partie pilotée par la compétition pour la lumière, et sur un peuplement virtuel aux propriétés connues.

2. MATÉRIEL

L'analyse porte à la fois sur une répartition spatiale réelle, correspondant à un peuplement forestier naturel tropical humide de Guyane française, et sur une répartition spatiale simulée à l'aide d'un processus ponctuel biométrique.

2.1. Peuplement forestier

Le peuplement en question se situe sur le dispositif expérimental de Paracou, à 40 km à l'ouest de Kourou [26]. Les données comportent les coordonnées spatiales des arbres mesurées à 50 cm près, leur circonférence à 1,30 m en 1984 et leur accroissement en circonférence sur la période 1984–1987. Seuls les arbres de plus de 10 cm de diamètre à 1,30 m sont pris en compte. Le dispositif comporte 12 parcelles carrées de 250 m de côté et totalise plus de 46 000 individus. Pour ce travail, nous nous sommes focalisés sur la parcelle 1 qui comporte 3 840 arbres en 1984, les résultats étant semblables sur les 11 autres parcelles.

Le peuplement de Paracou présente une diversité spécifique extrêmement élevée (plus de 100 essences à l'hectare) et des structures diamétriques par espèce variées. Toutes espèces confondues, la distribution diamétrique est bien décrite par une distribution exponentielle de paramètre $\mu = 0,085 \text{ cm}^{-1}$ [24].

Quant à la répartition spatiale des arbres (toutes espèces confondues), elle présente de la régularité à moins de 10 m et des agrégats autour de 30 m [23]. Les agrégats sont le fait des petits arbres, c'est-à-dire qu'elle disparaît lorsque l'on se restreint aux arbres de plus de 20 cm de diamètre (noté D), tandis que la régularité est le fait des

gros arbres. De plus la répartition des petits arbres ($D \leq 20$ cm) est indépendante de celle des gros ($D \geq 40$ cm) [23]. Ces caractéristiques sont illustrées sur la figure 1.

2.2. Processus bimarqué

Pour compléter l'analyse des données de terrain, nous aurons recours à des simulations. La répartition spatiale

des arbres sera modélisée par un processus ponctuel bimarqué [5], de marques la surface terrière et son accroissement. Pour respecter les caractéristiques de la parcelle 1, nous utiliserons le processus ponctuel marqué défini de la façon suivante : l'intensité du processus est $\lambda = 3840/6,25 = 614,4 \text{ ha}^{-1}$; les diamètres sont tirés suivant une loi exponentielle de paramètre $\mu = 0,085 \text{ cm}^{-1}$. On distingue alors les « petits » arbres de diamètre inférieur à 40 cm et les « gros » de diamètre supérieur à 40 cm.

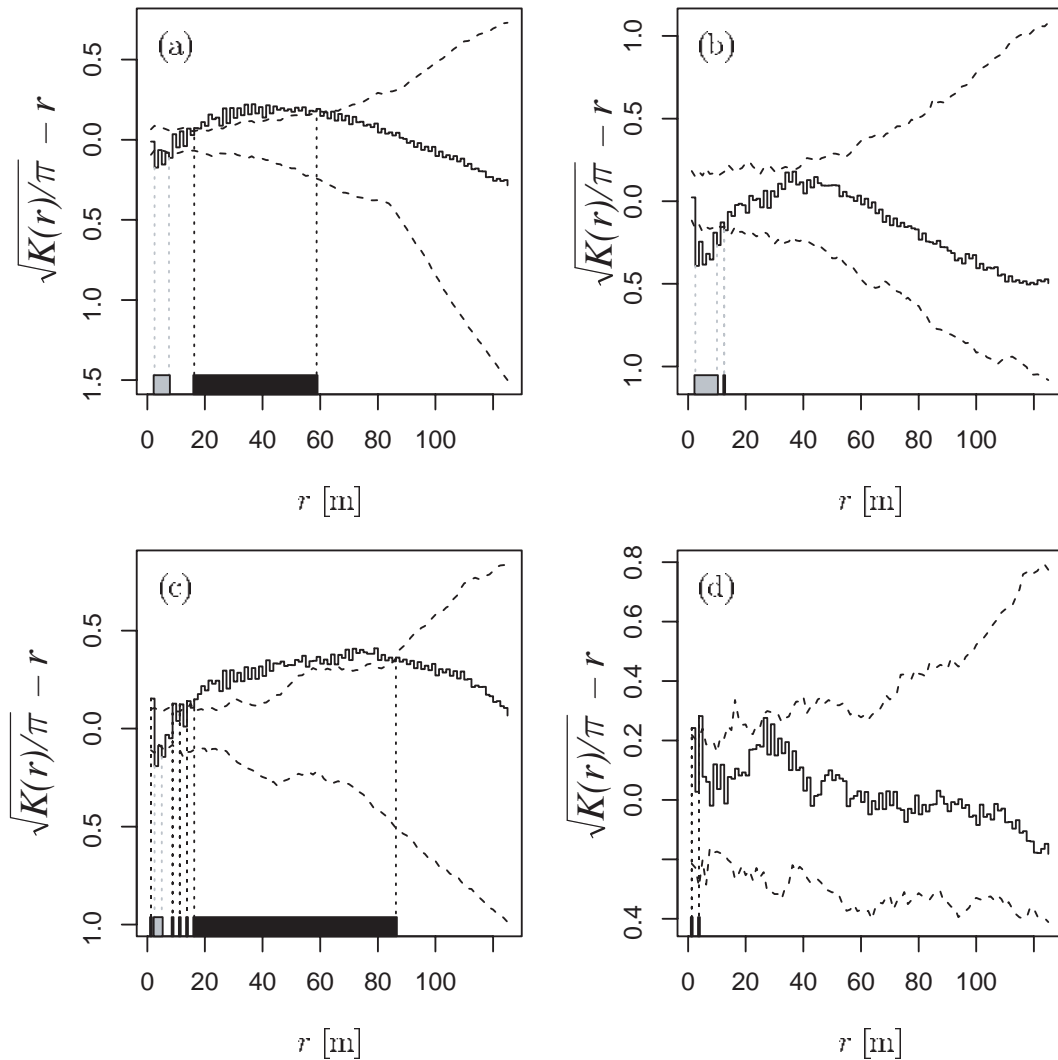


Figure 1. Caractéristiques de la répartition spatiale des arbres (toutes espèces confondues) sur la parcelle 1 de Paracou en 1984 : (a–c) fonction K de Ripley, calculée à partir : (a) de tous les arbres, (b) des arbres de plus de 20 cm de diamètre, (c) des arbres de moins de 20 cm de diamètre; (d) fonction K_{pg} d'interaction de Ripley entre gros ($D \geq 40$ cm) et petits ($D \leq 20$ cm) arbres. — fonction K ou K_{12} de Ripley; enveloppe de 100 répartitions aléatoires (a–c) ou de 100 translations aléatoires des gros par rapport aux petits (d); la bande au bas de la figure indique les distances auxquelles la fonction sort des enveloppes.

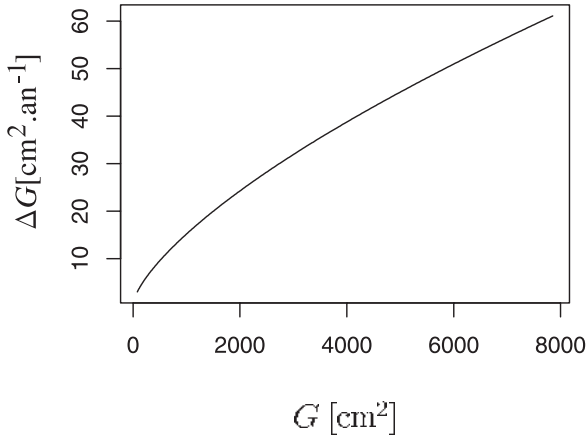


Figure 2. Accroissement en surface terrière en fonction de la surface terrière sur la parcelle simulée.

Les gros sont placés suivant un processus ponctuel SSI (pour « simple sequential inhibition ») [8], qui est défini séquentiellement : le premier point est placé au hasard ; lorsque $i - 1$ points ont été placés, une position d'essai pour le i° point est tirée au hasard ; si cette position est à moins d'une distance h d'un des $i - 1$ points déjà en place, une nouvelle position est tirée, sinon la position devient définitive. Les petits sont placés suivant un processus de Neyman-Scott [5] défini de la façon suivante : n points parents sont placés au hasard ; un support D est défini par l'union des disques de centres les points parents et de rayon R ; les points sont finalement placés au hasard sur D .

Le processus SSI génère de la régularité tandis que le processus de Neyman-Scott produit des agrégats. Les valeurs des paramètres retenues sont : $h = 2$ m, $n = 20,5$ ha⁻¹ et $R = 30$ m. Enfin l'accroissement est prédit en s'appuyant sur les travaux de modélisation de la croissance qui ont été effectués à Paracou [10, 14, 24]. En l'occurrence nous avons utilisé une relation liant la surface terrière à son accroissement, qui est tirée de [24] et illustrée sur la *figure 2*.

3. MÉTHODES

3.1. Processus ponctuels

L'ensemble des analyses proposées s'inscrit dans le cadre de la théorie des processus ponctuels [5]. Un processus ponctuel peut être vu comme un processus

stochastique qui génère une répartition de points dans le plan. L'ensemble des coordonnées spatiales des arbres représente alors une réalisation de ce processus. On supposera qu'on n'a affaire qu'à des processus homogènes et isotropes, de sorte que les caractéristiques du processus observées sur une partie du plan ne dépendent pas de la localisation et de l'orientation de cette partie du plan.

La caractéristique de premier ordre d'un processus homogène est son intensité λ , qui représente ici le nombre d'arbres par unité de surface. Au second ordre, un processus homogène et isotrope peut être caractérisé par la densité produit de second ordre ρ qui s'interprète ainsi : la probabilité d'avoir deux arbres distants de r à dr près est égale à $2\pi r \rho(r) dr$. Cette densité décrit donc les positions relatives des arbres dans un couple d'arbres. Lorsque la répartition des arbres est aléatoire, $\rho(r) = \lambda^2$. Lorsque $\rho(r) > \lambda^2$, la répartition est agrégée à l'échelle $1/r$; lorsque $\rho(r) < \lambda^2$, la répartition est régulière à l'échelle $1/r$.

Pour tester un écart à la répartition aléatoire, on s'appuie généralement sur une primitive de ρ , la fonction K de Ripley :

$$K(r) = \frac{1}{\lambda^2} \int_0^r 2\pi u \rho(u) du$$

dont des exemples d'estimation figurent sur la *figure 1(a-c)*. La fonction K de Ripley s'interprète ainsi : $\lambda K(r)$ représente le nombre d'arbres situés dans un disque de rayon r autour d'un arbre quelconque du peuplement, cet arbre central étant exclu du comptage.

3.2. Processus bimarqués et corrélation spatiale

Dans le cas présent, à chaque point (arbre) est associé deux marques : sa surface terrière (G) et son accroissement en surface terrière (ΔG). Il s'agit donc d'une réalisation d'un processus ponctuel bimarqué.

Au second ordre, un processus ponctuel bimarqué homogène isotrope peut être caractérisé par la densité produit de second ordre ρ_m (m pour « marque »), dont l'interprétation est la suivante : $\rho_m(r) dx dy$ est la moyenne de la variable aléatoire qui vaut $G_1 \Delta G_2$ s'il y a un point de marques ($G_1, \Delta G_1$) en \mathbf{x} (à $d\mathbf{x}$ près) et un autre de marque ($G_2, \Delta G_2$) en \mathbf{y} (à $d\mathbf{y}$ près), et zéro sinon, la distance entre \mathbf{x} et \mathbf{y} étant égale à r .

On peut montrer [5] que :

$$\rho_m(r) = \{C(r) + E(G)E(\Delta G)\} \rho(r)$$

où C est le covariogramme de la théorie des variables régionalisées conditionnellement à la présence de deux points distants de r , ρ est la densité produit de second ordre du processus non marqué, et $E(\cdot)$ est l'espérance.

Sous l'hypothèse nulle d'*étiquetage aléatoire*, c'est-à-dire d'indépendance entre le mécanisme d'attribution des marques et le placement des points, la corrélation spatiale est nulle, $C(r) = 0$, et $\rho_m(r) = E(G) E(\Delta G) \rho(r)$. Pour tester un écart à l'*étiquetage aléatoire*, on s'appuie à nouveau sur une primitive de ρ_m , la fonction K_m de Ripley [28] :

$$K_m(r) = \frac{1}{\lambda^2} \int_0^r 2\pi u \rho_m(u) du.$$

Sous l'hypothèse nulle d'*étiquetage aléatoire*, $K_m(r) = E(G) E(\Delta G) K(r)$, où K est la fonction K de Ripley du processus non marqué. Pour tester l'hypothèse nulle, on confrontera la différence $K_m(r) - E(G) E(\Delta G) K(r)$ à un ensemble de valeurs obtenues en permutant au hasard les marques des points tout en laissant leur position inchangée.

Nous avons utilisé l'estimateur de K_m proposé par [21] :

$$\hat{K}_m(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n G_i \Delta G_j \frac{\mathbf{I}(0 < \|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\| \leq r)}{\omega(\mathbf{x}_i, \|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|)}$$

où \mathbf{x}_i représente les coordonnées spatiales du i^e arbre et $(G_i, \Delta G_i)$ ses marques, dans un peuplement qui en comporte n ; A est la surface du domaine d'étude; $\mathbf{I}(p)$ est la fonction indicatrice de la proposition p ($= 1$ si p est vraie et 0 sinon); $\omega(\mathbf{x}, u)$ est un facteur correcteur des effets de bord qui représente la proportion de la circonférence du cercle de centre \mathbf{x} et de rayon u qui se trouve à l'intérieur du domaine d'étude.

3.3. Processus bivariés

Le test de l'hypothèse nulle d'*étiquetage aléatoire* ne permet cependant pas d'aller suffisamment loin dans l'interprétation des résultats. Afin de décomposer ce qui, dans la valeur de la corrélation spatiale $C(r)$, est dû aux valeurs mêmes des marques et ce qui est dû aux positions des points du processus, on va simplifier la description du peuplement en passant d'une population d'arbres décrits par leur surface terrière et leur accroissement en surface terrière, à deux sous-populations de « gros » (G et ΔG élevés) et de « petits » (G et ΔG faibles) arbres. Cela n'est possible que dans la mesure où il existe une

corrélation positive entre G et ΔG , comme illustré sur la *figure 2*.

On est alors ramené à un processus ponctuel bivarié, composé de deux processus marginaux : celui des gros et celui des petits arbres. Chaque processus marginal peut être caractérisé séparément par ses moments de premier et second ordre. On notera ainsi λ_p (resp. λ_g) et ρ_p (resp. ρ_g) l'intensité et la densité produit de second ordre de la sous-population des petits (resp. des gros) arbres.

L'intensité du processus global (petits et gros confondus) est simplement : $\lambda = \lambda_p + \lambda_g$. Quant à la densité produit de second ordre du processus global, elle s'écrit :

$$\rho(r) = \rho_p(r) + \rho_g(r) + \rho_{pg}(r) + \rho_{gp}(r)$$

où $2\pi r \rho_{pg}(r) dr$ (resp. $2\pi r \rho_{gp}(r) dr$) représente la probabilité de trouver un petit et un gros (resp. un gros et un petit) distants de r à dr près. On a bien sûr : $\rho_{pg}(r) = \rho_{gp}(r)$. Cette densité produit de second ordre décrit la position relative des gros et des petits.

S'il y a *indépendance* des processus marginaux, c'est-à-dire si chacun des processus marginaux est réalisé indépendamment de l'autre, $\rho_{pg}(r) = \lambda_p \lambda_g$. Lorsque $\rho_{pg}(r) > \lambda_p \lambda_g$, il y a attraction entre les gros et les petits à l'échelle $1/r$; lorsque $\rho_{pg}(r) < \lambda_p \lambda_g$, il y a répulsion entre les gros et les petits à l'échelle $1/r$. L'hypothèse d'indépendance des processus marginaux diffère de l'*étiquetage aléatoire*, comme l'illustre la *figure 3*. En cas d'*étiquetage aléatoire*, $\rho_{pg}(r) / \lambda_p \lambda_g = \rho_p(r) / \lambda_p^2 = \rho_g(r) / \lambda_g^2 = \rho(r) / \lambda^2$. L'*étiquetage aléatoire* implique la nullité de la corrélation spatiale, alors que l'indépendance des processus marginaux est compatible avec une corrélation spatiale non nulle.

Pour tester l'écart à l'indépendance des processus marginaux, on s'appuie sur une primitive de ρ_{pg} , la fonction K_{pg} d'interaction de Ripley :

$$K_{pg}(r) = \frac{1}{\lambda_p \lambda_g} \int_0^r 2\pi u \rho_{pg}(u) du$$

dont un exemple d'estimation est donnée par la *figure 1(d)*.

4. RÉSULTATS

Il s'agit à présent de faire le lien entre la corrélation spatiale $C(r)$ et les caractéristiques du peuplement, à la fois pour le peuplement réel de Paracou et pour le peuplement simulé à l'aide du processus ponctuel.

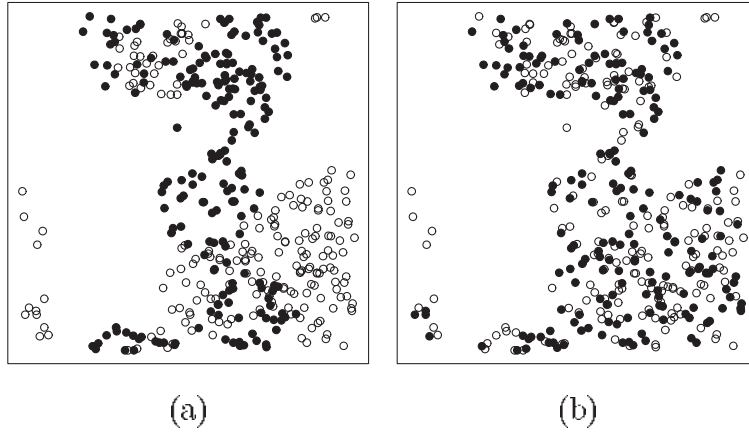


Figure 3. Indépendance des processus marginaux (a), et étiquetage aléatoire (b). La *figure (a)* résulte de la superposition de deux processus de Neyman-Scott indépendants, mais il n'y a pas étiquetage aléatoire ; sur la *figure (b)* il y a étiquetage aléatoire mais les processus marginaux (noir et blanc) ne sont pas indépendants (il y a attraction à l'échelle des agrégats). Les positions des points sont identiques dans les deux cas.

4.1. Processus ponctuel bivarié

Voyons tout d'abord le cas d'un processus ponctuel bivarié simplifié d'un processus bimarqué. On note G_p et ΔG_p (resp. G_g et ΔG_g) la surface terrière moyenne et l'accroissement moyen en surface terrière des petits (resp. gros) arbres. La proportion de petits (resp. gros) arbres étant égale à λ_p/λ (resp. λ_g/λ), l'espérance des marques est simplement : $E(G) = (\lambda_p G_p + \lambda_g G_g)/\lambda$ et $E(\Delta G) = (\lambda_p \Delta G_p + \lambda_g \Delta G_g)/\lambda$.

Le calcul suivant permet de relier les caractéristiques des processus marginaux au signe de la corrélation spatiale. On se place à l'échelle $1/r$ et on raisonne conditionnellement à la présence de deux points P_1 et P_2 distants de r , de marques respectives $(G_1, \Delta G_1)$ et $(G_2, \Delta G_2)$. Par définition de la corrélation spatiale à la distance r :

$$C(r) = E(G_1 \Delta G_2) - E(G) E(\Delta G).$$

En distinguant les différents types que P_1 et P_2 peuvent prendre, on obtient :

$$\begin{aligned} C(r) &= E(G_1 \Delta G_2 \mid P_1 \text{ et } P_2 \text{ sont gros}) \times \Pr(P_1 \text{ et } P_2 \text{ sont gros}) \\ &+ E(G_1 \Delta G_2 \mid P_1 \text{ est gros et } P_2 \text{ est petit}) \times \Pr(P_1 \text{ est gros et } P_2 \text{ est petit}) \\ &+ E(G_1 \Delta G_2 \mid P_1 \text{ est petit et } P_2 \text{ est gros}) \times \Pr(P_1 \text{ est petit et } P_2 \text{ est gros}) \\ &+ E(G_1 \Delta G_2 \mid P_1 \text{ et } P_2 \text{ sont petits}) \times \Pr(P_1 \text{ et } P_2 \text{ sont petits}) \\ &- E(G) E(\Delta G). \end{aligned}$$

On introduit à présent les covariances des marques conditionnellement à leur type : $c_p(r)$ est la covariance entre la surface terrière d'un petit et l'accroissement en surface terrière d'un autre petit distant de r , $c_{pg}(r)$ est la covariance entre la surface terrière d'un petit et l'accroissement en surface terrière d'un gros distant de r , etc. En reportant par ailleurs l'expression des marques moyennes, on obtient alors :

$$\begin{aligned} C(r) &= [G_g \Delta G_g + c_g(r)] \times \Pr(P_1 \text{ et } P_2 \text{ sont gros}) \\ &+ [G_g \Delta G_p + c_{gp}(r)] \times \Pr(P_1 \text{ est gros et } P_2 \text{ est petit}) \\ &+ [G_p \Delta G_g + c_{pg}(r)] \times \Pr(P_1 \text{ est petit et } P_2 \text{ est gros}) \\ &+ [G_p \Delta G_p + c_p(r)] \times \Pr(P_1 \text{ et } P_2 \text{ sont petits}) \\ &- (\lambda_p G_p + \lambda_g G_g)(\lambda_p \Delta G_p + \lambda_g \Delta G_g) / \lambda^2. \end{aligned}$$

Par définition, la probabilité d'avoir deux gros distants de r (à dr près) est proportionnelle à la densité produit de second ordre $\rho_g(r)$ du processus marginal des gros. De même la probabilité d'avoir deux petits distants de r est proportionnelle à $\rho_p(r)$, et la probabilité d'avoir un petit et un gros distants de r est proportionnelle à $\rho_{pg}(r) = \rho_{gp}(r)$. Donc la probabilité que P_1 et P_2 soient gros vaut $\rho_g(r)/\rho(r)$, la probabilité que P_1 soit gros et P_2 petit vaut $\rho_{gp}(r)/\rho(r)$, etc., où $\rho(r) = \rho_g(r) + 2\rho_{pg}(r) + \rho_p(r)$ est la densité produit de second ordre du processus non marqué (petits et gros confondus). En

reportant ces expressions, on obtient après quelques manipulations :

$$C(r) = G_g \Delta G_g \left(\frac{\rho_g(r)}{\rho(r)} - \frac{\lambda_g^2}{\lambda^2} \right) + G_p \Delta G_p \left(\frac{\rho_p(r)}{\rho(r)} - \frac{\lambda_p^2}{\lambda^2} \right) \\ + (G_g \Delta G_p + G_p \Delta G_g) \left(\frac{\rho_{pg}(r)}{\rho(r)} - \frac{\lambda_p \lambda_g}{\lambda^2} \right) \\ + c_g(r) \frac{\rho_g(r)}{\rho(r)} + [c_{gp}(r) + c_{pg}(r)] \frac{\rho_{pg}(r)}{\rho(r)} + c_p(r) \frac{\rho_p(r)}{\rho(r)}.$$

On suppose désormais que, une fois connu le type des points, leurs marques sont tirées indépendamment les unes des autres, de sorte que les covariances des marques conditionnellement à leur type sont nulles. On énonce alors trois hypothèses sur la répartition des points à l'échelle $1/r$: (i) les petits sont répartis de manière aléatoire, (ii) les gros sont répartis de manière aléatoire, (iii) les petits et les gros sont répartis indépendamment les uns des autres. Quatre cas peuvent être distingués, selon que toutes les hypothèses sont vérifiées ou que l'une ne l'est pas.

1^{er} cas : les hypothèses (i) à (iii) sont vérifiées. Il y a alors étiquetage aléatoire. L'hypothèse (i) permet d'écrire : $\rho_p = \lambda_p^2$, l'hypothèse (ii) permet d'écrire : $\rho_g = \lambda_g^2$ et l'hypothèse (iii) permet d'écrire : $\rho_{pg} = \lambda_g \lambda_p$. On vérifie bien alors que $C(r) = 0$.

2^e cas : les hypothèses (i) et (iii) sont vérifiées mais pas la (ii), de sorte que : $\rho_p = \lambda_p^2$ et $\rho_{pg} = \lambda_g \lambda_p$. Quelques calculs simples permettent alors d'obtenir :

$$C(r) = \frac{1}{\rho \lambda^2} [\rho_g(r) - \lambda_g^2] \{ \lambda_p^2 (G_g \Delta G_g - G_p \Delta G_p) \\ + \lambda_p \lambda_g [G_g (\Delta G_g - \Delta G_p) + \Delta G_g (G_g - G_p)] \}.$$

Comme $G_g > G_p$ et $\Delta G_g > \Delta G_p$, le signe de $C(r)$ est égal à celui de $\rho_g(r) - \lambda_g^2$: si les gros sont répartis en agrégats à l'échelle $1/r$, $\rho_g(r) > \lambda_g^2$ et la corrélation est positive ; si les gros ont une répartition régulière à l'échelle $1/r$, $\rho_g(r) < \lambda_g^2$ et la corrélation est négative.

3^e cas : les hypothèses (ii) et (iii) sont vérifiées mais pas la (i), de sorte que : $\rho_g = \lambda_g^2$ et $\rho_{pg} = \lambda_p \lambda_g$. Le même type de calculs permet d'aboutir à :

$$C(r) = \frac{1}{\rho \lambda^2} [\rho_p(r) - \lambda_p^2] \{ \lambda_g^2 (G_p \Delta G_p - G_g \Delta G_g) \\ + \lambda_p \lambda_g [G_p (\Delta G_p - \Delta G_g) + \Delta G_p (G_p - G_g)] \}.$$

Le signe de $C(r)$ est donc l'inverse de celui de $\rho_p(r) - \lambda_p^2$: si les petits sont répartis en agrégats à l'échelle $1/r$, $\rho_p(r) > \lambda_p^2$ et la corrélation est négative ; si les petits ont

une répartition régulière à l'échelle $1/r$, $\rho_p(r) < \lambda_p^2$ et la corrélation est positive.

4^e cas : les hypothèses (i) et (ii) sont vérifiées mais pas la (iii), de sorte que : $\rho_g(r) = \lambda_g^2$ et $\rho_p(r) = \lambda_p^2$. Les calculs amènent cette fois-ci :

$$C(r) = \frac{1}{\rho \lambda^2} [\rho_{pg}(r) - \lambda_p \lambda_g] \{ (\Delta G_g - \Delta G_p) (\lambda_p^2 G_p - \lambda_g^2 G_g) \\ + (G_g - G_p) (\lambda_p^2 \Delta G_p - \lambda_g^2 \Delta G_g) \}.$$

Le signe de $C(r)$ dépend à la fois de celui de $\rho_{pg}(r) - \lambda_p \lambda_g$ et de celui du terme entre accolades. Le terme entre accolades, considéré comme une fonction de $x = \lambda_p / \lambda_g$, correspond à une parabole aux branches tournées vers le haut et qui s'annule pour $x = \pm x_s$ avec :

$$x_s = \sqrt{\frac{G_g (\Delta G_g - \Delta G_p) + \Delta G_g (G_g - G_p)}{G_p (\Delta G_g - \Delta G_p) + \Delta G_p (G_g - G_p)}}.$$

Donc s'il y a attraction entre les petits et les gros à l'échelle $1/r$, $\rho_{pg}(r) > \lambda_p \lambda_g$ et la corrélation est positive si $\lambda_p / \lambda_g > x_s$ et négative dans le cas contraire ; s'il y a répulsion entre les petits et les gros à l'échelle $1/r$, $\rho_{pg}(r) < \lambda_p \lambda_g$ et la corrélation est négative si $\lambda_p / \lambda_g > x_s$ et positive dans le cas contraire.

L'effet sur le signe de la corrélation spatiale des caractéristiques des processus marginaux est résumé dans le *tableau I*.

4.2. Processus bimarqués

Le *tableau I* peut nous aider à interpréter la corrélation spatiale d'une réalisation d'un processus ponctuel marqué, même si lorsque les marques sont continues, on ne peut plus distinguer de processus marginaux. La *figure 4* montre la fonction K_m de Ripley pour la parcelle 1 de

Tableau I. Effet sur le signe de la corrélation spatiale des caractéristiques des processus marginaux d'un processus ponctuel bivarié. Le signe (+) (resp. (-)) indique que la caractéristique tend à rendre positive (resp. négative) la corrélation ; son signe dépend en définitive de l'action conjuguée des différentes caractéristiques aux différentes échelles.

Caractéristique	Corrélation spatiale
répulsion entre gros et petits	(+) si $\lambda_p / \lambda_g < x_s$, (-) sinon
attraction entre gros et petits	(+) si $\lambda_p / \lambda_g > x_s$, (-) sinon
gros agrégés	(+)
gros réguliers	(-)
petits agrégés	(-)
petits réguliers	(+)

Paracou. On observe de la corrélation négative jusque vers 30 m. On sait par ailleurs qu'à Paracou les petits arbres sont répartis en agrégats, indépendamment des gros qui sont répartis régulièrement. Cette configuration pourrait suffire, d'après le *tableau 1*, à produire la corrélation négative sans qu'il y ait pour autant compétition entre les arbres.

Pour vérifier que cette interprétation n'est pas incohérente, la fonction K_m de Ripley est calculée pour une réalisation du processus ponctuel marqué défini précédemment. Les marques de ce processus sont tirées indépendamment les unes des autres, de sorte que, par construction, la nullité des covariances des marques est vérifiée. Le résultat est présenté sur la *figure 5*. On observe à nouveau de la corrélation négative, de façon nettement plus marquée et jusqu'à 50 m.

5. DISCUSSION

Pour les processus bimarqués, la part peut être faite entre les deux composantes qui contribuent à la corrélation spatiale : la valeur des marques d'une part et la position des points d'autre part. Les marques contribuent à $C(r)$ par des termes proportionnels aux covariances conditionnelles $c_{pg}(r)$, $c_{gp}(r)$, $c_p(r)$, $c_g(r)$; la disposition des points de chaque type fournit des termes supplémentaires. Les covariances $c_{pg}(r)$ et $c_{gp}(r)$ entre la marque d'un gros arbre et celle d'un petit peuvent être interprétées comme des indicateurs de la compétition entre gros et petits. Le fait qu'un petit arbre pousse d'autant moins bien à la distance r d'un gros que ce dernier a une taille élevée se traduit en effet par une valeur négative de $c_{gp}(r)$, qui a son tour contribue à rendre négative la corrélation spatiale $C(r)$ (cf. équation 1). Ainsi la compétition entre gros et petits, traduite en termes de covariances entre marques, tend à rendre négative la corrélation spatiale.

Cependant l'existence d'une corrélation spatiale négative à une distance r ne signifie pas nécessairement en retour qu'il y ait une corrélation négative entre la taille d'un arbre et l'accroissement d'un autre arbre distant de r , sachant que l'un est gros et l'autre petit : les calculs montrent que l'on peut avoir $C(r) < 0$ avec $c_{pg}(r) = c_{gp}(r) = 0$. Elle signifie simplement qu'à une distance r d'un gros arbre on tend à trouver des arbres qui poussent peu. Cette configuration peut résulter d'une répartition régulière des gros arbres et agrégée des petits à l'échelle $1/r$, pour peu également que la croissance soit positivement corrélée à la taille des arbres. Dans ce cas de figure, à une distance r d'un gros arbre on a tendance à trouver des petits arbres, synonymes d'arbres qui poussent peu.

C'est précisément ce qui se passe pour le processus ponctuel bimarqué que l'on a simulé. Ce processus repose sur la distinction d'une sous-population de gros et d'une sous-population de petits arbres, ce qui renvoie en fait à un processus bivarié. Les marques des arbres sont tirées indépendamment les unes des autres et servent simplement à affecter les individus à l'une des sous-populations. Ainsi la marque de l'arbre détermine son placement vis-à-vis des autres arbres, mais indépendamment de leurs marques, de sorte que l'hypothèse d'étiquetage aléatoire est violée mais que $c_p(r) = c_g(r) = c_{pg}(r) = c_{gp}(r) = 0$. Le calcul théorique de $C(r)$ est alors valable et l'on peut expliquer qualitativement le résultat de la *figure 5*. Dans ce cas il n'y a pas d'interaction entre les marques conditionnellement à leur type, ce qui va dans le sens d'une absence de compétition, bien qu'il y ait de la corrélation négative.

Dans le cas d'un processus bimarqué qui ne se simplifie pas de façon évidente en un processus bivarié, cette décomposition de la corrélation spatiale ne peut plus se faire car on ne peut plus distinguer de sous-populations associées à des processus marginaux. L'interprétation de la corrélation négative est alors plus difficile. La corrélation spatiale négative observée à Paracou est cohérente avec une absence de corrélation entre marques conditionnellement à leur type, puisque les gros sont répartis de façon régulière et indépendamment des petits répartis en agrégats.

Des processus de compétition sont cependant à l'œuvre dans le peuplement de Paracou. Ils ont été résumés de façon empirique dans deux travaux de modélisation de la dynamique forestière [13, 23] par des indices de compétition dépendant des distances, tels que la croissance d'un petit arbre poussant au voisinage d'un gros est inférieure à celle d'un petit arbre poussant de façon isolée. On a ainsi pu proposer un modèle de dynamique forestière qui simule le glissement d'une répartition en agrégats à une répartition régulière avec la taille croissante des arbres, sous l'effet de la compétition [24]. Le passage d'une répartition agrégée à une répartition régulière sous l'action de la compétition est du reste une observation qui a été maintes fois faites aussi bien dans des peuplements hétérogènes [1, 9, 18, 19, 22] que réguliers [15, 17], ou pour des plantes non ligneuses [11].

On peut donc se trouver dans une situation où la compétition est responsable de la répartition régulière des gros arbres, qui elle-même induit une corrélation spatiale négative entre la surface terrière et l'accroissement en surface terrière, sans que l'on puisse relier directement la corrélation spatiale négative à la compétition.

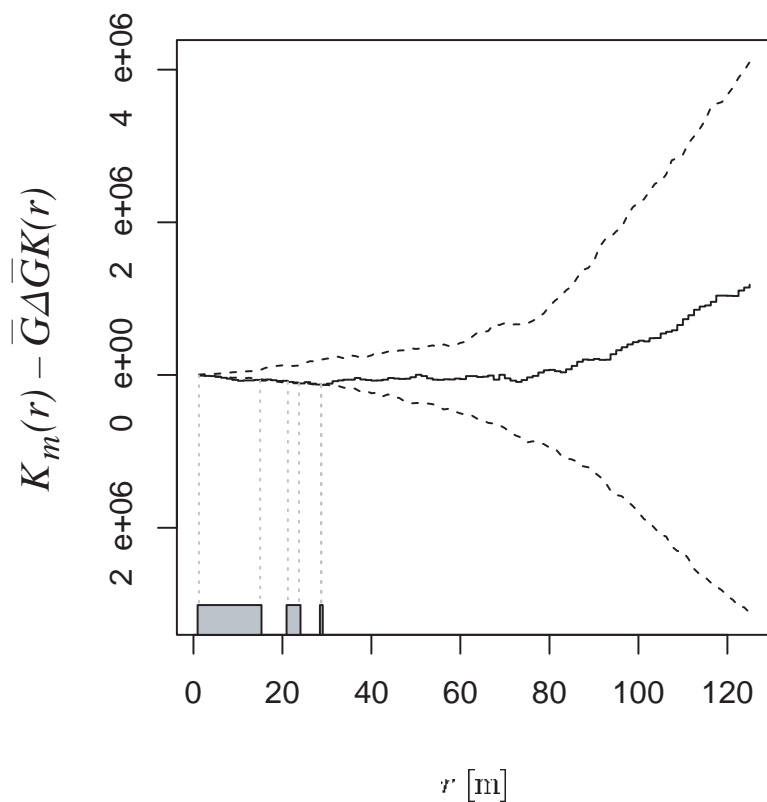


Figure 4. Corrélation spatiale entre la surface terrière et son accroissement sur la parcelle 1 de Paracou en 1984 : — fonction K_m de Ripley ; enveloppe de 100 permutations aléatoires des marques ; la bande grise au bas de la figure montre les distances auxquelles il y a corrélation spatiale négative.

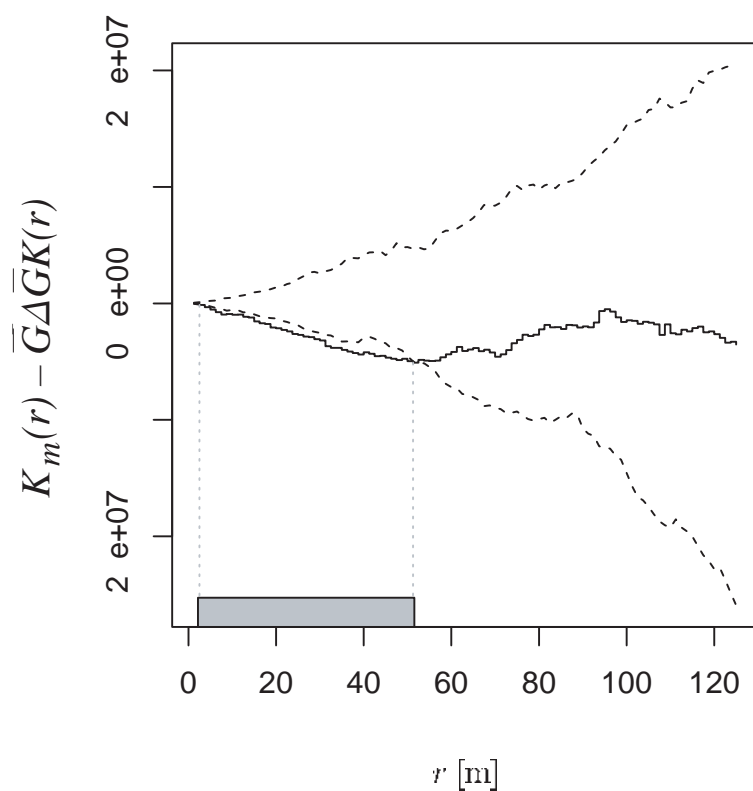


Figure 5. Corrélation spatiale entre la surface terrière et son accroissement sur une réalisation d'un processus ponctuel marqué : — fonction K_m de Ripley ; enveloppe de 100 permutations aléatoires des marques ; la bande grise au bas de la figure montre les distances auxquelles il y a corrélation spatiale négative.

L'ambiguïté est en fin de compte liée à la dynamique, c'est-à-dire que la répartition spatiale que l'on observe est le fruit d'une évolution temporelle pendant laquelle la compétition s'est exercée.

6. CONCLUSION

Une corrélation spatiale négative entre la surface terrière et l'accroissement en surface terrière n'indique pas nécessairement qu'il y a compétition, en termes de covariance entre marques. Il suffit par exemple que les gros arbres aient une répartition régulière et les petits une répartition en agrégats indépendante de celle des gros. Cependant une telle configuration est le fruit d'un mécanisme capable de faire glisser la répartition de l'agrégat à la régularité au cours de la croissance des arbres. Est-ce qu'un tel glissement peut avoir lieu en l'absence de compétition ?

Dans tous les cas il nous paraît important de dissocier les différentes composantes susceptibles de produire de la corrélation spatiale dans un processus ponctuel marqué. Pour un processus bivarié, il s'agit de la répartition spatiale propre des processus marginaux et leur dépendance. Pour un processus ponctuel avec des marques continues, on ne peut plus distinguer de processus marginaux, sauf en discrétisant les marques en classes (ici gros et petits).

Remerciements : Nous remercions deux relecteurs dont les remarques ont permis d'améliorer une version précédente de ce texte.

RÉFÉRENCES

- [1] Batista J.L.F., Maguire D.A., Modeling the spatial structure of tropical forests, *For. Ecol. Manag.* 110 (1998) 293–314.
- [2] Biging G.S., Dobbertin M., A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees, *For. Sci.* 38 (1992) 695–720.
- [3] Brisson J., Reynolds J.F., Effects of compensatory growth on population processes : A simulation study, *Ecology* 78 (1997) 2378–2384.
- [4] Collinet F., Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard – Lyon I, 1997.
- [5] Cressie N., *Statistics for Spatial Data*, John Wiley & Sons, New York, 1991.
- [6] Czárán T., Bartha S., Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities, *Trends Ecol. Evol.* 7 (1992) 38–42.
- [7] Dessard H., Estimation de l'intensité locale d'un processus ponctuel de Cox : application à l'analyse spatiale d'un inventaire forestier. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 1996, 2 volumes.
- [8] Diggle P.J., Besag J., Gleaves J.T., Statistical analysis of spatial point patterns by means of distance methods, *Biometrics* 32 (1976) 659–667.
- [9] Duncan R.P., Competition and the coexistence of species in a mixed Podocarp stand, *J. Ecol.* 79 (1991) 1073–1084.
- [10] Favrichon V., Modeling the dynamics and species composition of tropical mixed-species uneven-aged natural forest : Effects of alternative cutting regimes, *For. Sci.* 44 (1998) 113–124.
- [11] Ford E.D., Diggle P.J., Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process, *Ann. Bot.* 48 (1981) 481–500.
- [12] Goreaud F., Courbaud B., Collinet F., Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics : A few examples, in : *Empirical and Process Based Models for Forest Tree Stand Growth Simulation*, Proc. IUFRO Workshop, 21–27 September 1997, Oeiras, Portugal, IUFRO Unit 4.01.00, 1998.
- [13] Gourlet-Fleury S., Modélisation individuelle spatiale-explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou – Guyane française). Thèse de doctorat, Université Claude Bernard – Lyon I, 1997, 2 volumes.
- [14] Gourlet-Fleury S., Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française), *Ann. Sci. For.* 55 (1998) 623–654.
- [15] Hanus M.L., Hann D.W., Marshall D.D., Reconstructing the spatial pattern of trees from routine stand examination measurements, *For. Sci.* 44 (1998) 125–133.
- [16] Kenkel N.C., Pattern of self-thinning in jack pine : testing the random mortality hypothesis, *Ecology* 69 (1988) 1017–1024.
- [17] Laessle A.M., Spacing and competition in natural stands of sand pine, *Ecology* 46 (1965) 65–72.
- [18] Mœur M., Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data, *For. Sci.* 39 (1993) 756–775.
- [19] Mœur M., Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla* / *Thuja plicata* forests, *For. Ecol. Manag.* 94 (1997) 175–186.
- [20] Péliissier R., Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern indian tropical moist evergreen forest, *J. Trop. Ecol.* 14 (1998) 1–16.
- [21] Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H.M., Marked point processes in forest statistics, *For. Sci.* 38 (1992) 806–824.

- [22] Peterson C.J., Squiers E.R., An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white-pine forest, *J. Ecol.* 83 (1995) 847–855.
- [23] Picard N., Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière – Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française. Thèse de doctorat, ENGREF, Paris, 1999.
- [24] Picard N., Bar-Hen A., Franc A., Spatial pattern induced by asymmetric competition : A modelling approach, *Nat. Resour. Model.* 14 (2001) 147–175.
- [25] Pielou E.C., The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition, *J. Ecol.* 50 (1962) 357–367.
- [26] Schmitt L., Bariteau M., Gestion de l'écosystème forestier guyanais – Étude de la croissance et de la régénération naturelle – Dispositif de Paracou, *Bois For. Trop.* 220 (1990) 3–23, numéro spécial Guyane.
- [27] Sekretenko O.P., Gavrikov V.L., Characterization of the tree spatial distribution in small plots using the pair correlation function, *For. Ecol. Manag.* 102 (1998) 113–120.
- [28] Stoyan D., Stoyan H., *Fractals, Random Shapes and Point Fields*, John Wiley & Sons, Chichester, 1994.
- [29] Szwagrzyk J., Czerwczak M., Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe, *J. Veg. Sci.* 4 (1993) 469–476.
- [30] Uuttera J., Haara A., Tokola T., Maltamo M., Determination of the spatial distribution of trees from digital aerial photographs, *For. Ecol. Manag.* 110 (1998) 275–282.

